

BOHRMUSCHELSTUDIEN II.

Von

WILHELM KÜHNELT

(Wien).

Mit 10 Abbildungen und Tafel XXI—XXIII.

Mit der vorliegenden Abteilung der Bohrmuschelstudien kommt die Besprechung der chemisch arbeitenden Bohrmuscheln zum Abschluß. Die mechanisch bohrenden Muscheln sollen Gegenstand einer weiteren Mitteilung sein¹⁾.

Heterodonta:

Die vielgestaltige Gruppe der Heterodonten enthält zahlreiche Formen, von denen berichtet wird, daß sie sich in Korallen, Muschelschalen und Felslöchern aufhalten. Zu aktiver Bohrtätigkeit sind aber nur wenige Arten befähigt, wie nachfolgend gezeigt werden soll.

Lucinacea: *Ungulinidae*: Während einige Ungulinaarten im Sand und Schlamm angetroffen werden (nach ADAMS an der Küste des Mittelmeeres und Roten Meeres *Ungulina alba*, *rubra* und *transversa*), findet sich die westafrikanische *Ungulina oblonga* und die tertiäre *Ungulina unguiformis* regelmäßig in Felslöchern. Die genaue Untersuchung aus dem unteren Aquitanien Südfrankreichs (Le Thil bei Lengnan, Gironde) stammender Stücke von Süßwasserkalk, die zahlreiche mit *Ungulina unguiformis* besetzte Bohrlöcher enthalten, ergab, daß die Bohrlöcher in allen Fällen

¹⁾ Auch diesmal unterstützte mich Professor O. ABEL durch Überlassung von schwer erhältlichem Untersuchungsmaterial, wofür ich ihm auch an dieser Stelle ergebenst danken möchte. Hofrat Dr. H. REBEL und Dr. W. ADENSAMER gestatteten in liebenswürdiger Weise die Benützung der Bibliothek und Sammlung des Naturhistorischen Staatsmuseums.

von *Lithodomus subcordatus* herrühren, während die Ungulinen nur als sekundäre Bewohner auftreten. Sie liegen mit dem Schloß und Ligament dem Boden der Bohrlöcher an und sind häufig deformiert, da sie sich bei ihrem Wachstum dem vorhandenen Raum anpassen mußten. Die Deformation besteht meist in einer Abplattung des Vorder- und Hinterendes der Schale, wodurch eine schaufelförmige Gesamtform zustande kommt (Abb. 1).

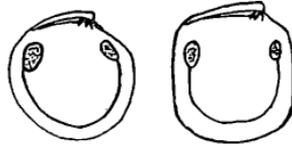


Abb. 1. *Ungulina unguiformis*. Links normales Exemplar, rechts durch Aufenthalt in einem Bohrloch von *Lithodomus subcordatus* deformiertes. 1 $\frac{1}{2}$ fach vergr.

Erycinaea: Die Mitglieder dieser Familiengruppe sind im allgemeinen durch die Tendenz ausgezeichnet, in Spalten und Höhlen der verschiedensten Art einzudringen. Gewöhnlich mit Byssus befestigt, sind sie imstande, sich schnell kriechend fortzubewegen, wobei die zur Reduktion neigende Schale weit aufgeklappt und scheibenförmig ausgebreitet wird. Die nach FISCHER in Löchern einer *Spondylus*-Schale angetroffenen Stücke von *Cycladella papyracea* können jedenfalls nicht ohne weitere Untersuchungen als aktive Bohrmuscheln angesehen werden.

Dasselbe gilt für *Libratula plana*, die in Korallenstöcken gefunden wurde und von *Montacuta bidentata*, die von WINKWORTH bei Salcombe in alten Austernschalen „bohrend“ angetroffen wurde.

Mit dem Bestreben, sich in Höhlungen aufzuhalten, dürften auch die in dieser Gruppe häufigen Fälle von Kommensalismus zusammenhängen.

Wie wenig die Lebensweise dieser Tiere gefestigt ist, zeigen die Angaben WINKWORTH'S über *Montacuta bidentata*. Diese Muschel wurde außer in Löchern von Austernschalen, in denen von *Nereis* und zusammen mit *Lepton clarkiae* in den Höhlen der Gephyree *Phascolosoma* kommensalisch mit den Echinodermen *Amphiura filiformis* und *Ophiocnida brachiata* gefunden. Zusammen mit *Akera nava* findet sie sich im Sand und mit *Akera bullata* zwischen den Zweigen von *Corallina officinalis*.

Lepton longipes und *squamosum* halten sich in den Wohnröhren von *Gebia stellata* auf, während eine andere Leptonart von STIMPSON an der Innenseite des Abdomens von *Gebia* angeheftet gefunden wurde²⁾.

I s o c a r d i a c e a: *Coralliophagidae*.

Coralliophaga coralliophaga, die nicht selten in Felsspalten und Bohrlöchern vorkommt, zeigt in ersteren oft deformierte Schalen, was auf das Fehlen aktiver Bohrtätigkeit schließen läßt. In Lithodomuslöchern kann diese Art lange ungestört wachsen, da ihre Schalenform eine große Ähnlichkeit mit *Lithodomus* selbst aufweist. Ob diese lang zylindrische Gestalt als Anpassung an das Leben in engen Röhren gedeutet werden kann, ließe sich erst auf Grund eingehender Beobachtungen am lebenden Tier entscheiden.

C y p r i n a c e a: *Libitinidae*.

Über die hierher gehörige *Libitina oblonga* konnte ich nur eine Notiz bei P. FISCHER (1876) finden, daß sie in Spalten und Bohrlöchern lebt. Die Organisation dieses Tieres gibt keine Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage, ob es zu aktiver Bohrtätigkeit befähigt ist.

V e n e r a c e a: *Veneridae*.

Nach LINDSAY (1912) kommt *Tapes pullastra* häufig in Bohrlöchern von *Zirfaea crispata* vor, findet sich aber auch freilebend. Sie kann nicht selbständig bohren und wird zuweilen eingeschlossen, worauf bei weiterem Wachstum Schalendeformation auftritt. Als Vorstufe dazu könnte man die nicht selten auftretenden Stücke deuten, bei denen Ober- und Unterrand der Schale vollständig gerade sind und parallel verlaufen. Es handelt sich also in diesem Fall um eine Bevorzugung der Längendimension gegenüber der Breite, ohne daß Unregelmäßigkeiten des Schalenbaues die direkte Beeinflussung durch den zur Verfügung stehenden Raum verraten.

LINDSAY meint, daß die sonst sehr beweglichen Tiere in den Bohrlöchern von *Zirfaea* überwintern und daß ihr Wachstum während dieser Zeit genügt, um ein Verlassen der Bohrlöcher im Frühjahr zu verhindern.

CHENU und ROCH nennen ohne genaue Angabe der Art auch *Cypricardium* als Bewohner von Felslöchern, doch läßt sich aus Mangel an biologischen Angaben nicht entscheiden, ob es sich um

²⁾ Genaue Angaben über die Kommensalen und Parasiten unter den Eryciniden finden sich bei P. PELSENEER (1909) und G. BOURNE (1906).

eine echte Bohrmuschel oder, was wahrscheinlicher ist, um einen Einmieter handelt.

Venerupis: *Venerupis irus* traf ich oft an der Küste von Dalmatien in leeren Lithodomuslöchern, nie aber selbständig bohrend. Die Tiere sind in der Höhlung mit Byssus befestigt und können ihre Siphonen so weit ausstrecken, daß sie mitunter aus dem Bohrloch hervorragen. Auch LAMY (1922) bestreitet das selbständige Bohrvermögen von *Venerupis*, während CHENU (Bd. II, p. 95) leider ohne Angabe der Arten, aktive Bohrtätigkeit annimmt. Die Häufigkeit deformierter Exemplare bei *Venerupis irus* und *crenata* LAM. spricht aber gegen aktive Bohrtätigkeit. Der Bau der übrigen Arten läßt ebenfalls keine eindeutige Entscheidung zu. Neben der Hauptmasse der Arten mit ovalem Schalenumriß finden sich zwei langgestreckte *Venerupis attenuata* Sow. und *siliqua* DESH. LAMY betont die habituelle Ähnlichkeit von *Venerupis insignis* DESH. und *Ungulina rubra* DAUDIN. Daneben besteht weitgehende Übereinstimmung zwischen Arten der Untergattung *Pullastra* von *Tapes* und *Venerupis*-Arten, denen die für *V. irus* so charakteristische Schalenskulptur fehlt.

Petricolidae: Innerhalb dieser Familie enthält nur die Gattung *Petricola* echte aktive Bohrmuscheln. *Lajonkairea lajonkairei*, die gewöhnlich frei im Sand lebt, dringt mitunter in leere Bohrlöcher ein, wird aber bei weiterem Wachstum deformiert. E. L. PACKARD (1918) gibt an, *Petricola carditoides* als Einmieter in Pholaslöchern in 45 Faden Tiefe gefunden zu haben. Am besten bekannt ist *Petricola lithophaga*, die ich an der dalmatinischen Küste häufig, wenn auch nie so zahlreich wie *Lithodomus*, beobachten konnte. Die Theorien, die über die Art ihrer Bohrtätigkeit aufgestellt wurden, sind dieselben wie bei *Lithodomus*³⁾. Gegen mechanische Arbeit spricht vor allem, daß die Bewegungsmöglichkeit des Tieres im Bohrloch außerordentlich gering ist. Verschiebungen in der Längsachse sind nur in sehr beschränktem Maße möglich, weil sich das Lumen des Bohrloches gegen das Siphonale stark konisch verengt und der Abstand der Muschelschale von der Wand sehr gering ist. Drehungen um die Längsachse sind dadurch sehr beschränkt, daß zwischen den Wirbeln der Muschelschale ein Kiel der Gesteinswand vorspringt, wodurch das Bohrloch einen herzförmigen Querschnitt erhält. Überhaupt sind alle

³⁾ Vgl. Bohrmuschelstudien I.

Teile der Muschelschale von der Wand des Bohrloches ungefähr gleichweit entfernt. Die Schalen können nur ganz wenig geöffnet werden, der Byssus ist schwach ausgebildet und fehlt im Alter vollständig. Es entspricht also die Lage von *Petricola lithophaga* in allen Einzelheiten der von *Lithodomus divaricatus*⁴⁾. Während die Bohrlöcher von *Lithodomus* aber meist senkrecht auf die Gesteinsoberfläche stehen, liegen die von *Petricola lithophaga* etwas schief, oft sogar nur unter einem kleinen Winkel gegen die Oberfläche geneigt.

Die oft in hartem, dichtem Kalkstein angelegten Bohrlöcher von *Petricola lithophaga* haben glatte, nur mit sehr feinkörniger Mikroskulptur versehene Wände. Höhlungen des Materials werden glattrandig und ohne Korrosion angeschnitten. Das Siphonalende ist eine außerordentlich enge Längsspalte. Bei einem Exemplar von 15 mm Länge, 10 mm Höhe und 8 mm Breite ist es nur 2 mm lang und 0,5—0,75 mm breit. Eine 8-förmige Einschnürung kommt nur selten vor und ist dann auch schwach ausgebildet. Aus diesen Verhältnissen läßt sich schließen, daß die Muscheln in einem sehr jungen Stadium einwandern und das Siphonalende auch später nicht wesentlich erweitern. An lebenden Stücken konnte ich nie beobachten, daß die Siphonen aus dem Bohrloch vorgestreckt werden.

Wenn man von der Theorie HANCOCKS (1849) absieht, nach der die Muschel mit Hilfe von im Mantelrand enthaltenen Kieselkörpern mechanisch arbeiten soll, was sich nicht bestätigen ließ, so bleibt nur noch die Möglichkeit chemischer Arbeitsweise. Gegen mechanische Arbeit haben sich schon FLEURIAU DE BELLEVUE 1802 (Journ. de Physique LIV, p. 351) und DESHAYES (1843) (Tr. Conchyl. I₂, p. 470) ausgesprochen, ebenso CAILLAUD 1856, während LAMY (1923) glaubt, daß *Petricola* das Gestein durch Bewegungen von Fuß und Mantelrand abnützt. CARAZZI dagegen beschrieb (1902) bei *Petricola* 3 „protacide“ Drüsen, von denen zwei im ventralen Teil des Mantelrandes liegen, die dritte dorsal in der Mittellinie des Körpers. Auf die Schwierigkeit der Deutung der protaciden Drüsen wurde schon in „Bohrmuschelstudien I“ eingegangen; jedenfalls kann man diese zwischen anderen Geweben eingebetteten Gebilde nicht ohne weiteres als Bohrdrüsen in Anspruch nehmen.

⁴⁾ Vgl. Bohrmuschelstudien I.

Für chemische Arbeit spricht, daß die Bohrlöcher bisher nur in Kalkstein gefunden wurden, daß am Grunde der Bohrlöcher lebender Tiere niemals Partikeln des Kalksteines liegen und daß die Tiere auch bei längerer Haltung in Eprovetten keine Bewegungen ausführen, die als Versuch gedeutet werden können, ein vorgelegtes Stück Sepienschulpe anzubohren. Bringt man eine frisch gefangene, aus dem Bohrloch vorsichtig herausgenommene Muschel in eine Eprovette mit Seewasser, so öffnet sie nach kurzer Zeit die Schalen ganz wenig, die miteinander durch eine Membran verbundenen verdickten Mittelfalten des Mantelrandes werden vor den Schalenrand vorgeschoben und bilden zwei am Vorderrand besonders deutliche Wülste. Zwischen ihnen liegt eine schmale Ein-senkung, die von den verwachsenen Innenfalten des Mantels gebildet wird; ihr entspricht an der Wand des Bohrloches ein schmaler Kiel, der sich in den zwischen den Wirbeln befindlichen Kiel fortsetzt. Daneben sind zwei in Größe und Form mit den verdickten Mittelfalten des Mantelrandes übereinstimmende Rinnen sichtbar, die aber nur dort auftreten, wo der Mantelrand dem Gestein anliegt. Der kleine, nur mit schwachen Retraktoren versehene Fuß kann durch eine Spalte des Mantels vorgestreckt werden und dürfte höchstens als Stützpunkt für eventuelle schwache Drehungen um die Längsachse in Betracht kommen.

Die beschriebenen Verhältnisse stimmen weitgehend mit den bei *Lithodomus* beobachteten überein und lassen sich nur unter der Annahme einer lokalen chemischen Arbeit mit Hilfe des Mantelrandes deuten. Wenn also der Mantelrand das Bohrwerkzeug ist und, wie schon bei *Lithodomus* ausführlich dargelegt wurde, nur an jenen Stellen gearbeitet werden kann, die dem Gestein angedrückt werden, so muß die Form und Bewegungsmöglichkeit der arbeitenden Fläche so beschaffen sein, daß die Schale der Muschel bei ihrem Wachstum nicht von der Wand des Bohrloches behindert wird.

Betrachtet man ein Exemplar mit Weichkörper, so läßt sich leicht feststellen, daß die Mittelfalten des Mantelrandes von einer Stelle knapp vor den Wirbeln bis zur Austrittsstelle der Siphonen unter den Schalenrändern vorgezogen und mit der Gesteinswand in Berührung gebracht werden können (Abb. 2 a). Die beschriebenen Streifen genügen vollständig, um ein Vordringen der Muschel nach vorne und unten um einen geringen Betrag zu ermöglichen. Dadurch wird aber die Bewegungsmöglichkeit im Bohrloche vergrößert und die

Muschel kann durch schwache Drehung um die Längsachse jene Stellen der Gesteinswand mit dem Mantelrand erreichen, die das Vordringen des dicken oberen Körperabschnittes noch behindern. Die hier in Betracht kommenden Drehungen brauchen 30° nicht zu überschreiten, wovon man sich durch Messung an einer nach dem lebenden Tier angefertigten Zeichnung überzeugen kann (Abb. 2 b). Der zwischen den Wirbeln der Muschel liegende, von zwei Furchen ein-

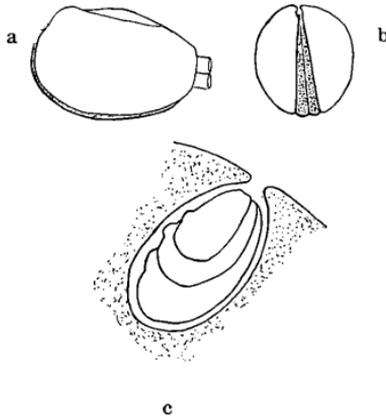


Abb. 2. *Petricola lithophaga*. a Tier mit vorgestrecktem Mantelrand und Siphonen von der Seite, b von vorne, c Schema der Größenzunahme von Muschel und Bohrloch. Nat. Gr.

geschlossene Kiel an der Gesteinswand stellt die Spur des obersten Teiles des vorstreckbaren Mantelrandes dar. Der dem freien Schalenrand entlang laufende, von den beiden Furchen begleitete Kiel, liegt nicht immer streng median, was als Anzeichen für das tatsächliche Vorhandensein von Drehungen um die Längsachse gewertet werden kann. Daß die Wirbel bei horizontaler Haltung der Schale höher liegen als das obere Ende des vorstreckbaren Mantelrandes, stellt keine Schwierigkeit dar, da das Tier bei weiterer Bohrtätigkeit nach unten absinkt, wodurch ein weiterer Vorschub ermöglicht wird (Abb. 2 c).

Daß dieser Vorschub nicht immer mit der nötigen Geschwindigkeit vor sich geht, beweisen die nicht seltenen Deformationen des Siphonalendes, die hauptsächlich in einer seitlichen Abbiegung bestehen.

Auch Verkürzungen der Schale in der Längsrichtung sind nicht selten und dürften dieselbe Ursache haben wie die Abbiegung des Hinterendes. Arbeits- und Ruheperioden, wie sie für *Lithodomus* aus dem Bewuchs von Schale und Bohrlochwand erschlossen wer-

den konnten, drücken sich bei *Petricola lithophaga* nicht so deutlich aus. Wohl konnten zahlreiche Exemplare gefunden werden, deren Hinterende geringe Mengen einer nicht kristallinen Inkrustation trägt, eine Auskleidung des Bohrloches war aber bisher nicht nachweisbar. Die erwähnte Inkrustierung des Schalenendes besteht aus Kalzitkörnern, während die Schale selbst aus Aragonit besteht. Der beim Entkalken verbleibende organische Rückstand besteht aus einer braunen körnigen Masse, die *Gongrosira*-ähnliche Algenfäden, Zellflächen von Rotalgen und Diatomeen enthält.

Erwähnenswert ist das häufige Vorkommen seitlich angeätzter Petricolaschalen in den Strandfelsen von Pirano. Ein großer Teil der dort gefundenen Exemplare zeigt mehrere rundliche Stellen, an denen die äußere Schalenschicht zerstört ist und die von einer bräunlichen conchinähnlichen Masse überzogene Innenschicht freiliegt (Taf. XXI, Fig. 1). Ohne Zweifel handelt es sich um Schalendefekte, die von anderen Bohrmuscheln zu Lebzeiten der *Petricola* hervorgebracht wurden.

In den meisten Fällen läßt sich *Lithodomus lithophagus* als Erzeuger der Schalendefekte nachweisen. Bei S. Maria del Lago auf Meleda (Mljet) fand ich eine von *Lithodomus* vollständig durchschnitene, mit Sandkörnern gefüllte Petricolaschale⁵⁾. Einwandfrei von einem Artgenossen zugefügte Schäden konnte ich bei *Petricola* bisher nicht auffinden.

Für die Bohrtätigkeit von *Petricola lithophaga* ist die Möglichkeit, den Mantel vor den Schalenrand vorzustrecken, eine Grundbedingung, die auch bei allen noch arbeitenden Individuen erfüllt ist.

LAMY (1922) konnte aber bei zwei Exemplaren von *Petricola lithophaga* und einem von *Petricola typica* von Rio de Janeiro einen kalkigen Anhang der rechten Klappe auffinden, der die linke Klappe umgreift und auf diese Weise ein Vorstrecken des Mantels verhindert.

Dieses bei den genannten Arten nur ausnahmsweise vorkommende Verhalten ist anscheinend bei einer Anzahl anderer Arten, die man unter dem Namen *Claudiconcha* zusammenfaßt, habituell geworden.

Bei *Claudiconcha monstrosa* aus Japan konnte ich beobachten, daß junge Stücke vollständig normale Schalenränder haben, wäh-

⁵⁾ Vgl. Bohrmuschelstudien I.

rend ausgewachsene eine extrem vergrößerte rechte Klappe aufweisen. Die linke Klappe wird dabei an ihrem vorderen und unteren Rand umfaßt (Taf. XXI, Fig. 3) Soweit der Mantelrand am Rücken der Schale nicht vom Ligament am Vortreten gehindert wird, findet sich auch dort eine aufstehende Kalklamelle. Beide Klappen zeigen auch am Siphonalende Verlängerungen, die aber nicht von den

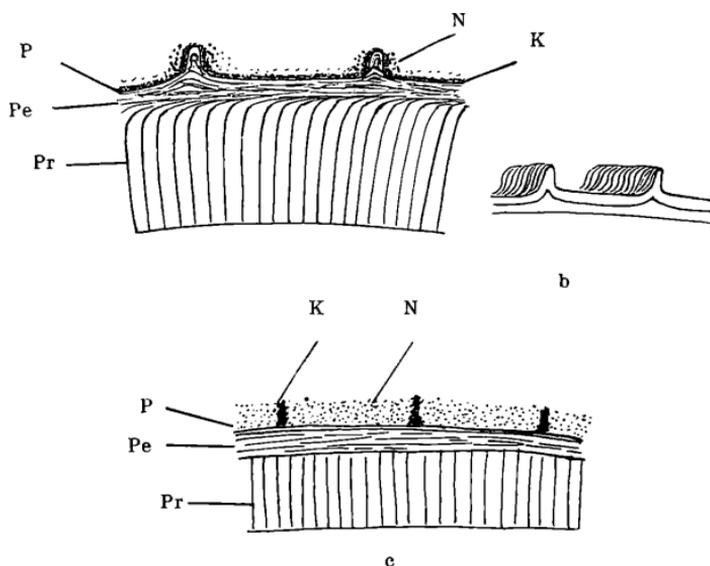


Abb. 3. a *Naranio lapicida*. Querschnitt durch das Hinterende der Schale, b zwei Lamellen schieb von rückwärts gesehen, zur Darstellung der Oberflächenskulptur, c *Lithodomus hanleyanus*. Querschnitt durch das Hinterende der Schale.

Zeichenerklärung: N = nichtkristallinische Inkrustation, K = kristallinische Inkrustation, P = Periostrakum, Pe = Perlmutter-schicht, Pr = Prismenschicht.

Siphonen selbst abgeschieden sein können, da in der Mitte keine Einschnürung zu erkennen ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Verlängerungen vom hinteren Abschnitt des Mantels gebildet werden. Der Fortsatz der rechten Klappe ist bedeutend größer und länger, während der Fortsatz der linken kurz und nach innen gekrümmt ist und beim Schließen der Schale das Siphonalende vollständig verschließt. Das Material dieser kalkigen Wucherung unterscheidet sich auch bei mikroskopischer Untersuchung nicht von der übrigen Schalensubstanz, ist also als normales Sekretionsprodukt des Mantels anzusehen. Schale und Verlängerung bestehen aus Aragonit. Die Verlängerungen zeigen dadurch, daß sie aus zahlreichen nacheinander abgeschiedenen Platten bestehen, lamellösen Bau. Die Struktur der einzelnen Lamellen unterscheidet sich aber

nicht von der der übrigen glatten Schalenteile. Zwischen den Lamellen lagern sich oft schwache, aus Kalzit bestehende Überzüge ab, deren organische Grundsubstanz aus Detritus und Algenfäden (*Gongrosira?*) besteht.

Bei *Claudiconcha japonica* DKR. kommen ebenfalls Stücke ohne und mit (von LAMY als *v. circumdata* bezeichnet) Anhang der rechten Klappe vor. *Claudiconcha madreporica* JOUSSEAUME und *quadrasi* HIDALGO stimmen mit den vorstehend genannten Arten im erwachsenen Zustand überein. Ob den Jugendformen der Anhang der rechten Klappe fehlt, ist nicht bekannt, aber sehr wahrscheinlich. Die beiden Arten *Claudiconcha cummingi* DESH. und *chinensis* DESH. nähern sich in der Schalensculptur der Gattung *Venerupis* und LAMY meint, daß vielleicht hier ein Zusammenhang bestehen könnte, daß also derzeit in der Gattung *Claudiconcha* noch Endglieder zweier Parallelreihen zusammengefaßt sein könnten. Obwohl bei *Venerupis irus* mitunter an der rechten Klappe ein die linke umgreifender Anhang vorkommt, scheint es nicht sehr wahrscheinlich, daß eine bohrende und eine nicht bohrende Muschel derartige Übereinstimmung zeigen, da die nicht bohrende *Venerupis*, wenn sie durch die Wände ihres Schlupfwinkels an weiterer Größenzunahme gehindert wird, unregelmäßig deformiert wird und nicht so charakteristisch geformte Anhänge ausbildet wie *Claudiconcha*.

Eine sehr merkwürdige Bildung beschrieb FOLIN 1867 bei *Petricola anachoreta*, die in Meleagrinaschalen an der pazifischen Küste des Golfes von Panama aufgefunden wurde. Die linke Klappe dieser Muschel ist von einer dünnen Kalkplatte bedeckt, die nicht mit der Schale zusammenhängt und die rechte Klappe umfaßt. Da ich kein Stück dieser Art untersuchen konnte, muß ich mich auf die Wiedergabe der Angaben der Literatur beschränken, möchte aber darauf hinweisen, daß die histologische und chemische Untersuchung der erwähnten Kalkplatte für die Beurteilung der vorliegenden Verhältnisse wertvoll wäre.

Mit *Petricola lithophaga* stimmen folgende Arten morphologisch und, soweit nach den spärlichen biologischen Angaben geurteilt werden kann, auch in der Lebensweise überein: *Petricola fabagella* LAM., *robusta* SOW. und *typica* JONAS. Fossil findet sich *Petricola lithophaga* im Miozän des Wiener Beckens. Außerordentlich häufig ist diese Art in den Schalen von *Ostrea crassissima* bei Nodendorf

in den Leiser Bergen anzutreffen. Professor SCHMIDTGEN (Mainz) sandte mir ein Exemplar einer der rezenten *Petricola lithophaga* sehr ähnlichen Art, das im Miozän des Mainzer Beckens gefunden wurde.

Die Vertreter der durch die Schalenskulptur von *Petricola sensu stricto* verschiedenen Untergattung *Naranio* werden nach mehreren übereinstimmenden Angaben in Korallenstöcken bohrend angetroffen. Die Sektion eines aus dem Roten Meer stammenden Exemplares von *Naranio lapicida* ergab weitgehende Übereinstimmung mit *Petricola lithophaga* und *fabagella*. Als hauptsächliche Unterschiede sind zu erwähnen: der bedeutend größere vordere Adduktor, der gegenüber *Petricola lithophaga* weit nach oben gerückt ist, der viel längere Fußschlitz des Mantels und die dunkle Pigmentierung der Enden der Siphonen. Aus dem letzten Befund kann geschlossen werden, daß die Siphonen mehr dem Licht ausgesetzt sind als bei *Petricola lithophaga*, daß also vermutlich das Siphonalende des Bohrloches weiter sein dürfte. Über die Bohrtätigkeit dieser Art liegen meines Wissens keine Angaben vor. Sehr eigentümlich ist die Skulptur des Hinterendes der Schale (Taf. XXI, Fig. 2). Während das Vorderende mit gewinkelten Streifen versehen ist, geht diese Skulptur weiter rückwärts in parallele, schief nach hinten gerichtete Streifen über.

So liegen die Verhältnisse bei jungen Tieren. Bei erwachsenen Exemplaren beginnen ungefähr dort, wo die Arealkante liegen müßte, erhabene parallele Lamellen, die bis zum Hinterrand der Schale laufen und mit den vor ihnen liegenden Parallelstreifen der Schale spitze Winkel einschließen. Bei vorsichtiger Entfernung der abstehenden Lamellen läßt sich die Parallelstreifung der Schale noch eine kurze Strecke unter den Lamellen verfolgen. Da nach dieser Feststellung eine Analogie zu den kristallinen Inkrustierungen der Lithodomusschalen nicht unwahrscheinlich erschien, wurde der Schichtenbau der Schale von *Naranio* genauer untersucht. Dabei ergab sich, daß auf die innerste ungefähr $\frac{5}{7}$ der ganzen Schalendicke ausmachende Lage parallel stehender Prismen eine dünne Schichte folgt, die dadurch, daß sich die Enden der Prismen in die Horizontallage umbiegen, in ihren äußeren Teilen das Gefüge einer Bänderschicht erhält. Ihr äußerster Teil, der sich auch leicht von der darunter liegenden Übergangszone ablöst, bildet die Grundlage der abstehenden Schalenlamellen. Diese entstehen

dadurch, daß sich die genannte Schichte in Falten legt (vergleiche Abb. 3 a, b). An diese noch der eigentlichen Schale angehörenden Lamellen legen sich beiderseits ungefähr senkrecht auf sie stehende, aus lockerem, kristallinischem Aragonit bestehende sekundäre Lamellen, wodurch das ganze Gebilde eine entfernte Ähnlichkeit mit einer Vogelfeder gewinnt. Die Zwischenräume dieser kleinen sekundären Lamellen werden oft von einer nicht kristallinischen, aus Kalzit bestehenden Inkrustierung ausgefüllt. Beim Entkalken dieses Überzuges bleiben Körner von Quarzsand und eine braune flockige organische Masse zurück, die einzelne dünne Algenfäden enthält. Die ganze Bildung hat eine gewisse Ähnlichkeit mit den Überzügen des Schalenendes von *Lithodomus hanleyanus*⁶⁾. Nur gehören bei *Narario* die primären Lamellen der eigentlichen Schale an, während bei der genannten Lithodomusart das ganze Gebilde über dem Periostrakum liegt (Abb. 3 c).

Von den bisher behandelten Formen entfernen sich die in der Untergattung *Petricolaria* zusammengefaßten Arten in mehrfacher Hinsicht. Äußerlich ist diese Gruppe an der stark verlängerten, oft scharf skulpturierten Schale erkennbar. Da mir nur von dem bekanntesten Vertreter, *Petricola pholadiformis*, Exemplare mit Weichkörper vorliegen, läßt sich nicht behaupten, daß die in der Folge angeführten anatomischen Verhältnisse auch für andere Arten zutreffen. Die Mantelränder sind bei *P. pholadiformis* an der Unterseite der Schale in großer Ausdehnung frei, der mit ziemlich breiter Basis mit dem Körper verbundene Fuß ist gut entwickelt und trägt eine Byssusfurche.

Ökologische Angaben liegen ebenfalls nur über die vor ungefähr 25 Jahren in der Nordsee aufgetretene, möglicherweise mit dem Bewuchs von Schiffen aus Nordamerika eingeschleppte *Petricola pholadiformis* vor (BÖTTGER, RICKLEFS, DEBSKI).

Nach BÖTTGER findet sich diese Muschel im Wattenmeer an geschützten Stellen im lehmigen Boden und wurde bei Juist auf Norderney in 10—16 m Tiefe in torfartigem, rostrotem Grund zusammen mit *Zirfaea crispata* und *Pholas candida* angetroffen. Ähnliche Vorkommen sind auch von der holländischen und belgischen Küste bekannt. LAMY berichtet, daß sie zusammen mit *Pholas candida* in Sand und Ton vorkommt. Chemische Arbeit scheint in derartigen Materialien ausgeschlossen, aber auch für ausgiebige mechanische

⁶⁾ Vgl. Bohrmuschelstudien I.

Tätigkeit mit Schale oder Fuß finden sich keine Anhaltspunkte. Die geradezu täuschende Ähnlichkeit mit Pholasarten könnte den Anschein erwecken, daß diese Form mit Hilfe der schuppenartigen Zähnnchen am vorderen Schalenabschnitt mechanisch arbeiten könnte.

Die Vorbedingung der Arbeit von *Pholas* ist aber das Vorhandensein eines stempelförmigen Fußes und der Antagonismus der Schalenmuskeln. Obwohl durch abwechselnde Kontraktion der beiden Adduktoren auch bei *Petricola pholadiformis* ein schwaches Klaffen des Vorder- oder Hinterrandes der Schale bewirkt werden kann, und auch das Ligament trotz seiner Länge keinen großen Widerstand entgegensetzt, und das Schloß ebenfalls solche Bewegungen zuläßt, scheint einigermäßen wirksame mechanische Arbeit auf diese Weise nicht möglich zu sein.

Das anscheinend regelmäßige Vorkommen dieser Art zusammen mit Pholasarten spricht dafür, daß *Petricola pholadiformis* in alten Pholaslöchern lebt und höchstens imstande ist, diese etwas zu erweitern, falls sie in weicherem Material angelegt sind. Mitunter findet man sogar in der Nähe der Wirbel abgescheuerte Stellen. Daß auch andere Vertreter der Untergattung *Petricolaria* zusammen mit echten Bohrmuscheln vorkommen, zeigen mit *Lithodomus cinnamomeus* gefundene Exemplare von *Petricolaria cf. serrata* von Ceylon, die sich in der Sammlung des Wiener Naturhistorischen Staatsmuseums befinden.

Wohl die größte Ähnlichkeit mit Pholasarten weist *Petricolaria denticulata* Sow. auf, bei der der Vorderrand der Schale vom Wirbel an umgeschlagen ist und in seinem unteren Abschnitt scharf gezähnte Lamellen trägt. In ihrer Form schließen sich *P. gracilis* DESH. und *serrata* DESH. den besprochenen Arten an.

Einige andere Arten fallen durch zwar gestreckte, aber nicht pholasähnliche Schalenform auf: *P. dactylus* Sow., *patagonica* d'ORB., *cultellus* DESH. und *concinna* Sow., doch liegen mir keine biologischen Angaben über sie vor.

Hemidapedonta Tellinacea

Scrobiculariidae: Nach einer Angabe von P. FISCHER findet sich *Montrouziera clathrata* Sow. in Korallen. Ob sie dort nur in Spalten und Höhlungen lebt oder selbständig bohrt, was nicht wahrscheinlich ist, läßt sich aus Mangel an biologischen Angaben nicht entscheiden.

Desmodonta Saxicavacea

Saxicavidae: Obwohl fast jeder Autor, der sich mit Bohrmuscheln beschäftigt, *Saxicava* ebenso wie *Lithodomus*, *Petricola* und *Pholas* die Fähigkeit selbständigen Bohrens zuschreibt, OSLER sogar berichtet, daß sich die Tiere gegenseitig anätzen (wie das von *Lithodomus* und *Petricola lithophaga* bekannt ist), war es mir nicht möglich, auch nur ein einziges Exemplar zu erhalten, das irgendwelche Anhaltspunkte für das Vorhandensein aktiver Bohrtätigkeit gibt. Sämtliche Exemplare von *Saxicava arctica*, die ich an der Westküste von Istrien samt den Steinen fischte, waren entweder nur in den Unebenheiten der Oberfläche mit Byssus befestigt oder sie waren in tiefere Spalten und Bohrlöcher von *Petricola lithophaga* eingedrungen, wo sie bei weiterem Wachstum eingeengt und deformiert wurden. Anfangs wächst die Muschel noch ziemlich regelmäßig unter Bevorzugung der Längenausdehnung, wobei sich häufig auch eine Torsion um die Längsachse ergibt (LAMY, 1930), später stellen sich infolge der Notwendigkeit, sich dem vorhandenen Raum anzupassen, extreme Verbiegungen und Krümmungen nach verschiedenen Richtungen ein (Taf. XXI, Fig. 4). Von einer gegenseitigen Anätzung aneinander befestigter Exemplare konnte ich nie etwas bemerken. Da es mir nicht möglich war, Beobachtungen an den Küsten der nord-europäischen Meere anzustellen, war ich auf Material von Helgoland und die Angaben der Literatur angewiesen.

Die Helgoländer Exemplare sitzen in Löchern und Spalten eines weißen zerreiblichen Kalksteines. Die Innenfläche der tieferen Löcher ist uneben, meist stark mit Bryozoen und Algen bewachsen und zeigt keine Übereinstimmung mit der Form der sie bewohnenden Muschel. Beachtenswert ist, daß die Schalen der Helgoländer Stücke nur sehr wenig deformiert sind, was vielleicht mit der geringen mechanischen Widerstandsfähigkeit des Substrates in Zusammenhang stehen könnte. Wenn es auch nach dieser Feststellung nicht ausgeschlossen ist, daß *Saxicava* Spalten in einem leicht zerreiblichen Gestein im Laufe ihres Lebens mechanisch etwas erweitern kann, so ist sie doch keinesfalls den harten Kalken der istriatischen und dalmatinischen Küste gewachsen.

Wenn auch CALMAN berichtet, *Saxicava* in harten Kalken und Sandsteinen gefunden zu haben, so dürfte die Bemerkung LINDSAY's, daß *Saxicava* oft in Löchern von Sandsteinblöcken parallel zur Oberfläche liegt, den Sachverhalt in dem Sinn erklären, daß sich

Saxicava eben in vorhandenen Höhlungen der Gesteinsoberfläche mit Byssus befestigt. Auch mit dem Fuß allein soll sich *Saxicava arctica* am Substrat sehr fest anheften können.

LINDSAY, die übrigens zugibt, daß es sich bei einem Teil der *Saxicava*-exemplare um Einmieter in fremden Bohrlöchern handelt, meint, daß nur mechanische Bohrtätigkeit in Betracht kommt. CALMAN dagegen nimmt lokale chemische Arbeit an, ohne jedoch seine Behauptungen durch Versuche zu stützen.

Nach CLESSIN (Conchyliencabinet XI, 4 a) finden sich *Saxicava*-arten oft zwischen den Rhizoiden von Tangen. Auch REEVE (Monograph of *Saxicava*) berichtet, daß sich diese Tiere oft in alten Pholaslöchern ansiedeln, was auch PACKARD für die Bucht von San Francisco angibt. CORI (Naturfreund am Strande der Adria) hält *Saxicava* ebenfalls nur für einen Einmieter.

Sehr deutliche Spuren von Anpassung an unregelmäßige Gesteinsspalten konnte ich an Exemplaren von *Saxicava australis* aus Sidney feststellen, wo der untere und hintere Schalenrand tiefe unregelmäßige Einschnürungen aufweist.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Vertreter der Gattung *Saxicava* nicht selbständig bohren und nur Bewohner schon vorhandener Löcher und Spalten sind.

Über die verwandten Gattungen *Saxicavella* P. FISCHER und *Panomya* GRAY., welche letztere durch einen Cuticularüberzug der stark verlängerten Siphonen bemerkenswert ist, liegen meines Wissens keine biologischen Angaben vor.

Myacea

Myidae: Von den Vertretern dieser Familie wird nur *Platyodon cancellatum* CONRAD von der pazifischen Küste Nordamerikas als Bohrmuschel bezeichnet; doch sind die Angaben PACKARD's so unbestimmt, daß man nicht entscheiden kann, ob es sich um einen Bewohner von Felslöchern oder um ein in weicheren Sandsteinen arbeitendes Tier handelt. Das letztere wäre in Hinblick auf die grabende Lebensweise der nahe verwandten Myaarten sehr wahrscheinlich. Auch ROCH (1927) nennt *Platyodon cancellatum* als Bohrmuschel.

Sphenia binghami TURTON findet sich nach P. FISCHER oft in von anderen Bohrmuscheln in Muschelschalen und Felsen hergestellten Bohrlöchern, wo sie sich mit Byssus befestigt. Da diese

Art nicht selbständig bohren kann, wird sie bei weiterem Wachstum deformiert.

Gastrochaenacea *Gastrochaenidae*

Die in der Adria häufige *Gastrochaena dubia* gehört zu jenen Bohrmuscheln, die sich mit besonderer Vorliebe in Molluskenschalen und Korallenstöcke einbohren. Relativ selten trifft man sie in den harten Felsen der Steilküste. Dort legen sie meist schwach gekrümmte, gegen das Siphonalende konisch zulaufende Röhren an (Taf. XXI, Fig. 5). Das ungefähr halbkugelförmige Vorderende der Röhre gleicht in seiner außerordentlich feinkörnigen Skulptur der Innenfläche der Lithodomusröhren. Poren des Gesteins werden glattrandig angeschnitten. Weiter distal beginnt eine feine, aus kristallinischem Aragonit bestehende Auskleidung des Bohrloches mit unebener erbsensteinähnlicher Mikroskulptur, die zeigt, daß diese Schichte durch Verschmelzung von Sphäriten entstanden ist. An einzelnen Stellen liegen die Sphäriten noch isoliert nebeneinander. Verfolgt man die Auskleidung in der Richtung gegen das Siphonalende, so wird ihre Oberfläche glatter und die Dicke nimmt schnell zu. Das Siphonalende selbst ist eine 8-förmig eingeschnürte Längsspalte, die dick mit konzentrischen kristallinischen Aragonitlagen ausgekleidet ist. An Dünnschliffen erkennt man, daß die schon bei schwacher Vergrößerung sichtbaren, infolge verschiedener Durchsichtigkeit abwechselnd hell und dunkel erscheinenden konzentrischen Aragonitlagen selbst wieder aus feinen parallelen Schichten bestehen. Außerdem lassen sich Vertikalstrukturen nachweisen. Es sind also schmale senkrecht auf die Röhrenwand stehende Aragonitprismen das feinste Bauelement der konzentrischen Lagen.

Die am Vorderteil des Unterrandes weit klaffende Muschel sitzt mit ihrem Fuß, der eine schmale Byssusspalte trägt, nahe der Basis fest an der Wand des Bohrloches. Der Byssus ist schwach entwickelt und in vielen Fällen überhaupt nicht nachweisbar. Die nahezu ihrer ganzen Länge nach verwachsenen Innenfalten des Mantelrandes, die nur dem zylindrischen Fuß den Durchtritt gestatten, füllen die ganze an der Unterseite der Muschel klaffende Spalte.

Frisch gefangene, aus ihren Bohrlöchern herausgenommene Exemplare rollen zuerst bei jeder Bewegung des Wassers auf ihrer Unterlage herum; meist gelingt es ihnen aber, sich wieder festzusetzen, was den Eindruck eines Festklebens mit Hilfe der etwas

pilzhutförmig erweiterten Endscheibe des Fußes macht. Nun wird die ganze von den verwachsenen Mantelrändern gebildete Fläche der Unterlage angedrückt und die Muschel bleibt oft mehrere Tage in dieser Lage. SLUTER beschreibt bei *Gastrochaena aequabilis*, wie die nicht verwachsenen Mittelfalten des Mantelrandes nach außen umgeschlagen werden und einen großen Teil der Schale verdecken. Bei *Gastrochaena dubia* konnte ich nur ein seitliches Vorragen dieser Mantelfalten beobachten, die sich sehr stark zusammenziehen können. Bewegungen des Mantelrandes sind, sobald sich die Muschel auf der Unterlage festgesetzt hat, nicht bemerkbar. Es liegen hier also die Verhältnisse vollständig analog denen von *Lithodomus*, CARAZZI (1902) schreibt *Gastrochaena dubia* eine in den Gewebslücken liegende basophile „protacide Drüse“ zu, während PELSENEER zwischen bohrenden und nicht bohrenden Arten, die im Sand leben (vielleicht ist *Fistulana* gemeint), unterscheidet. Bei ersteren werden innere Manteldrüsen kurz beschrieben, leider aber nicht genau abgebildet. Auch DESHAYES macht Angaben über Manteldrüsen bei *Gastrochaena dubia*.

Auf einer Serie von Sagittalschnitten durch eine junge (2 mm lange) *Gastrochaena dubia* ist ein rundlicher aus einzelligen Drüsen zusammengesetzter Körper innerhalb des stark verdickten verwachsenen Mantelteiles erkennbar (Abb. 4). Die Drüsenzellen münden einzeln in den Siphonalraum, wohin sie vermutlich ihr Sekret ab-

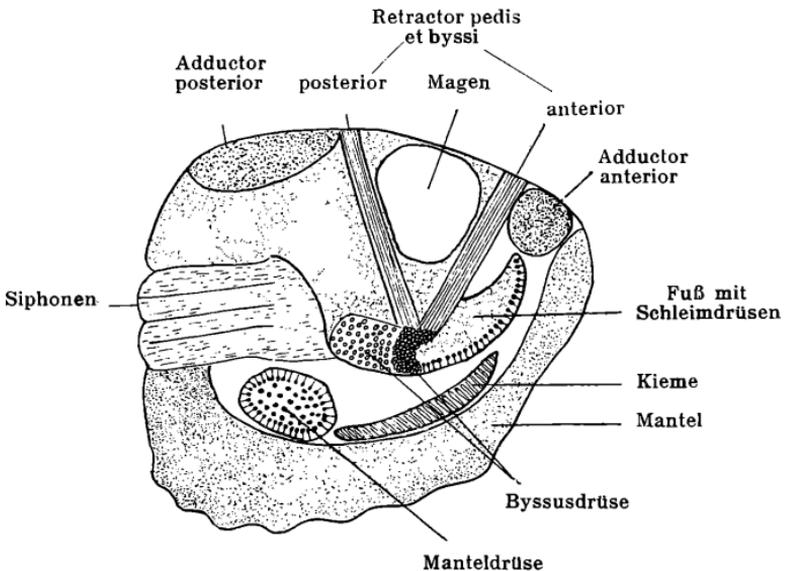


Abb. 4. Längsschnitt durch eine junge *Gastrochaena dubia* von 2 mm Länge.

scheiden. Sehr ähnliche Drüsen finden sich im vorderen Abschnitt der Fußsohle. Diese dürften den von SLUTER beschriebenen Schleimdrüsen entsprechen. Hinter diesem Fußabschnitt im Bereich der Byssusspalte erweist sich der Fuß aus stark vakuolisiertem Gewebe zusammengesetzt (Byssusdrüse). Über die Bedeutung der Manteldrüse läßt sich derzeit nichts aussagen, doch wird man sie wohl kaum in eine Beziehung zur Bohrtätigkeit bringen können, da ihre diffuse Ausmündung in den Siphonalraum für die Verwendung ihres Sekretes außerhalb der verwachsenen Mantelränder sehr ungünstig ist. Nach den oben mitgeteilten Beobachtungen dürfte *Gastrochaena* mit ihrem Mantel lokal chemisch arbeiten. Daß die

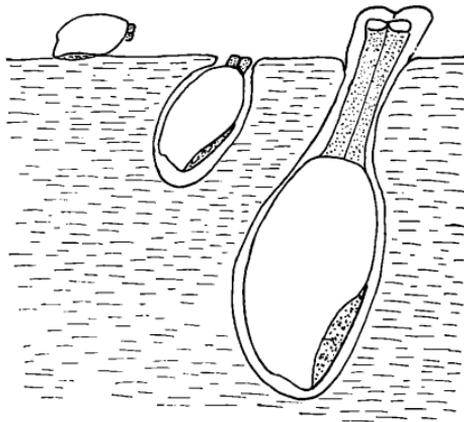


Abb. Schema des Eindringens von *Gastrochaena dubia* in das Substrat.

vom Mantel gebildete Fläche genügt, um einen Vorschub des Tieres im Bohrloch zu erzielen, wobei die Schale eine Drehung nach unten beschreibt, zeigen die beigegebenen Abbildungen (Abb. 5). Ganz junge Exemplare scheinen sich zuerst mit dem Mantel der Gesteinsoberfläche horizontal anzulegen und im Laufe ihres Vordringens mit dem Vorderende schneller einzusinken.

Wie schon erwähnt, befällt *Gastrochaena dubia* oft Muschelschalen, wo sie das Siphonalende ihrer Bohrlöcher in ähnlicher Weise wie in festem Gestein auskleidet. Meist sind aber die Muschelschalen nicht dick genug, um die erwachsene *Gastrochaena* zu beherbergen. Lebt die befallene Muschel, so wird die eindringende *Gastrochaena* von abgeschiedener Schalensubstanz überzogen, was ich sehr schön an einer *Arca noae* aus Capodistria beobachten konnte (Taf. XXI, Fig. 6). Ähnliche Verhältnisse waren auch an

einer *Murex brandaris* zu beobachten, wo sich die *Gastrochaena* in einen der großen Stacheln eingebohrt hatte, aber die Schale nicht durchbrechen konnte, weil die Schnecke eine Kalklamelle abschied. In Korallenstöcken kommt zwar *Gastrochaena dubia* selten in die Lage, das Substrat vollständig zu durchbrechen, aber das Siphonalende muß bei weiterem Wachstum der Koralle freigehalten werden. Daß sich *Gastrochaena* in teilweise noch lebende Korallen (*Cladocora caespitosa*) einbohren, konnte ich in der Bucht von Solin (Salona) beobachten. Die Korallen scheinen sich dort unter ungünstigen Lebensbedingungen zu befinden und oft strecken zwei bis drei *Gastrochaena* ihre Siphonen aus einem leeren Korallenkelch hervor, während der benachbarte Korallenpolyp noch lebt.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn *Gastrochaena* leere Muschelschalen befällt. Die Muschelschale ist meist bald durchbohrt und die *Gastrochaena* liegt jetzt entweder vollständig frei oder im Sand des Bodens. Im Gegensatz zu *Lithodomus lithophagus*, die in solchen Fällen nichts zum Verschuß der entstandenen Öffnung unternimmt, scheidet *Gastrochaena* eine kalkige Lamelle ab, in die sie nach Möglichkeit Sandkörner und Splitter von Mollusken-schalen einkittet (Taf. XXI, Fig. 7).

Die erwähnte Kalklamelle ist keine kontinuierliche Fortsetzung der Auskleidung des Siphonalendes, sondern sie liegt deutlich sichtbar außerhalb der Siphonalröhre, deren proximales Ende oft als schwache Stufe erkennbar ist. Beide Gebilde sind aber miteinander fest verkittet. Die agglutinierende Kalklamelle besteht ebenfalls aus Aragonit. An Stellen, wo keine Sandkörner oder sonstige Fremdkörper eingekittet sind, erweist sie sich aus zwei übereinander liegenden Systemen paralleler feiner Lamellen zusammengesetzt, von denen jede aus vertikal stehenden Prismen besteht. Die äußersten Lagen der inneren Schichte enthalten oft reichlich nur wenige μ große Körnchen eines schwarzen Pigments. An jenen Stellen, wo größere Fremdkörper befestigt sind, hebt sich der ganze äußere Schichtkomplex ab und überzieht den Fremdkörper (Abb. 6). Oft werden so ganze Klumpen von Sandkörnern von den konzentrischen Aragonitschichten überzogen, während einzelne Sandkörner meist nur mit ihrer unteren Fläche aufge kittet werden. Mitunter werden auch größere feste Stücke, wie Bruchstücke von Muschelschalen, nur festgekittet und nicht überzogen. Im allgemeinen bekommt die

Oberfläche einer solchen Gastrochaenaröhre durch die vielen von Kalklamellen eingehüllten Fremdkörper ein blasiges Aussehen.

Als Abscheidungsorgan für die agglutinierende Kalklamelle kommt nur die aus den verwachsenen Mantelrändern bestehende Fläche in Betracht. Von ihr wie auch von der Außenwand der Siphonen müssen wir die Fähigkeit der Lösung und Abscheidung von Kalk annehmen, ähnlich wie es für den Mantelrand anderer nicht bohrender Mollusken postuliert werden muß.

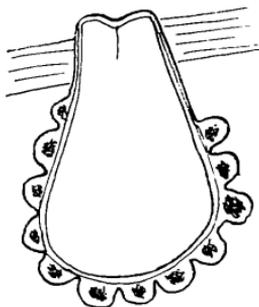


Abb. 6. Längsschnitt durch eine agglutinierende Röhre von *Gastrochaena dubia*.

LACAZE-DUTHIERS verdanken wir eine direkte Beobachtung über die Entstehung der Siphonaröhre von *Gastrochaena*. Es war ihm möglich, eine *Gastrochaena dubia* in einer Epruvette mit Seewasser 11 Monate lang am Leben zu erhalten. Am proximalen Ende der Siphonen konnte er den Austritt einer schleimigen Wolke beobachten, die zahlreiche mikroskopische, wetzsteinförmige Kristalle enthielt und später zu einem Kalküberzug erstarrte.

Ob *Gastrochaena dubia* nach Abscheidung der agglutinierenden Kalkröhre das Wachstum einstellt, was sehr wahrscheinlich ist, oder ihr Gehäuse durch vollständige Auflösung und Neubildung vergrößert, läßt sich nicht entscheiden, da keine entsprechenden Beobachtungen am lebenden Tier vorliegen. Dagegen muß diese Frage für eine Anzahl außereuropäischer Arten bejaht werden. Die genannten Formen lassen beim Umbau Reste des alten Gehäuses stehen, so daß dieses zum Schluß aus übereinander geschobenen Ringen zunehmender Größe zu bestehen scheint. Derartige Röhren sind von folgenden Arten bekannt: *Gastrochaena ovata* Sow., *pupina* DESH., *lagenula* LAM. mit 5 Ringen im erwachsenen Zustand, *aequalis* SLUTER mit 4—7 Ringen und *deshayesii* STURANI mit 6 bis 7 Ringen.

SLUITER (1898) denkt sich die Entstehung der komplizierten Kalkröhre in der Weise, daß bei weiterem Wachstum einerseits das Siphonalende verlängert, andererseits der Boden der zuerst gebildeten Kappe durchbrochen und eine neue größere Kalkkappe angefertigt wird; der Rest der alten Kappe bildet einen Ring der definitiven Röhre. An Schlifren lassen sich Anhaltspunkte für die Richtigkeit dieser Annahme finden, da der Verlauf der beiden Schichten der Röhrenwand an der Grenze zweier Ringe unterbrochen ist (Taf. XXII, Fig. 9). An einer der *Gastrochaena deshayesii* sehr ähnlichen Art von Laureço Marques (Südafrika) konnte ich die Befunde SLUITER's bezüglich des Röhrenaufbaues bestätigen. Die kurze Siphonalröhre besteht aus konzentrischen Aragonitlagen, die kein dunkles Pigment enthalten, während die äußerste Lage des inneren Schichtkomplexes der Kappen viele dunkle Pigmentkörnchen enthält. Mitunter sind die Sandkörnchen auch bei dieser Form von dem äußeren Schichtkomplex der Kappen überzogen, der Großteil liegt aber tief eingedrückt der obersten Lamelle auf (Taf. XXII, Fig. 8).

Daß SLUITER *Gastrochaena aequabilis* nie bohrend angetroffen hat, hängt mit dem aus Bimssteinstücken bestehenden Bodengrund seines Fundplatzes zusammen, die Röhren sind aber regelmäßig an den Gesteinsstücken angekittet. Das Vorkommen von Krakatau ist aber als Ausnahmefall anzusehen, da auch die kappenbauenden *Gastrochaena*en sonst erst nach Durchbohrung einer Molluschenschale ihre Kalkröhre abscheiden.

Die Mannigfaltigkeit der Schalen von *Gastrochaena* besteht hauptsächlich in der verschiedenen relativen Größe der vorderen Schalenöffnung und deren Begleiterscheinung, der Reduktion des vorderen Schalenabschnittes. Außerdem trifft man reich skulpturierte Schalen, an denen sich verschiedene Felder unterscheiden lassen: *Gastrochaena rostrata* SPENGLER, *mytiloides* DESH., neben nahezu unskulpturierten, einheitlichen Formen: *Gastrochaena rüppeli* DESH. und *lagenula* LAM.

Die ersteren Formen zeichnen sich meist auch durch schmalere Schalenspalten aus, so daß der erwähnte Zusammenhang den Anschein ursächlicher Bedingtheit erweckt. Die Arten mit großer Schalenspalte erhalten dagegen in der Seitenansicht *Modiola*-ähnliche Form gleichzeitig mit der Reduktion der vorderen, anders skulpturierten Schalenfelder.

Fossile Gastrochaenen finden sich schon im Jura. *G. deslongchampsii* im Dogger von Balin bei Krakau. Die tertiäre *G. intermedia*, deren sackförmige Bohrlochausfüllungen und gekrümmte Siphonalröhren sehr charakteristisch sind, unterscheidet sich wenig von den rezenten Arten (vgl. *Palaeobiologica* 4, S. 239—249). *Gastrochaena dubia* wurde von HOERNES für das Tertiär des Wiener Beckens angegeben.

Während die Röhre der *Gastrochaena*-arten immer an irgendeinem Fremdkörper angeheftet ist, findet man die Röhren der nahe verwandten *Fistulana*-arten frei im Sand. Daß auch diese Tiere die Fähigkeit zu bohren besitzen, zeigen zwei Exemplare, von denen eines eine *Dosiniaschale*, das andere eine *Mitra* durchbohrt hat. Von

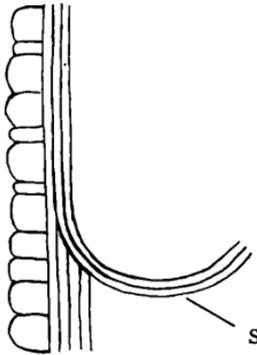


Abb. 7. Schema des Schichtenverlaufes in der Röhrenwand von *Fistulana*.
S = primäres Septum.

letzterem Stück wurde (von SOWERBY und FULTON) eine Röntgenaufnahme angefertigt, die einwandfrei zeigt, daß die Mitraschale glatt durchbohrt ist und nicht etwa die *Fistulana* eine durch andere Beschädigungen entstandene Öffnung durchwachsen hat (vgl. SOWERBY und FULTON, sowie SMITH) (Taf. XXII, Fig. 10).

Die sehr lange, schwach kegelförmige Röhre wird in ihrem untersten Viertel von einem Septum unterteilt, das von den Siphonen durchbrochen wird. Das Siphonalende der *Fistulana*-röhre ist meist fast vollkommen kreisförmig, nur selten an zwei gegenüberliegenden Stellen ähnlich wie bei *Gastrochaena* eingedrückt. Die Siphonalröhre ist nicht deutlich von dem übrigen Teil der Röhre abgesetzt.

Das Septum, das die Röhre ungefähr im untersten Viertel durchzieht, besteht nach Untersuchungen an *Fistulana clava* aus konzentrischen, in die Schichten der Röhrenwand übergehenden

Aragonitlagen und dokumentiert sich so als ehemaliges Vorderende der ganzen Röhre. Die äußeren Lagen der Röhrenwand sind aber im Bereich des Septums nicht gestört, man muß also annehmen, daß nach Durchbrechung des Septums vor dem Weiterbau die äußersten Schichten des Septums aufgelöst werden. Die Aufeinanderfolge der Schichten schließt aber einen nachträglichen Einbau des Septums aus (Abb. 7). Das beschriebene primäre Septum der Fistulararöhre erfährt nachträglich noch einen Zubau, der ver-

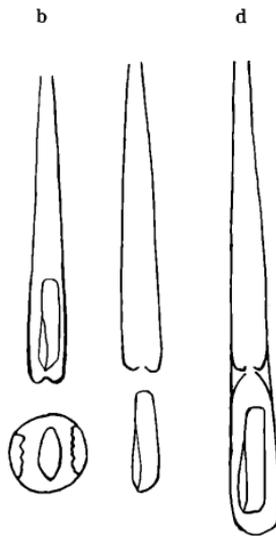


Abb. 8. a: Das Septum von *Fistulana clava* von unten gesehen. Zu beiden Seiten der Öffnung, durch die die Siphonen durchtreten, sind die ausgebrochenen Ränder des sekundären Septums sichtbar, b–d: Schema der mutmaßlichen Entstehung des Septums der Fistulararöhre, b: das primäre Septum bildet den Boden der Röhre, c: das Septum ist eben durchbrochen worden und die Muschelschale liegt außerhalb, d: die Muschel hat die Röhre verlängert, das sekundäre Septum eingebaut und das untere Röhrenende endgültig verschlossen.

mutlich von den Siphonen abgeschieden wird. Die der Schale zugewendete, ursprünglich konvexe Seite des Septums wird dadurch konkav und zwischen den beiden Schichten bildet sich ein im Querschnitt dreieckiger, ringförmig um die ganze Röhre herumlaufender Raum (Abb. 8 d). Das sekundäre Septum ist meist an zwei gegenüberliegenden Stellen unregelmäßig durchbrochen, was sich vielleicht mit der Lage des Hinterendes der Schalen in Zusammenhang bringen läßt (Abb. 8 a). Die Schale der *Fistulana*-arten ähnelt der von *Gastrochaena*, nur ist sie bedeutend verlängert und die Schalenpalte außerordentlich lang und am Vorderende auch sehr breit.

Die vorderen Schalenenden sind gegenüber dem übrigen Teil winkelig nach innen abgeknickt.

Die feinere Struktur der ganzen Röhre erweist sich als einheitlich. Auf Querschnitten erkennt man konzentrische Aragonitlagen, die zu mächtigen, abwechselnd verschieden durchsichtigen Schichtkomplexen zusammengefaßt sind. Die erwähnten dünnen Lamellen weisen deutliche Vertikalstrukturen auf, bestehen also aus schmalen parallelen Prismen. Über diesen fest miteinander verbundenen Schichten findet sich eine aus einer Anzahl dünner Aragonitlagen bestehende Schichte, die nur stellenweise mit der Unterlage verbunden ist und dadurch blasenartige Räume einschließt. Bei *Fistulana agglutinans* umschließt diese Schichte meist Sandkörner, ähnlich wie es bei *Gastrochaena* nach Durchbohrung des festen Substrates zu beobachten ist. Bei *Fistulana grandis* werden keine Sandkörner eingeschlossen, doch liegen zwischen Außenschicht und Innenschicht der Röhre zahlreiche blasenartige Räume, deren gewölbte äußere Bedeckung die Oberfläche der Röhre querrunzelig erscheinen läßt. Bei *Fistulana clava* tritt diese Skulptur zurück, doch sind die Blasenräume immer deutlich nachweisbar (Abb. 7).

Leider konnte ich keine genauen biologischen Angaben finden, aus denen ersichtlich ist, warum nur *Fistulana agglutinans* Sandkörner in ihre Röhre einkittet. Jedenfalls scheint dieses Verhalten das ursprünglichere zu sein. Die eingangs erwähnten Fälle, wo Molluskenschalen von *Fistulana* durchbohrt wurden, legen die Vermutung nahe, daß sich *Fistulana* nicht mechanisch in den Sandboden eingräbt, sondern die Sandkörner wegätzt, größere ihr Vordringen behindernde Kalkgebilde durchbohrt und die Röhre hinter sich mit Kalklamellen auskleidet. Wenn sie nahezu erwachsen ist, verschließt sie den Boden ihrer Röhre, durchbohrt ihn aber später nochmals, wobei ein mit ovaler Spalte versehenes Septum stehen bleibt. Bald darauf ist die Muschel vollständig erwachsen und verschließt den Boden ihrer Röhre endgültig (Abb. 8 b—d).

Bemerkenswert ist, daß der Durchbruch des Bodens der Röhre bei *Fistulana* nur einmal erfolgt, im Gegensatz zu *Gastrochaena*-arten (z. B. *aequabilis*), wo sich der Vorgang bis zu sechsmal wiederholt. Meines Wissens sind auch keine Abnormitäten von *Fistulana* bekannt, bei denen mehr als ein Septum in der Röhre nachweisbar wäre.

Die ganze Erscheinung des Verschlusses und darauffolgenden Durchbrechens der Röhre erinnert an die bei *Lithodomus* auftretenden Arbeits- und Ruheperioden.

Über fossile *Fistulana*-arten fand ich eine Angabe bei ZITTEL, daß *Fistulana tubulosa* ZITT. in der Gosaukreide vorkommt, und OPPENHEIM (1906) erwähnt eine den rezenten Arten sehr ähnliche Form, *Fistulana aegyptiaca* MEYER-EYMAR, die sich im Eozän Ägyptens nicht selten findet.

Anomalodesmata: *Lyonsiidae*: Einzelne Lyonsiaarten werden häufig in Felslöchern angetroffen, wo sie sich mit Byssus befestigen. *Lyonsia* (Sg. *Entodesma*) *saxicola* BAIRD. stellt eine Konvergenzform zu *Saxicava arctica* dar, von der sie ohne Kenntnis des Schlosses kaum zu unterscheiden ist. Wie diese wird auch sie häufig deformiert, da ihr die Fähigkeit zu selbständiger Bohrarbeit zu fehlen scheint. Ähnlich wie bei den Anisomyariern (*Modiolaria*) finden sich einzelne Arten, die im Mantel von Arcidien angetroffen wurden, so *Entodesma cuneatum* GRAY.

Die fossile *Lyonsia* (*Endomargarus*) *herberti* DESH. wurde in Bohrlöchern anderer Muscheln gefunden. *Lyonsia corbuloides* PET. zeigt oft ein Übergreifen des Unterrandes der linken Klappe über die rechte im rückwärtigen Schalenteil, während der vordere eine umgekehrte Anordnung zeigt. Auf diese Weise erscheint der Unterrand der Schale S-förmig geschwungen, ein Verhalten, das ich bei ähnlich lebenden Arciden, *Barbatia barbata*, beobachten konnte. Diese Schwingung des Unterrandes hängt vermutlich mit der Reduktion des Byssus und dem Verschluss der Byssusspalte zusammen, die durch Übergreifen eines Lappens der nicht ausgerandeten Schale erfolgt⁷⁾

Auch seitliche Abknickung des Hinterendes konnte bei *Lyonsia corbuloides* beobachtet werden, was durch Raumanpassung erklärt werden kann.

Thraciidae: *Thracia* (*Ixartia*) *distorta* MONT. wurde nach einer Angabe von P FISCHER in Felslöchern, *Tyleria fragilis* H. et A. ADAMS in einem Bohrloch einer Schale von *Spondylus* angetroffen. Auch *Thracia* (*Rupicola*) *concentrica* FLEURIAU scheint ähnliche Wohnorte zu bevorzugen.

Selbständige Bohrtätigkeit ist bei den genannten Arten sehr unwahrscheinlich.

⁷⁾ Vgl. Bohrmuschelstudien I.

Clavagellidae: Die Clavagelliden stellen einen bis in die Einzelheiten übereinstimmenden Parallellfall zu den Gastrochaeniden dar. Charakteristisch für alle Clavagellaarten ist, daß die linke Klappe mit ihrer ganzen Oberfläche am Substrat festgekittet ist, während die rechte ihre freie Beweglichkeit bewahrt. Im übrigen besteht habituell große Ähnlichkeit mit den Gastrochaenaarten. Die Schalen klaffen in ihrem vorderen unteren Abschnitt weit. Über die Öffnung spannen sich die verwachsenen Mantelränder. Nur eine kurze schmale Spalte ermöglicht dem stark reduzierten Fuß das Vortreten. Durch die Verwachsung der linken Klappe mit dem Substrat ist die Bewegungsmöglichkeit des Tieres stark eingeschränkt. Trotzdem sind die Adduktoren gut entwickelt. Bei der einzigen anatomisch untersuchten Art, *Clavagella aperta*, sind keine Manteldrüsen beschrieben (OWEN 1835). Über die Art der Bohrtätigkeit sind mir keine Literaturangaben bekannt. Die Untersuchung der oft in harten Kalksteinen angelegten Bohrlöcher der im Mittelmeer nicht seltenen *Clavagella aperta* ergibt weitgehende Übereinstimmung mit *Gastrochaena dubia*. Wie bei dieser ist die Innenwand des Bohrloches glatt und nur mit sehr feinkörniger Mikroskulptur versehen. Poren des Substrates sind glattrandig angeschnitten; Korrosionen fehlen. Die Höhlung, in der die Muschel liegt, befindet sich recht nahe unter der Gesteinsoberfläche. Die Muschel legt daher bei der Anlage des Bohrloches nur einen sehr kurzen, oft nur einige Millimeter betragenden Weg zurück, bevor ihre linke Klappe am Substrat festgekittet wird. Sie ist aber nicht mit dem unbearbeiteten Substrat verbunden, sondern dieses wird geglättet, bevor die Schale durch Ablagerung neuer Kalkschichten mit ihm verwächst. Die beiden Schalenklappen behalten immer ungefähr gleiche Größe und das Vorderende der Röhre ist in harten Substraten nie ausgekleidet. Da die Bewegungsfähigkeit von *Clavagella* auf Öffnen und Schließen der dünnen Schalen, sowie Einziehen und Ausstrecken der Siphonen und des stark reduzierten Fußes beschränkt ist, läßt sich nur die sehr große Fläche der verwachsenen Mantelränder als Bohrwerkzeug in Anspruch nehmen.

Leider war es mir nicht möglich lebendes Material zu erhalten, doch dürften die aus den morphologischen Verhältnissen gezogenen Schlüsse durch das übereinstimmende Verhalten von Arten, deren Lebendbeobachtung möglich war, an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

An Exemplaren mit konserviertem Weichkörper, die mir von *Clavagella aperta* und *australis* Sow. zur Verfügung standen, zeigte sich, daß die von den verwachsenen Mantelrändern gebildete Fläche mit ihrer Wölbung beinahe das ganze Bohrloch ausfüllt; es muß also dem lebenden Tier möglich sein, diese Fläche mit dem Substrat in Berührung zu bringen und in dieser Lage zu erhalten, Verhältnisse, die bei *Gastrochaena dubia* tatsächlich beobachtet werden konnten. Ein Vorschub im Bohrloch kann allerdings nur in dem Maße stattfinden, als das Tier selbst wächst. *Clavagella* läßt sich also mit großer Wahrscheinlichkeit den bisher besprochenen Bohr-
muscheln in bezug auf ihre Arbeitsweise anfügen und es kann von ihr lokale chemische Arbeit mit Hilfe des Mantelrandes angenommen werden.

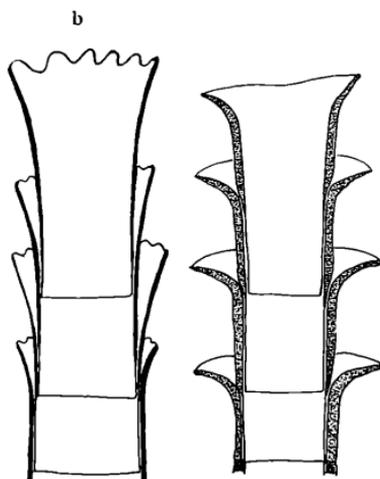


Abb. 9. Längsschnitte durch die Siphonalröhre, a von *Clavagella aperta*, b von *Brechites delessertianus*.

Wie schon erwähnt, sind die Bohrlöcher von *Clavagella* nur wenig im Gestein versenkt, werden auch nicht weit in die Tiefe getrieben, sondern nehmen ei- bis kugelförmige Gestalt an. Dagegen wird das Siphonalende des Bohrloches durch Abscheidung einer Kalkröhre meist stark verlängert. Diese aus konzentrischen Aragonitlagen aufgebaute Röhre hängt bei den in Felsen bohrenden *Clavagella*arten nicht mit der am Substrat festgewachsenen linken Klappe zusammen.

Bei *Clavagella aperta* wird zuerst ein niedriger Kalkwulst um das in der Mitte schwach eingeschnürte Siphonalende herum abgeschieden. Daran schließt sich ein zylindrisches, distal zu einem

flachen Trichter erweitertes Röhrenstück. Das Wachstum der Siphonalröhre erfolgt periodisch und es wird jedesmal ein neues Röhrenstück mit Trichter gebildet, das im vorhergehenden Röhrenstück steckt. Die Verbindung dieser Röhrenabschnitte ist sehr fest, da jedes Stück bis in die Basis des vorhergehenden reicht (Abb. 9 a). Das Lumen der Röhre bleibt im ganzen Verlauf gleich weit, weil Verdickungen der einzelnen Röhrenstücke nur nach außen erfolgen. Auf Schliffen durch die Röhre läßt sich feststellen, daß jeder Abschnitt aus zahlreichen konzentrischen Lagen besteht. Vertikalstrukturen sind wenig ausgeprägt. Dagegen weisen die Lamellen in der Aufsicht eine charakteristische, bei den bisher behandelten



Abb. 10. Flächenschliff durch die Röhre von *Clavagella aperta*.
Zeiß Ok. 4, Obj. 8 mm, Tubus 170 mm.

Muschelröhren fehlende Zeichnung auf. In einer granulierten Grundmasse liegen undurchsichtige, von einem hellen Hof umgebene, langgestreckte, gewinkelte oder auch verzweigte Gebilde. Diese undurchsichtigen Gebilde sind so angeordnet, daß sie sich zwanglos als Reste eines Netzes mit sechseckigen Maschen erkennen lassen. Die Maschen des Netzes entsprechen den teilweise miteinander zusammenhängenden Prismen, die auf Querschliffen sichtbar sind (Abb. 10).

Ähnlich wie die beschriebene *Clavagella aperta* verhalten sich *Clavagella laqueata* SOW. und *melitensis* BROD., bei denen die Siphonalröhre meist nur aus einem Trichter besteht, der distal stark erweitert und proximal gefaltet ist. Dadurch gewinnt das Gebilde eine gewisse Ähnlichkeit mit einem zugeschnürten Sack. Eine einfache, nur Zuwachsstreifen tragende Röhre weisen *Clavagella elongata* BROD., *australis* SOW, und *philippiana* DESH. auf. Bei *Clavagella lata* BROD. wurde bisher keine Siphonalröhre gefunden, was auch mit dem Alter der Tiere zusammenhängen könnte.

Ebenso ist die Zahl der trichterartigen Erweiterungen der Siphonalröhre vom Alter des Tieres abhängig und daher systematisch wenig brauchbar. Die bisher genannten Arten kommen alle in Kalkfelsen vor, doch bevorzugt *Clavagella australis* weiche Korallenkalke. Das Bohrloch einer im Naturhistorischen Museum in Wien aufbewahrten als *Clavagella bacillaris* DESH. *syn. aperta?* bezeichneten Art aus dem Roten Meer ist ebenfalls in Korallen angelegt und zeigt die glattrandige Durchschneidung dieses außerordentlich porösen Materials sehr deutlich.

Die im Mittelmeer vorkommende *Clavagella balanorum* Sow. benützt dagegen oft leere Balanen oder sonstige Höhlungen in Konkretionen als Ausgangspunkt ihrer Bohrtätigkeit. Auch bei dieser Art wird das Bohrloch nicht ausgekleidet. Die einfache, meist dem Substrat entlang wachsende Siphonalröhre ist nicht mit der linken Schalenklappe verbunden und weist eine der Einschnürung der Siphonen entsprechende Längsfurche auf.

Von den genannten, als Untergattung *Bryopa* zusammengefaßten Formen entfernt sich eine Gruppe vorwiegend fossiler Arten hauptsächlich dadurch, daß eine Verschmelzung zwischen der linken Schalenklappe und der Siphonalröhre eingetreten ist und das ganze Tier in seinem vorderen Teil von einer einheitlichen Kalkröhre umschlossen ist, die in die Siphonalröhre übergeht. Anfänge einer Kalkabscheidung am vorderen Ende der Röhre finden sich unter besonderen Umständen auch bei *Clavagella aperta*. Wenn diese Art das Substrat an einer Stelle durchbricht oder in sehr lockeres Material gelangt, kleidet sie das Bohrloch an den genannten Stellen mit übereinander liegenden Aragonitlamellen aus.

Der feinere Bau der Lamellen stimmt vollkommen mit den oben beschriebenen Verhältnissen der Siphonalröhre überein. Derartige Auskleidungen des Vorderendes der Clavagellaröhre können beträchtlichen Umfang annehmen und zeigen deutlich den Weg, auf dem die einheitlichen Kalkröhren der unten zur Besprechung gelangenden Arten entstanden sein dürften.

Diese Formen stellen einen Analogiefall zu den im Sand lebenden Gastrochaenen und den *Fistulana*arten dar. Leider fand ich keine Angaben über die Lebensweise dieser Tiere, doch sprechen die mit der Röhre der mir vorliegenden rezenten *Clavagella multangularis* TATE verkitteten Sandkörner zugunsten der Übereinstimmung mit *Fistulana*.

Die australische *Clavagella multangularis* weist Charaktere auf, die sie innerhalb der sandbewohnenden Clavagellen als ursprünglich erscheinen lassen. Besonders bemerkenswert ist in dieser Hinsicht die Ausbildung des Vorderendes. Am Vorder- und Unter- rand der linken in die Röhre eingekitteten Klappe entspringen zahlreiche Röhrrchen, die aus der Substanz der Röhrenwand bestehen und an Sandkörnern befestigt sind. Der ganze, die freie rechte Klappe überziehende Röhrenteil ist ebenfalls von solchen agglutinierenden Röhrrchen besetzt. Die übrigen Röhrenteile tragen keine Protuberanzen und das Siphonalende ist nicht trichterförmig erweitert (Taf. XXII, Fig. 11).

In der Art der Befestigung der Sandkörner ergibt sich ein durchgreifender Gegensatz zwischen den agglutinierenden Gastrochaenen und *Fistulana* gegenüber *Clavagella*. Während erstere entweder die Sandkörner an ihrer Oberfläche festkitten (*Fistulana agglutinans*, gelegentlich alle Gastrochaenen) oder sie in ein aus der Substanz der Kalkröhre bestehendes Säckchen einschließen, baut *Clavagella* gegen das Innere der Röhre offene Röhrrchen, die sich mit ihrem Ende an einem Sandkorn festheften, es aber nicht umschließen. Als Organ für die Bildung dieser Kalkröhrrchen kommt nur der Mantelrand in Betracht, aus Mangel an konserviertem Material konnte aber diese Vermutung nicht bestätigt werden.

Ungefähr den für *Clavagella multangularis* beschriebenen Verhältnissen entspricht die fossile *Clavagella cistata* LAM. und die eozäne *echinata* LAM. Die zur Untergattung *Stirpulina* zusammengefaßten, meist tertiären Formen sind dadurch ausgezeichnet, daß die Röhre noch über das Vorderende der Muschelschale verlängert ist und dort mit einem Kranz oft verzweigter Kalkröhrrchen endet. Im Zentrum der von den Röhrrchen umschlossenen Scheibe findet sich eine schmale Längsspalte, die dem ehemaligen Fußschlitz des Mantels entsprechen dürfte. Das Siphonalende dieser Arten ist ähnlich wie bei *Clavagella aperta* aus einer Anzahl ineinander steckender, am Ende trichterartig erweiterter Röhrenstücke zusammengesetzt. Diesen Typus repräsentieren die rezente *Clavagella ramosa* DUNKER aus Japan, die ich leider nicht untersuchen konnte, und die eozänen Arten *caillati* DESH. und *coronata* DESH. sowie *bacillaris* DESH. aus dem Pliozän.

Sehr eigentümliche Verhältnisse konnte OPPENHEIM (1906) an der im Eozän Ägyptens vorkommenden *Clavagella stirpulina*

grandis BELL. beobachten. Bei dieser Art ist die Kalkröhre dort, wo sie die freie rechte Klappe überzieht, von zwei einander in ungefähr rechtem Winkel schneidenden Spalten durchzogen, was OPPENHEIM dazu veranlaßt, hier eine Wachstumszone anzunehmen.

Brechites (Aspergillum): Innerhalb der *Anomalodesmata* findet sich noch eine Gattung röhrenbauender Muscheln, die den sandbewohnenden *Clavagellen* sehr ähnlich ist, zweifellos aber eine Parallelreihe dazu darstellt, die dadurch gekennzeichnet ist, daß bei ihren Vertretern beide Klappen mit der Kalkröhre verschmolzen sind. Die Anfangsglieder dieser Reihe sind bisher nicht bekannt und die fossilen (pliozänen) Arten geben keinen Aufschluß über die Morphogenese.

Die postembryonale Entwicklung von *Brechites* ist ebenfalls noch sehr wenig bekannt. SMITH beschrieb ein Jugendstadium eines *Brechites*, den er für *B. (Humphreyia) strangei* ADAMS. hält, das noch keine Röhre abgeschieden hatte (Taf. XXIII, Fig. 12). Das 25 mm lange Tier wurde in vier Faden Tiefe bei Philip Island, Western Port Bay, Victoria, zusammen mit *Clavagella multangularis* TATE auf steinigem Boden gedregt. Der sackförmige Körper, dessen vordere obere Hälfte von den Schalen bedeckt ist, ist nur 10 mm lang, ein schwanzförmiger Anhang, an dessen Ende der Analsipho ausmündet, hat 15 mm Länge. An der Basis (!) dieses Anhanges liegt die Öffnung des Branchialsipho, in deren Umgebung zahlreiche Sandkörner festgeklebt sind. Die 5 mm lange, 4 mm hohe Schale kann nicht mehr geschlossen werden, hat aber noch ein deutliches Ligament. Am vorderen Abschnitt des Körpers ist ventral ein deutlicher Fußschlitz zu erkennen.

Leider liegt keine anatomische Bearbeitung dieses Tieres vor, die vermutlich wichtige Aufschlüsse gegeben hätte.

Die Anatomie des erwachsenen Tieres wurde von LACAZE-DUTHIERS an *Brechites dichotomus* und *vaginiferus* untersucht. An *Brechites delessertianus* konnte ich ergänzende anatomische Beobachtungen anstellen. Hier soll nur auf jene Verhältnisse eingegangen werden, die in unmittelbarer Beziehung zur Deutung dieses aberranten Muscheltypus stehen. Während bei *Clavagella aperta* und *australis* beide Adduktoren deutlich ausgebildet sind (der vordere Adduktor ist sehr klein und schwach), läßt sich beim erwachsenen Tier von *Brechites delessertianus* nichts auffinden, was als Rest eines Adduktors gedeutet werden könnte. Auch LACAZE-

DUTHIERS konnte bei *B. dichotomus* nichts genaues über das Verschwinden der Adduktoren ermitteln. Nur bei *Brechites incertus* CHENU lassen sich an der Innenseite der Schale, die hier relativ sehr groß ist, Eindrücke erkennen, die als Ansatzstellen der Adduktoren gedeutet werden können (vgl. Taf. XXIII, Fig. 14). Weichkörper dieser Art konnte ich leider nicht erhalten.

Die Mantelmuskulatur der untersuchten Brechitesarten ist besonders kräftig ausgebildet. Das Vorderende des ganzen Tieres wird von einer muskulösen Scheibe gebildet, die aus den verwachsenen Mantelrändern besteht. Um den zentral gelegenen Fußschlitz ist eine Art von Sphinkter ausgebildet. Dort, wo die Endscheibe in die Seitenteile des Körpers übergeht, ist die Muskelschicht bedeutend dünner. Auch die Muskulatur der Siphonen ist sehr kräftig und umfangreich. An die kleine, an der Außenseite der Röhre deutlich vortretende primäre Muschelschale treten im Alter keine Muskeln heran. Die sattelförmig dem Vorderteil der Röhre aufsitzende Muschelschale wird vorne von den Muskeln der Endscheibe, rückwärts und unten von den Muskeln der Siphonen umgeben. Bemerkenswert ist, daß das Tier nur mit Hilfe seiner mächtig entwickelten Mantelmuskulatur mit der Röhre verbunden ist, während die Adduktoren reduziert sind.

Alle jene Teile der Körperoberfläche, die nicht unter der primären Schale liegen, sind von einer Conchinkutikula überzogen, die an einzelnen Stellen Kalksphärite enthält, was schon LACAZE-DUTHIERS beobachten konnte. Dünnschliffe durch die eigentliche Schale zeigen, daß die beiden Klappen fest miteinander verbunden sind, und lassen keine Grenze zwischen Schale und ehemaligem Ligament erkennen.

Die akzessorische Kalkröhre ist aus konzentrischen Aragonitlamellen aufgebaut, die selbst wieder aus vertikal stehenden prismatischen Aragonitindividuen zusammengesetzt sind. Die Oberfläche der einzelnen Prismen ist fein und unregelmäßig skulpturiert und mit einer nicht näher charakterisierbaren interstitiellen Substanz überzogen, wodurch auf einem Flächenschliff die Umgrenzung der Prismen dunkel erscheint. In ihrer Gesamtheit bilden diese dunklen Linien ein mehr oder weniger deutliches Netz. Hierin stimmen die Verhältnisse mit den an *Clavagella aperta* beobachteten überein.

Den Abschluß des einzelnen Prismas nach innen bildet häufig ein spießförmiges oder sphäritisches Aragonitgebilde. Besonders

deutlich konnte LACAZE-DUTHIERS diese Erscheinung an *Brechites dichotomus* beobachten, während ich bei *B. javanus* und *delessertianus* nur selten Sphärite und kurze Spieße finden konnte.

Geht man von der von SMITH gefundenen Jugendform aus, die mit großer Wahrscheinlichkeit im Sand grabend lebt, so kann man sich die weitere Entwicklung des Tieres in folgender Weise vorstellen: Die Siphonen scheiden eine Kalkröhre ab, mit der später die ohnedies schon lange funktionslosen Schalen verschmelzen. Nach Beendigung des Wachstums, das wie am Siphonalende von *B. delessertianus* und *vaginiferus* zu erkennen ist, periodisch erfolgt, wird der vorderste Teil der Röhre gebaut.

GRAY (1858) berichtet, daß die Tiere gegen 40 klebrige Tentakel an der Endscheibe vorstrecken und sich auf diese Weise im Sand verankern. Diese Tentakel scheiden eine kalkige Hülle ab, die später wieder von ihnen verlassen wird und den bekannten Röhrenkranz der Endscheibe darstellt. An konservierten Stücken ist nichts von den genannten Tentakeln zu bemerken. Auch LACAZE-DUTHIERS konnte sie nicht auffinden. Besonders bemerkenswert ist, daß auch die Endscheibe von einer flach anliegenden Cuticula überzogen ist; allerdings kann diese erst nach Rückbildung der Tentakel abgeschieden worden sein.

Ordnet man die bekannten Brechitesarten nach ihrer Spezialisationshöhe, so erhält man vier Gruppen, die den mutmaßlichen Werdegang der abgeleiteten Glieder veranschaulichen.

I. Sg. *Humphreyia* GRAY. einzige Art: *Brechites strangei* ADAMS. Diese Art stellt eine Analogieform zu *Clavagella multangularis* TATE dar. Die mit der Röhre verwachsenen Schalen sind deutlich ausgebildet und bedecken den größten Teil der Seitenteile des Vorderendes.

An ihrem Vorder- und Unterrand entspringt eine Anzahl von Kalkröhrchen, die sich an Sandkörnern festheften. Der ehemalige Fußschlitz des Mantels ist zwischen den Röhrchen als sehr schmale Längsspalte erkennbar. Die Röhre weist deutliche Längskanten auf und ihr Siphonalende ist einfach (Taf. XXIII, Fig. 13).

II. Sg. *Foegia* GRAY. Bei den Vertretern dieser Gruppe ist die primäre Muschelschale noch weiter reduziert und der Kranz der Kalkröhrchen ist an das Ende der ganzen Röhre gerückt. Die erwähnten Kalkröhrchen sind unregelmäßig verteilt und in ihrer Form nicht differenziert. Der Fußschlitz ist noch deutlich erkenn-

bar. Die Röhre ist im Querschnitt kreisförmig und das Siphonalende eine einfache Öffnung.

Relativ den größten Umfang hat die primäre Schale noch bei *Brechites incertus* CHENU, wo sich die Lage des Schlosses, der Mantelbucht und der Adduktoren noch deutlich erkennen läßt (Taf. XXIII, Fig. 14). Die Schale wird auch hier nicht mit ihrem Rand in die Kalkröhre eingekittet, sondern diese heftet sich etwas vom Rand entfernt an der Außenseite an.

In dieser Gruppe findet sich auch eine Art: *B. agglutinans* LMK., die regelmäßig Fremdkörper, meist Sandkörner, an der Oberfläche ihrer Kalkröhre befestigt.

Durch sehr plumpe, gegen das Siphonalende kaum verengte Form fällt *B. cummingianus* CHEMN. auf. Außerdem gehören hierher: *B. philippinensis* CH., *novae zelandiae* LAM. und *zebuensis* CH. Bei *Brechites philippinensis* beginnen sich die Kalkröhrchen regelmäßig um den zentralen Fußschlitz zu ordnen.

Dieses Verhalten wird bei der nächsten, III. Gruppe (Sg. *Penicillus* GRAY., *Clepsydra* GRAY., *Arytene* GRAY.) obligat. Dazu kommt eine Differenzierung in lange, manchmal sogar dichotomisch verzweigte Röhrchen der Randzone, und kurze, unregelmäßig auf der Endscheibe entspringende.

Bei *Brechites disjunctus* DESH. sind die Röhrchen der Randzone voneinander getrennt, bei den anderen Arten dagegen seitlich aneinander befestigt, so daß ein einheitlicher, das Vorderende der Röhre umgebender Kranz entsteht.

Zwei Formen der Röhre lassen sich in dieser Gruppe unterscheiden: eine gegen das Siphonalende gleichmäßig konisch verengte, zu der *B. javanus* LMK., *annulosus* DESH., *dichotomus* CHEMN. und *pulcher* DESH. gehören, und eine bauchige, hinter dem Röhrchenkranz des Vorderendes eingeschnürte Form, die *Brechites clavatus* CHEMN., *incrassatus* CH., *radix* DESH., *semifimbriatus* CHEMN. und *tuberculatus* CH. umfaßt.

Das Siphonalende aller genannten Arten ist eine einfache kreisförmige Öffnung.

Die letzte, IV Gruppe (Sg. *Warnea* GRAY) ist dadurch von den vorhergehenden unterschieden, daß das Siphonalende ähnlich wie bei *Clavagella aperta* aus mehreren ineinander steckenden Trichtern besteht (Abb. 9 b). Hierher gehören die größten und ihrem Bau nach abgeleiteten Arten, *delessertianus* CHENU und *vagini-*

ferus LMK. Bei *vaginiferus* ist der Fußschlitz vollständig geschlossen und von außen her nicht mehr sichtbar.

Überblickt man die geschilderte Anpassungsreihe, so zeigt sich ein Zusammenhang zwischen zweifellosen Abkömmlingen bohrender Formen (*B. strangei*) und den bisher in ihrer eigenartigen Spezialisierung keiner kausalen Erklärung zugänglichen Brechitesarten, die man also als zum Leben im Sand zurückgekehrte Bohrmuscheln betrachten kann. Anzeichen für chemische Bearbeitung des Sandbodens, also für die bei *Fistulana* nachgewiesene Sandätzung, konnten aber bisher bei Brechitesarten nicht aufgefunden werden.

(Die Behandlung der mechanisch arbeitenden Bohrmuscheln wird in einer weiteren Mitteilung erfolgen.)

Literaturverzeichnis.

- ANTHONY, R., 1905. Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimaires Ann. Sci. Nat. (9). Zool. 1, 2, S. 165—396.
- BÖTTGER, CAESAR R., 1907. *Petricola pholadiformis* Lam. Nachrichtsbl. der deutsch. malakozoologischen Ges., 39, S. 206—217.
— 1907. *Petricola pholadiformis* Lam. im deutschen Wattenmeer. Zool. Anz. 31, S. 268—270.
- BOURNE, C. GILBERT, 1906. Report on *Jousseaumia*, a new genus of Eulammellibranchs commensal with the corals *Heterocyathus* and *Heteropsammia*. Ceylon Pearl Oyster Fish Rep. 5, S. 243—266.
- CAILLAUD, F., 1856. Memoire sur les Mollusques perforants. Nat. Verh. Holl. Maatsch Wet Haarlem (2) Deel 11.
- CALMAN, W. T., 1919. Marine boring animals injurious to submerged structures. Brit. Mus. Nat. Hist. Economic series Nr. 10, S. 1—34.
- CARAZZI, D., 1902. Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys., Bd. 20, S. 57—90.
- CHENU, J. C., 1859—1862. Manuel de la Conchyliologie. Paris V Masson.
- DEBSKY, BRONISLAW, 1907. Über das Vorkommen von *Petricola pholadiformis*. Zool. Anz. 32, S. 1.
- DESHAYES, 1846. Examen anatomique du Gastrochène de la Méditerranée. C. R. Ac. Sci. Paris, Bd. 22, S. 37—38.
- FISCHER, P., 1880—1887. Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie Conchyliologique. Paris.
- FOLIN, 1867. Les Meleagrinoles. Societé Havraise d'études diverses 1867, S. 18.
- GRAY, J. E., 1858. On the Development of the Shell and Tube of *aspergillum*. Ann. Mag. Nat. Hist. (3) 1, S. 423—426.
- HANCOCK, A., 1848. Über das Bohren von Muscheln in Felsen usw. Ann. Mag. Nat. Hist. (2) 2, S. 225—248 (Referat im Archiv für Naturg., Bd. 15).
- KÜHNELT, W. 1930. Bohrmuschelstudien I. Palaeobiologica, Bd. 3, S. 53—91.
- LACAZE-DUTHIERS, 1883. Anatomie de l'Arrosoir. Arch. Zool. Exp. Gén. sér (2) 1, S. 665—732.
- LAMY, E., 1923. Révision de *Venerupis* vivants du Museum National d'histoire naturelle de Paris. Journ. de Conch. 67, S. 275—308.
— 1923. *Petricola*. Ibid., S. 309—359.
— 1924. Formations adventices chez les Mollusques Lamellibranches perforants. C. R. du Congrès Soc. Savantes, Dijon 1924.
— 1930. Quelques mots sur la torsion de la coquille chez les Lamellibranches. Journ. de Conch. V, 74, S. 128—151.
- LINDSAY, B., 1912. On the boring Mollusca of St. Andrews. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 9, S. 369—374.
- OPPENHEIM, P. 1906. Zur Kenntnis alttertiärer Faunen in Ägypten. Zweite Lieferung: Der Bivalven zweiter Teil. Palaeontographica, Bd. 30, S. 163—348. Stuttgart.

- OWEN R. 1835. Über die Anatomie von *Clavagella*. Arch. f. Naturg. 1, S. 362—372.
- PACKARD, E. L., 1918. Molluscan fauna from San Francisco Bay. Univ. Calif. Publ. in Zool. 14, S. 199—358.
- PELSENEER, P., 1909. Phylogénie des Lamellibranches commenseaux. Bruxelles Bull. Acad. Belgique Cl. Sci., S. 1144—1150.
- 1911. Les Lamellibranches de l'expédition du Siboga. Ergebnisse der Sibogaexpedition, 61, 53 a.
- RICKLEFS, 1908. *Petricola pholadiformis* in the North sea. Nachr. Bl. D. Mal. Ges. 40, S. 41.
- ROCH, F., 1927. Die Holz- und Steinschädlinge der Meeresküsten und ihre Bekämpfung. Veröff. a. d. Geb. d. Medizinalverw. 24/2, S. 207—284.
- SLUITER, 1891. Über die Bildung der Kalkröhren von *Gastrochaena*. Nat. Tijdschr. Ned. Ind. Batavia Deel 50, S. 45—60.
- SMITH, E. A., 1900. Note on a very young stage of the genus *Humphreya*. Proc. Mal. soc. London 9, S. 23—25.
- 1907. Notes on *Fistulana mumia* perforating a Valva of a *Dosinia*. Proc. Mal. soc. London 7, S. 203.
- SOWERBY, FULTON, 1903. Note on a specimen of *Fistulana clava* Lam., perforating a shell of *Mitra interlirata* Reeve. Proc. Mal. soc. London 5, S. 345.
- STIMPSON, 1857. On the Crustacea and Echinodermata of the Pacific shores of North America. Journ. Boston Soc. Nat. Hist. 6, S. 444—532.
- WINKWORTH, R., 1923. *Montacuta bidentata*. Mont. Journ. of Conch. 17, S. 86.
-

Tafelerklärungen.

Tafel XXI.

Fig. 1: 2 Exemplare von *Petricola lithophaga* von *Lithodomus* seitlich angeätzt (Pirano, Istrien). Nat. Gr.

Fig. 2: *Narano lapicida* (Rotes Meer). Beachte die aufstehenden Lamellen des Hinterendes der Schale. Nat. Gr.

Fig. 3: *Claudiconcha monstrosa* (Japan), junges und erwachsenes Exemplar. Nat. Gr.

Fig. 4: 3 Exemplare von *Saxicava arctica*, durch Einschluß in Bohrlöchern deformiert (Pirano, Istrien). Nat. Gr.

Fig. 5: Kalkstein mit zwei Bohrlöchern von *Gastrochaena dubia*. Die Grenze der Auskleidung ist im linken Bohrloch deutlich erkennbar (Trpanj, Dalmatien). $\frac{5}{4}$ nat. Gr.

Fig. 6: *Arca noae* mit zwei von Schalensubstanz überzogenen Röhren von *Gastrochaena dubia* (Capodistria, Istrien). Nat. Gr.

Fig. 7: *Pectunculus glycimeris* mit 3 agglutinierenden Röhren von *Gastrochaena dubia* (Lido bei Venedig). Nat. Gr.

Tafel XXII.

Fig. 8: *Arca* sp. mit drei zusammengesetzten Röhren von *Gastrochaena* cf. *deshayesii* STUR. (Laurenço Marques, Südafrika), leg. Professor O. ABEL.

Fig. 9: Längsschliff durch die Verbindungsstelle zweier Ringe der Röhre von *Gastrochaena aequabilis* SLUITER (nach SLUITER, 1891).

Fig. 10: *Fistulana clava* LAM. mit durchbohrter *Mitra interlirata* REEVE und angeätzter *Nassa gruneri* DKR. (nach SOWERBY und FULTON, 1903), oben gewöhnliche Photographie, unten Röntgenaufnahme.

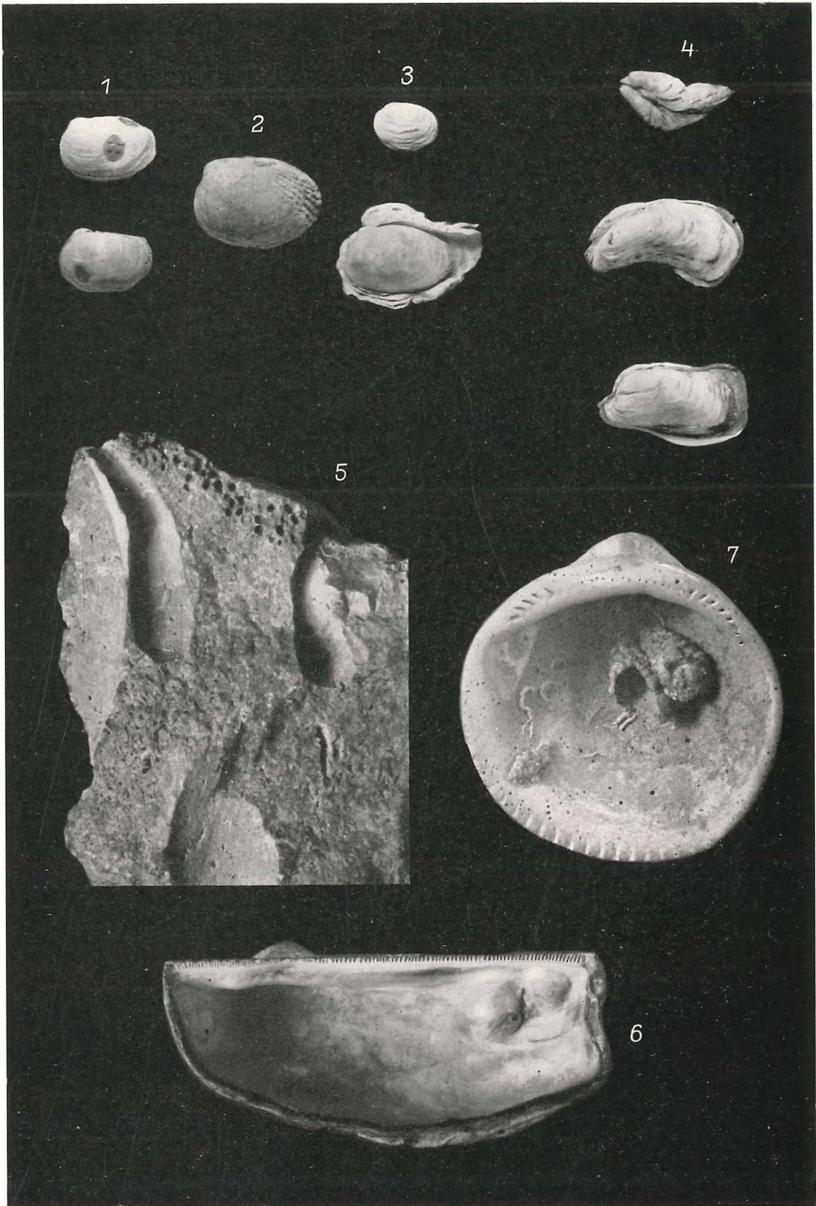
Fig. 11: 2 Exemplare von *Clavagella multangularis* TATE. Das linke Stück zeigt die in der Röhrenwand eingekittete linke Klappe der Muschel (Australien). Zweimal vergrößert.

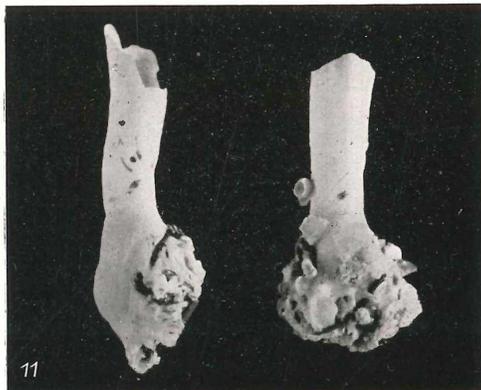
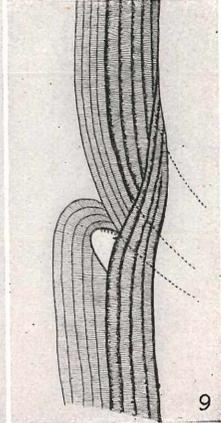
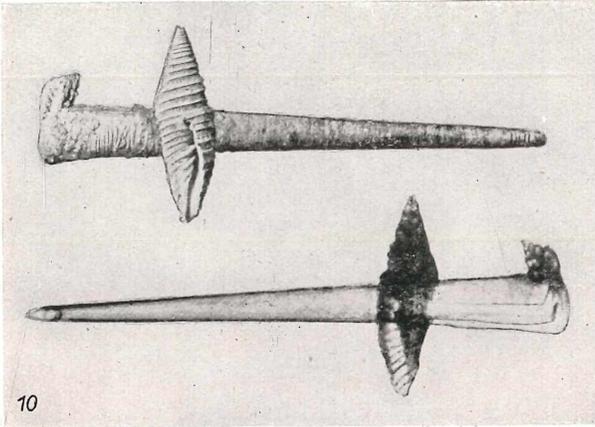
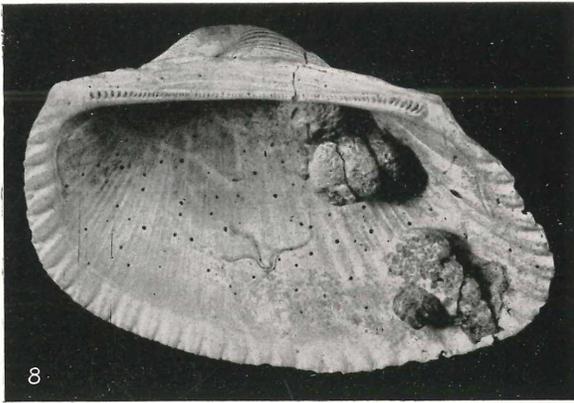
Tafel XXIII.

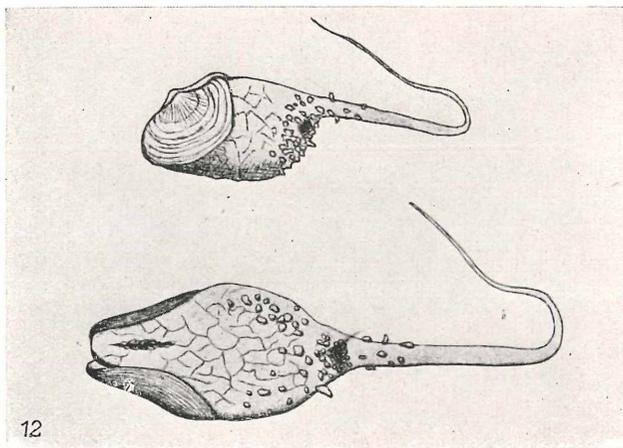
Fig. 12: Jugendstadium von *Brechites strangei* ADAMS. Oben in Seitenansicht, unten Ventralansicht (nach SMITH, 1910). Gesamtlänge 25 mm.

Fig. 13: *Brechites strangei* ADAMS (Australien). Nat. Gr.

Fig. 14: *Brechites incertus* CHENU. Ansicht der mit der Röhre verwachsenen Schale von innen. Bezeichnung der Muskeleindrücke von links nach rechts: Adductor anterior, Retractor pedis anterior, Retractor pedis posterior, Adductor posterior (Zeichnung von A. KASPER) (Japan). Nat. Größe.



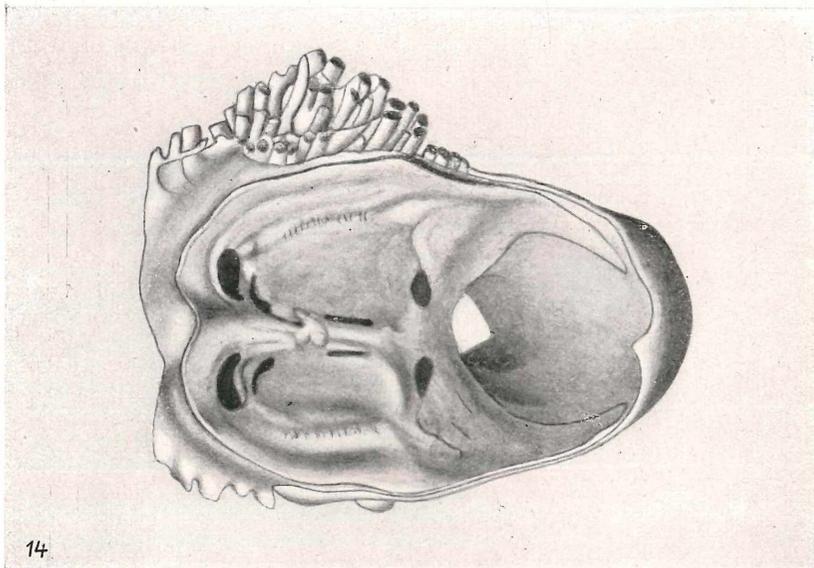




12



13



14

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: [Bohrmuschelstudien II. 371-408](#)