

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

## Bohrmuschelstudien III.

Von

Wilhelm Kühnelt.

(Mit 12 Abbildungen im Text und auf den Tafeln IX und X.)

In zwei früheren Arbeiten (Bohrmuschelstudien I und II) wurde versucht, die morphologischen Eigentümlichkeiten und die Arbeitsweise der chemisch arbeitenden Bohrmuscheln zu erklären. Nachfolgend soll in ähnlicher Weise Bau und Funktion der mechanisch arbeitenden Formen dargestellt werden und abschließend eine Übersicht über die Eigentümlichkeiten der Bohrmuscheln und ihren Zusammenhang mit der Lebensweise gegeben werden.

### Mechanisch arbeitende Bohrmuscheln (Typus: *Teredo*).

*Anisomyaria*.

*Pectinidae*.

Die zu den Pectiniden gehörige Art *Pedum spondyloides* wurde von QUOY und GAIMARD als Bohrmuschel angesehen, weil die Tiere bei Vanikoro in kleinen Knollen einer *Astraea* angetroffen wurden. Die beiden Autoren glaubten deshalb aktive Bohrtätigkeit annehmen zu müssen, weil sie sowohl junge als erwachsene Exemplare vollständig in den Korallenstöcken eingeschlossen fanden (Taf. IX, Abb. 1). Sie meinten, daß, falls die Muscheln von den Korallen langsam überwachsen würden, die jungen Muscheln weniger tief in den Korallenstöcken eingeschlossen sein müßten als die erwachsenen. Obwohl es mir nicht möglich war, ein größeres Material von *Pedum* samt den Korallenstöcken zu untersuchen, so spricht insbesondere der vollständige Verschluß des Vorderendes der Muschel gegen aktive Bohrtätigkeit, da es ihr nicht möglich ist, irgendein Gewebe mit dem Substrat in Berührung zu bringen und so auf dieses einzuwirken. Eine mechanische Einwirkung mit Hilfe der Schale kommt deshalb nicht in Betracht, weil die Muschel im Bohrloch mit Byssus befestigt ist und dieses durchwegs so eng ist, daß es keinerlei Bewegung der Muschel gestattet.

Es besteht also keine andere Möglichkeit, als daß *Pedum* sich in der Jugend an der Oberfläche eines Korallenstockes mit Byssus befestigt und von der Koralle langsam überwachsen wird, wobei die Wachstumsgeschwindigkeiten von Koralle und Muschel so aufeinander abgestimmt sein müssen, daß die Muschel nicht überwachsen und vollständig eingeschlossen werden kann. (Merkwürdigerweise findet sich *Pedum* nur in *Astraeen* und nie in *Maendrinen*, was mit verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Korallen zusammenhängen könnte.) Dadurch, daß die rechte Klappe (Taf. IX, Abb. 2) die linke beiderseits umgreift, ist auch eine Behinderung des Schalenverschlusses durch das Wachstum der Koralle unmöglich gemacht. Sehr bemerkenswert ist die Variabilität des Spitzenwinkels der Schale, die wohl mit der Wachstumsgeschwindigkeit des Substrats in Zusammenhang stehen dürfte (Taf. IX, Abb. 3). Die einzige anatomische Abbildung von *Pedum* läßt leider nur sehr wenig erkennen (in QUOY und GAIMARD in Voyage de l'Astrolabe), doch sprechen die Angaben JACKSONS (1890 a) und FISCHERS, die besonders auf die *Chlamys*-ähnliche Jugenschale hinwiesen, dafür, daß *Pedum* zu den Pectiniden zu rechnen ist. Die Eigentümlichkeiten der Dissoconcha stehen mit dieser Auffassung nicht in Widerspruch. Unter den Wirbeln trägt die rechte Klappe eine tiefe Byssusspalte, die proximal von einem seitlichen Fortsatz des Schloßrandes begrenzt wird, der in seiner Skulptur gut mit dem ohrförmigen Fortsatz von *Chlamys* übereinstimmt. Nur ist der genannte Fortsatz bei *Pedum* bedeutend kürzer und höher als bei *Chlamys*, wo er lang und gerade absteht. Eine Verdickung der linken Schale verschließt den äußeren Teil der Byssusspalte von *Pedum* fast vollständig, während die analoge Bildung von *Chlamys* die Spalte nur unwesentlich einengt. Im Zusammenhang mit der Verlängerung der Schale ist auch das Ligamentfeld sehr deutlich ausgebildet und in seiner Mitte verläuft die langgestreckte schmale Resiliumgrube. Das Resilium liegt auch bei *Pedum* zwischen vorderem und hinterem Abschnitt des Ligaments. Besonders beachtenswert ist die Verlängerung der Schloßplatte zu einer nach innen ragenden Stütze des Resiliums, die eine Analogiebildung zum „Ligamentlöffel“ der Desmodonten darstellt (vgl. Taf. IX, Abb. 2).

### Heterodonta.

#### *Carditacea, Tridacnidae.*

C. HEDLEY (1921) beschrieb Exemplare von *Tridacna crocea*, die in abgestorbenen Korallenstöcken ganz oder teilweise eingeschlossen waren (Taf. IX, Abb. 4). Die bisherige Deutung, nach der die Muscheln durch das Wachstum der Korallen eingeschlossen wurden, läßt sich hier deshalb nicht anwenden, weil keinerlei Anzeichen dafür zu finden sind, daß *Tridacna* in lebenden Korallenstöcken vorkommen kann. Es werden auch immer dieselben Arten (*T. crocea*, *elongata*, *maxima* und *maxima v. fossor*)

in Korallenstöcken angetroffen, während andere (*T. derasa*, *gigas*, *mutica* und *squamosa*) regelmäßig frei leben. Die Vertreter der ersten Gruppe sind durch sehr kräftigen Byssus\* gekennzeichnet und auch die Byssusspalte nimmt im Laufe des Wachstums sowohl absolut als relativ zu, während bei den Vertretern der anderen Gruppe der Byssus schwächer entwickelt ist und auch die Byssusspalte im Alter nicht zunimmt, sondern stark verkleinert wird.

Eine richtige Erklärung der Bohrtätigkeit von *Tridacna crocea* gibt YONGE (1932), der die Riesenmuscheln auf dem großen australischen Barriereriff lebend beobachtete. Er fand die jüngsten Individuen von *T. crocea* regelmäßig freilebend und nur mit Byssus in irgendeiner passenden Spalte oder Höhlung befestigt. Erst die größeren Stücke sitzen in so engen Höhlungen, daß sie nicht ohne Beschädigung der Wand daraus entfernt werden können. Dabei ist die Befestigung mit Byssus erhalten und der Byssus haftet stets auf einer kleinen Vorrangung, die aus der Basis des Bohrloches hervorragt. Aus diesen Verhältnissen schließt YONGE, daß dem Byssus auch bei den eingebohrten Formen eine mechanische Bedeutung zukommt. Die Bohrtätigkeit geht nach YONGE folgendermaßen vor sich: Die durch den Byssus am Substrat festgehaltene Schale wird in geschlossenem Zustand durch abwechselnde Kontraktion der Byssusretraktoren der beiden Seiten in eine Schaukelbewegung versetzt, wodurch die Wände des Bohrloches sowohl in der Längsrichtung als der Quere nach abgerieben werden. Die Härte auch der kompaktesten Korallenkalke ist verhältnismäßig gering und hindert das Eindringen einer *Tridacna*-Schale in keiner Weise. Dabei besteht nur die Schwierigkeit, daß die Muschel bei ihrem vertikalen Eindringen in die Unterlage die Anheftungsstelle des Byssus nicht abreiben darf. Dazu ist zu sagen, daß *Tridacna* nicht ganz vertikal eindringt, sondern schief, und daß die Anheftungsstelle des Byssus sich langsam dadurch verschieben kann, daß an der einen Seite Byssusfäden abgestoßen werden, während an der anderen neue Fäden gebildet werden. Die Außenseite der Schalen von *T. crocea* weist auch keine Skulpturen auf, die bei einer solchen Bohrtätigkeit hinderlich wären und die bei freilebenden Arten (z. B. *T. squamosa*) oft sehr stark entwickelt sind. Allerdings war es YONGE nicht möglich, die Bohrtätigkeit direkt zu beobachten, da aber weder andere Angaben noch eigene Beobachtungen vorliegen, kann seine Deutung angenommen werden.

Die eigenartigen Organisationsverhältnisse der Tridacniden, auf die

\* HEDLEY spricht von einem pilzförmigen Fuß, meint aber zweifellos den Byssus, wie aus den Arbeiten von WOODWARD sowie QUOY und GAIMARD erhellt, die HEDLEY als Bestätigung seiner anatomischen Angaben zitiert. Daß er keinen Unterschied zwischen Fuß und Byssus macht, geht aus einer Stelle hervor, wo er „foot or byssus“ schreibt.

schon früher (Funktionell anatomische Untersuchungen an Muscheln 1939) eingegangen wurde, stehen aber in keinem Zusammenhang mit der Bohrtätigkeit. Wie dort näher ausgeführt wurde, lassen sich die Tridacniden von mytilimorphen, nahe dem Vorderende der Schale mit Byssus auf der Unterlage befestigten Formen ableiten, bei denen nachträglich eine fächerartige Ausbreitung des verbliebenen Schalenteiles stattgefunden hat und in dessen Folge die beträchtliche Entwicklung des Mantels zu verstehen ist. Diese starke Entwicklung des Mantels steht im Zusammenhang mit der Ernährung, weil in ihm die Zooxanthellen leben, die einen großen Teil der Nahrung der Riesenmuscheln darstellen.

### Schizodonta.

#### *Unionacea, Unionidae.*

Die Unioniden leben in der Mehrzahl der Fälle in sehr weichem Material, Schlamm und Sand, doch können einige Arten sich in harten Ton und selbst Sandstein einbohren, wie die folgenden Angaben zeigen.

VANATTA fand im Verbindungskanal zwischen Tualatinriver und Oswegosee bei Clakamas Co., Oregon, *Gonidea (Anodonta) angulata* LEA. in anscheinend selbst gegrabenen Höhlen in hartem Ton. Wie die Tiere die Höhlungen herstellen, konnte VANATTA nicht eruieren: „I wonder, how they made the holes.“

Von einer indischen Art *Anodonta (Solenia) CONRAD* = *Balwantia soleniformis* BENSON liegen Angaben vor, daß sie in Sandsteinen eingebohrt lebt. HORA (1926) konnte die Tiere im Freien beobachten und berichtet, daß sie im Barakriver zwischen Katlicherra und Cookicherra in sehr reißenendem Wasser leben; in den Kurven sogar nur an der Außenseite. Die dort anstehenden Sandsteinfelsen sind von zahlreichen Löchern durchzogen, in die die sie bewohnenden Muscheln gerade hineinpassen (Taf. X, Abb. 5). Die Kiele der Schale passen in Rinnen der Höhle. Diese Stellen sind durch Reibung an der Schalenfläche braun verfärbt. Alle Stellen, an denen die Muschel mit der Wand des Bohrloches in Berührung steht, sind stark abgewetzt und die Oberfläche ist fast ganz glatt. Die Bohrlöcher selbst sind meist 5 bis 6 cm tiefer als die Länge der Schale. Die Stelle, an der die Schale dem Boden des Bohrloches anliegt, ist durch abgeschabte Teile des Periostrakums braun verfärbt; die Stelle, wo der Fuß anliegt, aber ungefärbt. Bei ausgestrecktem Fuß liegt die Schale nahe dem Ende des Bohrloches. Der Fuß kann nicht vollständig in die Schale zurückgezogen werden (Taf. X, Abb. 6), haftet fest am Boden des Bohrloches und ist oft am Ende mit Sand oder Ton überzogen.

Junge Exemplare findet man regelmäßig in Bohrlöchern, die nach ihren Dimensionen von alten Tieren stammen. HORA schließt daraus, daß die Tiere sich ihre Bohrlöcher meist nicht selbst herstellen. Über die Bohrtätigkeit berichtet EDE (in der Arbeit HORAS ohne Zitat), daß die

Muscheln häufig trübes Wasser von der Farbe des bearbeiteten Substrats ausstoßen. Bei viertägiger Beobachtung in Glasröhren, auf deren Boden ein Stück Ton lag, konnte er keine Bewegungen wahrnehmen, die als Bohrarbeit gedeutet werden könnten.

Nach diesen Angaben ist es sehr wahrscheinlich, daß sich zwar nicht jede *Balwantia* ihr Bohrloch selbst herstellt, sondern häufig in schon vorhandene Spalten und Höhlungen des Gesteins eindringt, diese aber durch dauernde Bewegungen des Fußes erweitert und sich so vor Schalendeformation bewahrt. Vielleicht werden die Tiere durch die starke Strömung des Wassers veranlaßt, sich in Höhlungen des Grundes festzusetzen.

ANNENDALE erwähnt auch *Physunio* als „Bohrmuschel“ in Tonböden.

Über das südamerikanische Gegenstück von *Balwantia*: *Mycetopus soleniformis* D'ORB. liegen mir keine biologischen Angaben vor, doch scheint sich diese Form in lockerem Sand mit Hilfe ihres am Ende pilzhutförmig erweiterten Fußes einzugraben, in ähnlicher Weise, wie es BENTHEM JUTTING (GRIMPE-WAGLER, Tierwelt der Nord- und Ostsee IX c 2 1926) für *Siphonodentalium lofotense* SARS. beschrieben hat.

#### Desmodonta.

Obwohl sich ein großer Teil der Desmodonten dauernd im Substrat aufhält, ist bisher keine Art bekannt geworden, die als echte Bohrmuschel bezeichnet werden könnte. Die von den Desmodonten bewohnten Substrate sind Schlamm und Sand, während härterer Grund gemieden wird. Trotzdem zeigen desmodonte Muscheln verschiedene morphologische Differenzierungen, die in extremerer Ausbildung bei den echten Bohrmuscheln aus der Verwandtschaft von *Pholas* auftreten. Als solche sind zu nennen: Das Klaffen der Schale am Vorder- und mitunter auch am Hinterende. Hierdurch wird ein Öffnen und Schließen der Schalen unnötig. Die beiden Adduktoren verfallen aber nicht der Reduktion, sondern übernehmen eine andere Aufgabe, indem sie antagonistisch arbeiten. Eine solche Arbeitsweise wird dadurch ermöglicht, daß die Lateralzähne des Schlosses reduziert sind und daß die Verbindung der beiden Klappen nur durch das Resilium mit seiner geringen Längenausdehnung aufrechterhalten wird. Die außerdem vorhandene Conchincticula (besonders im Bereich der Siphonen entwickelt) ist so locker, daß sie einer Bewegung keinen Widerstand entgegengesetzt. Der Fuß ist außerordentlich kräftig und liegt terminal am Vorderende, wo er zwischen den klaffenden Schalen austreten kann, die durch Kontraktion des hinteren Adduktors noch weiter geöffnet werden können. Ebenso sind die Siphonen in der Regel verlängert und kräftig entwickelt (vgl. hierzu H. DOUVILLE 1907).

Die Mechanik der Grabbewegungen von Soleniden hat G. FRÄNKEL (1927) eingehend beschrieben und analysiert.

## Adesmacea.

Innerhalb der Gruppe der *Adesmacea* finden sich im Zusammenhang mit der bohrenden Lebensweise Komplikationen des Schalenbaues, wie sie bei den Muscheln nicht wieder angetroffen werden. Obwohl von mehreren Vertretern gute anatomische Monographien vorliegen, wurde doch meines Wissens noch nicht versucht, die ganze Gruppe vergleichend morphologisch zu bearbeiten. Nur bei EGGER (1887) finden sich einige diesbezügliche Angaben, wobei ihm hauptsächlich daran liegt, die Divergenz zwischen *Jouannetia* und *Teredo* darzustellen.

Der Name der Gruppe „*Adesmacea*“ nimmt Bezug auf das Fehlen des äußeren Ligaments. In vielen, auch den neuesten Lehr- und Handbüchern wird die Ansicht vertreten, daß ein Ligament vollständig fehlt, also im Zusammenhang mit den weitgehenden Umbildungen des Pholadidenkörpers der Reduktion verfallen ist. Es war mir aber bei allen Vertretern der Pholadiden und Terediniden, von denen ich Weichkörper untersuchen konnte, möglich, ein inneres Ligament (Resilium) nachzuweisen und schon EGGER (1888) hat ein solches bei *Jouannetia cummingi* beschrieben. Das äußere Ligament ist ja nichts anderes als ein verstärktes Periostrakum und es kann angenommen werden, daß diese Verstärkung bei den *Adesmacea* im Zusammenhang mit der eigenartigen Mechanik der Schale rückgängig gemacht wurde.

Ein wohlausgebildetes Periostrakum findet sich aber bei den Pholadiden überall dort, wo bei anderen Muscheln das äußere Ligament liegt. Im Falle der Pholadiden ist nur der vordere Teil des dorsalen Periostrakums durch die Aufbiegung des oberen Schalenrandes verlagert und überzieht auch die dortliegenden akzessorischen Schalenplatten. Das innere Ligament

(Resilium) ist dagegen vollständig erhalten und liegt auf einem Chondrophor, der durchaus dem der Desmodonten entspricht.\* Um die Stelle, von der der Chondrophor ausgeht, macht der umgeschlagene obere Schalenrand einen

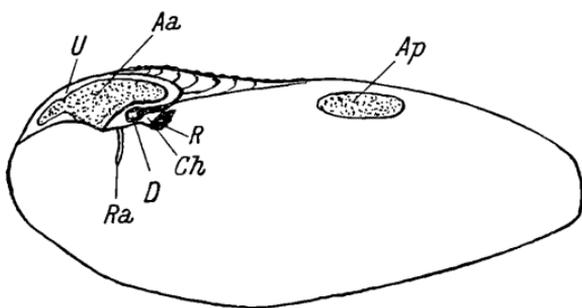


Abb. 7. *Barnea fragilis*, rechte Klappe von innen (1 $\frac{1}{2}$ mal vergr.).

Aa Ansatzstelle des vorderen Adduktors, Ap Ansatzstelle des hinteren Adduktors, Ra Apophyse des retractor pedis anterior, D Drehpunkt, um den die Schaukelbewegung der beiden Klappen erfolgt, U umgeschlagener Schalenrand, Ch Chondrophor, R Resilium.

\* Die bei den *Adesmacea* allgemein verbreitete, an der Innenseite des Wirbels entspringende und am Ende oft löffelförmig verbreiterte Apophyse hat nichts mit einem Chondrophor oder irgendeiner Bildung der Schloßplatte zu tun, sondern ist die Apophyse des retractor pedis anterior.

Bogen und die Grenze zwischen den beiden Bildungen ist deutlich sichtbar (Abb. 7). Das Resilium selbst ist durchaus normal gebaut, fast rein hornig und liegt ziemlich steil aufgerichtet, wobei sein vorderes Ende unten liegt. Es ist durch seine Lage nicht imstande, die Schalen zu öffnen, sondern dient lediglich als Verbindung der beiden Klappen. Ein Öffnen der Schalen wird aber dadurch ermöglicht, daß der vordere Adduktor eine eigentümliche Verlagerung erfahren hat, wodurch er zum Antagonisten des hinteren Adduktors wird. Es schlägt sich nämlich der vor den Wirbeln gelegene Teil des Oberrandes der Schale nach außen um und der dort inserierende vordere Adduktor gelangt so über die Wirbel, also auf den anderen Arm des Hebels (Abb. 7). Allerdings hat diese Bewegung nur eine untergeordnete Bedeutung, da die Schalen vorn und hinten weit klaffen. Außerdem kann diese Bewegung infolge des Fehlens einer entsprechenden Führung nur kombiniert mit einer anderen für die Muschel bedeutend wichtigeren Bewegung ausgeführt werden, nämlich mit der Näherung oder Entfernung der klaffenden Vorder- und Hinterränder voneinander. Die Achse dieser Schaukelbewegung geht von den Wirbeln zu einer meist deutlich erkennbaren Stelle des Unterrandes der Schale. Durch einen aus der Muskulatur des Mantelrandes entstandenen „Adductor ventralis“ sind die beiden Klappen an dieser Stelle bei zahlreichen Arten verbunden. Häufig ist auch die Verbindungslinie, die ja den im Lauf des Schalenwachstums zurückgelegten Weg des unteren Drehpunktes darstellt, deutlich auf der Innenseite der Schale erkennbar (Taf. X, Abb. 8). Auch auf der Außenseite ist diese Linie häufig ausgeprägt und bildet dann eine Skulpturgrenze der Schale. Die erwähnte Schaukelbewegung wird aber erst durch die Reduktion des äußeren Ligaments ermöglicht, da dieses bei nur einigermaßen beträchtlicher Länge einer derartigen Bewegung ein unüberwindliches Hindernis entgegensetzen würde. Es ist also durchaus möglich, daß die genannten Verhältnisse in einem ursächlichen Zusammenhang stehen.

Wie schon erwähnt, stellt die Achse der Schaukelbewegung der Schalen auf der Außenseite eine Skulpturgrenze dar und ist außerdem oft selbst vertieft und anders skulpturiert als die vor und hinter ihr liegenden Schalenteile. Diese Furche soll hier als Medianfurche bezeichnet werden. Eine Homologie mit einer Areakante scheint schon durch ihre Lage wenig wahrscheinlich, wird aber dadurch, daß neben ihr eine äußere Areakante ausgebildet sein kann, unmöglich. Sehr deutlich ist die Areakante, die ebenfalls wieder eine Skulpturgrenze darstellt, z. B. bei *Martesia acuminata* ausgebildet. Ob die Medianfurche der *Adesmacea* eine Bildung sui generis oder mit ähnlichen Bildungen anderer Muscheln homologisierbar ist, läßt sich derzeit nicht endgültig entscheiden, es seien aber nachfolgend jene Bildungen genannt, die für eine Homologisierung überhaupt in Betracht kämen.

Bei *Lithodomus divaricatus* PHIL. findet sich eine von den Wirbeln herablaufende Furche der Außenfläche der Schale und auch bei der Arcide *Parallelepipedum tortuosum* findet sich, allerdings nur auf der Innenseite der Schale, ein Kiel, der der Lage nach einer Medianfurche entsprechen könnte. Jedenfalls sind die genannten Bildungen auf dünn-schalige oder sonst mechanisch stark beanspruchte Muscheln beschränkt.

Was die Zahl der ausgebildeten Schalenfelder anbelangt, so können bei Pholadiden verschiedene Verhältnisse vorliegen. Bei *Jouannetia* ist die Arealkante nur auf der rechten Klappe deutlich, wodurch dort drei Felder ausgebildet zu sein scheinen, gegen zwei auf der linken Klappe, während bei *Pholas dactylus* die Medianfurche nicht erkennbar ist und die Arealkante so schwach ausgebildet ist, daß die Schalenfelder, in unserem Falle nur zwei, langsam ineinander übergehen, indem die auf dem vorderen Feld spitzig abstehenden Zähnnchen nach hinten zu immer flacher werden und einer nur aus Zuwachsstreifen bestehenden Skulptur Platz machen. Die Höchstzahl von Schalenfeldern erreichen die Tere-diniden dadurch, daß bei ihnen das vor der Medianfurche gelegene Feld nochmals geteilt ist, wobei die Trennungslinie nicht einer vorderen Areal-kante zu entsprechen scheint. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch schon bei Pholadiden, bei denen der vordere Abschnitt stark winkelig eingeschnitten ist, so z. B. bei *Martesia aperta* Sow., während bei *Xylophaga dorsalis* auch die Trennungslinie deutlich ist, also mit *Teredo* übereinstimmende Schalenfelder vorliegen (Taf. X, Abb. 9).

Die morphologische Untersuchung ergibt, daß die Schale einer lang-gestreckten *Pholas*-Art und die von *Teredo* einander vollständig ent-sprechen, daß also keine Reduktion einzelner Schalenfelder vorliegt. Eine Einschränkung erfährt diese Feststellung nur bezüglich des hinteren Schalenfeldes. Von ihm ist bei *Teredo* eigentlich nur mehr die Insertions-stelle des hinteren Adduktors, also nur das dorsale Ende des letzten Feldes erhalten. Es muß also die gesamte Schale eine Verkürzung in longitudinaler Richtung erfahren haben. Während das bei *Jouannetia* auch für den Weichkörper zutrifft, der dort nur einen kleinen Teil des Schalenraumes wirklich ausfüllt, ist der Körper von *Xylophaga* und noch mehr der von *Teredo* enorm in der Längsachse gedehnt, wodurch sonst immer innerhalb der Schale liegende Organe aus deren Hinterende hinausrücken (Abb. 10). Der dem vorderen Adduktor als Ansatzfläche dienende Teil des vorderen oberen Schalenrandes ist bei allen *Adesmacea* aufgebogen und bei verschiedenen Formen noch mannigfaltig differenziert. Die einfachsten Verhältnisse liegen bei Formen vor, bei denen der vordere Teil des Oberrandes samt der Insertionsstelle des vorderen Adduktors nur aufgebogen ist, wie bei *Talona explanata* SPENGLER. Wodurch die Auf-biegung überhaupt veranlaßt wird, ist noch nicht festgestellt, es wäre aber möglich, daß sie mit der starken Entwicklung des Fußes zusammen-

hängt. Ähnliche Raumverhältnisse finden sich bei den zylindrisch gebauten Soleniden, z. B. *Solen ensis*, bei denen der riesig entwickelte Fuß den vorderen Adduktor nach oben drängt. Dieser kann aber nicht weiter ausweichen, weil das sehr weit vorn liegende Schloß und Ligament eine weitere Verlagerung unmöglich macht. Bei diesen Formen wird die sonst bei Desmodonten ziemlich breite Insertionsstelle des vorderen Adduktors ganz schmal bandförmig. Bei *Solecurtus*- und *Panopaea*-Arten ist der vordere Adduktor nicht durch Schloß und Ligament behindert, da diese weiter hinten liegen und es sind hier auch Ansätze zu einer dorsalen Aufbiegung des oberen Schalenrandes zu bemerken, wie sie in extremer Ausbildung bei den Pholadiden vorliegen. Bei den meisten Arten wird der Schalenrand mindestens in seinem wirbelnahen Teil nach außen vollständig umgeschlagen und der Schalenoberfläche angelegt. Als Beispiele für dieses Verhalten seien einige *Barnea*-Arten, z. B. *fragilis* Sow. und

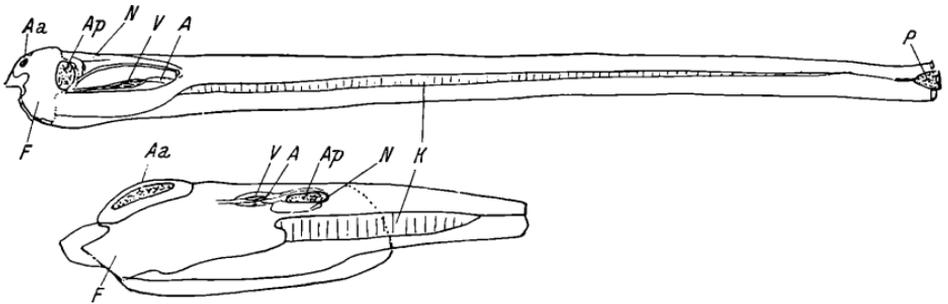


Abb. 10. Schema zum Vergleich der Organlagerung von *Teredo* und *Pholas*. Oben *Teredo norvegica*, unten *Pholas dactylus*.

*Aa* Adductor anterior, *Ap* Adductor posterior, *F* Fuß, *N* Niere, *V* Ventrikel, *A* Atrium, *K* Kieme.

*parva* PEN., *Zirfaea crispata*, *Xylophaga dorsalis*, die Vertreter der Gattung *Pholadidea*, *Parapholas acuminata* Sow. und alle Terediniden genannt.

In den meisten Fällen umgeht der Schalenrand den Wirbel, in anderen wird die dünne, über dem Wirbel liegende Schicht bald durchgerieben (Abb. 7 D). Die hintere Begrenzung des umgeschlagenen Randes kann entweder gerundet verlaufen und dem Schalenrand dicht anliegen (*Zirfaea crispata*) oder scharf abgeschnitten sein und abstehen (*Parapholas acuminata* Sow.). In letzterem Fall setzt eine der akzessorischen Dorsalplatten an der aufsteigenden Kante des Schalenrandes an. An der Innenseite trägt der Umschlagrand mitunter deutliche Skulpturen in Form von quer verlaufenden Kielen (*Talona explanata*, *Barnea fragilis*) oder Höckern (*Barnea dilatata* SOULEGET.).

Was die Entstehung der erwähnten Skulpturen veranlaßt, ist bisher nicht ermittelt worden. Die meisten dieser Gebilde dürften aber dadurch, daß sie einigermäßen aufeinanderpassen, eine gewisse Führung der beiden

Klappen darstellen und so funktionell einem Schloß entsprechen. Der umgeschlagene Schalenrand kann bei einzelnen Formen noch von einer weiteren Kalkplatte, dem Processus umbonalis, überlagert werden. Dieser ist vom Schalenrand unabhängig und entsteht wahrscheinlich durch lokales Vortreten eines Abschnittes des Mantelrandes. Als einfache Wiederholung des Schalenumschlages findet er sich bei *Barnea candida* und *costata*, *Martesia striata* und *tubigera*. Da der Processus umbonalis aber von der Unterlage absteht, ist zwischen ihm und dem Umschlagrand eine Spalte vorhanden. In diese greifen z. B. die Ränder des Mesoplax (siehe unten) von *Barnea costata* ein. Legt sich der Processus umbonalis an einen mit queren Kielen versehenen Umschlag an, so entsteht ein gekammerter Processus umbonalis, wie er bei den Arten der Gattung *Pholas* auftritt. Die Innenseite eines Processus umbonalis kann selbst wieder Skulpturen in Form von quergestellten Kielen tragen, z. B. bei *Barnea costata*, wodurch die Schalen in ihrer Bewegung gegeneinandergeführt werden (Abb. 11).

In einzelnen Fällen kann der Oberrand der Schale auch hinter den Wirbeln aufgebogen sein (*Barnea labordei* Jous. und *crucigera* Sow.); nie aber wird er vollständig nach außen umgeschlagen und der Schale angelegt.

Dort, wo die dorsalen Schalenränder aufgebogen oder gar umgeschlagen sind, liegen Teile des Mantels frei und diese gefährdete Stelle wird meist von akzessorischen Bildungen bedeckt (sie fehlen bei *Jouannetia* und den Terediniden). Im einfachsten Falle wird die ganze freiliegende Fläche von einer hornigen Platte bedeckt, die vermutlich nichts anderes ist als eine verstärkte Conchinschicht (*Barnea crucigera*, *Xylophaga dorsalis* und Jugendformen von *Pholadidea* und *Martesia*). Diese Dorsalplatte kann durch Kalkeinlagerung weiter verfestigt werden (z. B. bei *Barnea candida*). Bei zahlreichen Formen werden aber an Stelle einer einheitlichen Platte mehrere hintereinanderliegende Stücke ausgebildet, die selbst wieder paarig sein können. Nach der Lage wird das vorderste Stück als Prosoplax, das mittlere als Mesoplax, das hintere als Metaplax bezeichnet. Proso- und Metaplax sind meist nur schwach verkalkt und dienen vermutlich nur dem mechanischen Schutz, während der oft stark verkalkte Mesoplax mitunter mit dem Hinterende des umgeschlagenen Schalenrandes oder des Processus umbonalis artikuliert und auf diese Weise eine Führung für die Bewegungen der beiden Klappen darstellt.

Bei *Parapholas*- und *Martesia*-Arten ist häufig auch eine ventrale

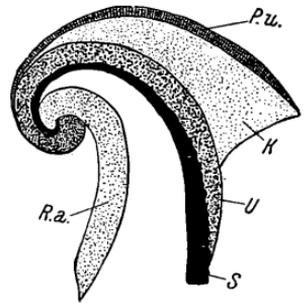


Abb. 11. Querschnitt durch die Wirbelregion der Schale von *Pholas dactylus* (3mal vergr.).

S Schale, U umgeschlagener vorderer Schalenrand, K Kammerseptum des Processus umbonalis, P. u. Deckplatte des Processus umbonalis, R. a. Apophyse des retractor pedis anterior.

akzessorische Platte ausgebildet, die den hinteren Teil des Unterrandes der Schalen bedeckt und als Hypoplax bezeichnet wird. Er ist meist hornig ausgebildet.

Was das Vorkommen der einzelnen Formen der akzessorischen Platten anbelangt, so sind unsere Kenntnisse darüber trotz ihrer Verwendung zu systematischen Unterscheidungen noch unzureichend, da sich bei Untersuchung eines größeren Materials immer wieder Differenzen auch mit den neuesten Monographien ergeben. Die Erklärung dieser Tatsache liegt darin, daß manche Arten — z. B. *Martesia striata* und *Pholadidea melanura* — in der Jugend weniger akzessorische Stücke ausbilden als im Alter. Außerdem besteht die Gefahr, daß die gebrechlichen Platten verlorengehen, da man doch die wenigsten Arten bisher in frischem Zustand untersuchen konnte. Was eigene Untersuchungen mit Benutzung der Literatur in dieser Hinsicht ergeben haben, ist in der nebenstehenden Tabelle I zusammengestellt.

Zu den bisher genannten dorsalen und ventralen akzessorischen Stücken kommt noch bei einer Anzahl von Arten eine Verlängerung des hinteren Schalenendes (Siphonoplax), die sich dadurch von einer verstärkten Siphonalcuticula unterscheidet, daß sie paarig angelegt wird und an der Schale angeheftet ist.

Der Siphonoplax kann aber auch aus mehreren hintereinanderliegenden becherähnlichen Bildungen zusammengesetzt sein, wie bei den Vertretern der Gattung *Pholadidea*. Diese Bildung wird in der deutschen Literatur als „Hornbecher“ bezeichnet. Einzelne Abschnitte des Siphonoplax können auch eine Kalkeinlagerung erhalten, die aber durch eine unverkalkte Zone vom Hinterende der Schale getrennt ist. Sehr auffällig ist diese Bildung bei *Pholadidea tridens*, wo sie eine dreispitzige, außen von dem hornigen Teil des Siphonoplax überdeckte Kalkeinlagerung darstellt. Über die Entstehung des Siphonoplax ist so gut wie nichts bekannt und daher die Frage, ob eine den Paletten der Terediniden vergleichbare Bildung vorliegt, noch nicht zu beantworten.

Bei einzelnen Formen, wie *Pholadidea tubifera*, *Martesia cuneiformis* und *tubigera*, schließt sich distal an den Siphonoplax noch eine einheitliche, die Siphonen umschließende Kalkröhre an. Ihrem Aussehen nach dürfte die mit der Schale zusammenhängende, am Ende etwas S-förmig eingeschnürte Kalkröhre der fossilen *Teredina personata* auch hiener gehören.

Eine nur den Jouannetiinen und Scyphomyinen eigentümliche, der Schale anhängende Bildung stellt das Callum dar. Das Callum, das eine kalkige, gewölbte Platte ist, verschließt nach Abschluß des Wachstums den zwischen den Vorderrändern der Schale klaffenden Spalt, ohne aber in der Mittellinie zu verwachsen. Außerdem überwölbt es die Wirbel und grenzt vor diesen einen als „chambre précardinal“ bezeichneten Raum ab.

Tabelle 1. Übersicht über die akzessorischen Schalenstücke der *Ademascea*.

|  | Protoplax | Mesoplax | Metaplax | Hypoplax | Siphonoplax | Palletten | Callum | Kalkige Siphonröhre | Röhrenauskleidung |
|--|-----------|----------|----------|----------|-------------|-----------|--------|---------------------|-------------------|
| Pholadidae:                                |           |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>Pholas dactylus</i>                     | 2         | 1        | 1        |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>campechiensis</i>                       | 2         | 1        | 1        |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>chiloensis</i>                          | 2         | 1        | 1        |          |             |           |        |                     |                   |
| „ <i>orientalis</i> <sup>1</sup>           | 1         | 1        | ?        |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>Barnea candida</i>                      | 1         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>australasiae</i> .                      | 1         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>costata</i> <sup>2</sup>                | 1         | 1        |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>crucigera</i>                           | 1         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| „ <i>truncata</i>                          | 1         | ?        |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>Zirfaea crispata</i>                    | 1         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>Talona explanata</i>                    | 2         |          |          |          | 1           |           |        |                     |                   |
| <i>Xylophaga dorsalis</i>                  | 2         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>Pholadidea lascombeana</i> <sup>3</sup> | 2         |          |          |          |             |           |        | 1                   |                   |
| <i>suteri</i> .                            | 2         |          | 2        |          | 1           |           | 1      |                     |                   |
| <i>ovoidea</i>                             | ?         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>tridens</i>                             |           |          |          |          | 1           |           | 1      |                     |                   |
| <i>melanura</i> ad.                        | 1         |          | 1        |          | 2           |           | 1      |                     |                   |
| <i>melanura</i> juv.                       | 1         |          | 1        |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>tubifera</i>                            | 2         |          |          |          | 1           |           | 1      | 1                   |                   |
| <i>penita</i>                              | 2         | 1        |          |          | 1           |           | 1      |                     |                   |
| „ <i>rostrata</i> <sup>4</sup>             |           |          |          |          |             |           | 1      |                     |                   |
| „ <i>darwini</i> .                         |           |          |          |          | 2           |           | 1      |                     |                   |
| <i>Parapholas californica</i> <sup>5</sup> | 2         | (2)      | (2)      | 2        |             |           | 1      |                     | 1                 |
| <i>quadrizonata</i> .                      | 2         | (2)      | (2)      |          |             |           | 1      |                     |                   |
| <i>roseotincta</i> . .                     |           |          |          |          |             |           | 1      |                     | 1                 |
| <i>acuminata</i> .                         | 2         | (2)      | (2)      |          |             |           | 1      |                     | 1                 |
| „ <i>calva</i> <sup>6</sup>                | 2         | (2)      | (2)      | 2        |             |           | 1      |                     | (1)               |
| <i>Martesia striata</i> ad.                | 2         | (2)      | (2)      |          | 1           |           | 1      |                     |                   |
| „ juv.                                     | 2         |          |          |          |             |           |        |                     |                   |
| <i>cuneiformis</i>                         | 2         | (2)      | (2)      |          | 1           |           | 1      | 1                   |                   |
| <i>tubigera</i> <sup>7</sup>               | 2         | (2)      | (2)      |          | 1           |           | 1      | 1                   |                   |
| <i>ovum</i>                                | 2         |          |          |          |             |           |        | 1                   |                   |
| „ <i>caribaea</i> <sup>8</sup>             | 2         |          | 1        | 1        |             |           | 1      |                     |                   |
| <i>Jouannetia</i> (alle Arten)             |           |          |          |          |             |           | 1      |                     |                   |
| <i>Teredina personata</i>                  | 1         | (1)      | (1)      |          |             |           | 1      | 1                   |                   |
| Teredinidae (durchgängig) .                |           |          |          |          |             | 1         |        |                     | 1                 |

<sup>1</sup> Metaplax fehlt nach LAMY, ist aber auf der Abbildung KOBELTS erkennbar. — <sup>2</sup> Mesoplax stark verkalkt. — <sup>3</sup> Metaplax nach KOBELT vorhanden. — <sup>4</sup> „Lange Kalklamelle“ (Deutung unsicher). — <sup>5</sup> (22) = Meso- und Metaplax verschmolzen. — <sup>6</sup> Auskleidung nur im vorderen Abschnitt der Röhre. — <sup>7</sup> Nach LAMY keine kalkige Siphonröhre, sondern eine Röhrenauskleidung. — <sup>8</sup> Protoplax vorne glatt, hinten gerieft.

Ungefähr in der Mitte des Vorderrandes zeigt das Callum oft eine deutliche Kerbe, den Fußschlitz (Taf. X, Abb. 12).

Ob die Abscheidung des Callum den vollständigen Abschluß des individuellen Wachstums bedeutet oder ob es nach einer Ruheperiode wieder aufgelöst werden kann, worauf das normale Schalenwachstum wieder fortgesetzt wird, ließ sich bisher nicht entscheiden. Die Tatsache, daß bei *Pholadidea lascombeana* GOODALL. große Exemplare ohne Callum und kleine mit Callum nebeneinander gefunden wurden, läßt die mehrmalige Bildung und Auflösung des Callum möglich erscheinen, wenn nicht im vorliegenden Fall Umwelteinflüsse verantwortlich gemacht werden können. So beschrieb CLAPP (1925) bei *Teredo* vollständig erwachsene, aber winzige, oft nur 10 mm lange Individuen, die er zusammen mit wenigen normal großen Stücken derselben Art in einem Holzstück fand. Er erklärt diese Erscheinung damit, daß ein Massenbefall des schon früher mit wenigen Stücken besetzten Holzes durch Larven stattfand und daß diese sich gegenseitig beengten, da ein *Teredo* nie in die Gänge eines anderen Individuums eindringt, auch wenn sie leer sein sollten. Da über die Fundumstände der verschiedenen großen, aber ausgewachsenen (mit Callum versehenen) Stücke der genannten *Pholadidea*-Arten nichts bekannt ist, läßt sich diese Frage nicht entscheiden.

Wenn auch das Callum stets paarig angelegt wird und nach den bisherigen Erfahrungen in der Mittellinie nicht verwächst, so finden sich doch Arten, bei denen das Callum einer Klappe das der anderen überwölbt und so das Vorderende der Muschel vollständig verschließt, wohl aber eine Verschiebung der beiden Klappen gegeneinander gestattet. Besonders auffällig sind diese Verhältnisse bei *Jouannetia*, wo das riesige Callum der rechten Klappe das der linken beinahe vollständig verdeckt und dadurch die halbkugelige Jugendschale zu einer richtigen Kugel ergänzt; nur ein lappenförmiger Anhang der rechten Klappe ragt aus der Kugeloberfläche hervor.

Das Callum kann mitunter extrem verdickt werden und es scheiden sich an seiner Innenseite Kalkkristalle ab, wie bei *Parapholas incii* beobachtet wurde.

Außer den bisher behandelten akzessorischen Hartgebilden, die stets mit der Schale zusammenhängen, finden sich bei den *Adesmacea* auch solche, die von der Schale getrennt sind: die Auskleidungen der bewohnten Bohrlöcher.

Bei den Terediniden findet sich eine einheitliche, von der Außenfläche der Siphonen abgeschiedene Kalkröhre, die die Innenfläche des Bohrloches überzieht, wobei nur die Stelle, wo sich die Schale des *Teredo* derzeit befindet, noch nicht ausgekleidet wird. Nach Abschluß des Wachstums wird aber auch dort und am Vorderende des Bohrloches Kalk abgeschieden. An jener Stelle, wo die Paletten liegen, weist das

Hinterende der Siphonalröhre eine besondere Differenzierung in Form querer Riefen auf, in die die Enden der Paletten hineinpassen.

In der Nähe von Plymouth beobachtete YOUNG (1927), daß *Teredo norvegica* die Enden der Siphonen mit kurzen getrennten Kalkröhren umgab, die aus dem Holz einige Millimeter hervorragten. Bei der Gattung *Kuphus* ist die Ausbildung zweier getrennter Siphonalröhren die Regel.

Eine andere Art der Röhrenauskleidung tritt bei *Parapholas* auf. Nach den darüber vorliegenden Nachrichten scheint es sich nicht um ein eigentliches Abscheidungsprodukt der Muschel zu handeln, sondern um verkitteten Detritus, also eine Erscheinung, wie sie bei zahlreichen *Lithodomus*-Arten vorliegt.

Die bisherige Darstellung sollte die Zurückführung der extrem abgeleiteten Verhältnisse der *Adesmacea* auf den normalen Bauplan der Muscheln ermöglichen, während nachfolgend auf den Zusammenhang dieser Verhältnisse mit der Lebensweise eingegangen werden soll.

Die *Adesmacea* halten sich mit wenigen Ausnahmen dauernd in festen Substraten auf und sind als richtige Bohrmuscheln zu bezeichnen, da sie die von ihnen bewohnten Höhlungen aktiv erweitern können. (In lockerem Sand wurden *Barnea candida* und *costata*, *Zirfaea crispata* und die Vertreter der Teredinidengattung *Kuphus* angetroffen.) Bemerkenswert ist, daß die Pholadiden und Terediniden nicht auf Kalk beschränkt sind, sondern in den verschiedensten Substraten, wie Ton, Mergel, Sandstein, Holz und Seetorf, vorkommen. Dieses Verhalten hängt damit zusammen, daß sie ihr Substrat auf mechanischem Wege bearbeiten. Da aber die Härte ihrer Schalen verglichen mit der mäßig harter Gesteine relativ gering ist, sind sie auf weichere Materialien beschränkt. So findet sich *Pholas dactylus* an der istriatischen und dalmatinischen Küste nur in den weichen Mergeln, nie dagegen in Kalksteinen. Was die alten Angaben eines Vorkommens in Glimmerschiefern und Gneis anbelangt, handelt es sich hier um stark zersetzte Gesteine, die einer mechanischen Bearbeitung keinen großen Widerstand entgegensetzen, wie ich an Stücken von *Pholas dactylus*, die in Glimmerschiefer eingeschlossen waren, feststellen konnte. (Den ursprünglichen Fundort dieser im bosnischen Landesmuseum in Sarajevo befindlichen Stücke konnte ich nicht mehr erfahren.) Obwohl die Pholadiden also nicht an bestimmte Substrate gebunden sind, läßt sich doch häufig eine gewisse Regelmäßigkeit des Vorkommens feststellen. So zeigt *Barnea candida* eine gewisse Vorliebe für Seetorf, während einige *Martesia*-Arten, wie *aperta*, *rivicola*, *delicatula* und *Xylophaga dorsalis* regelmäßig in Treibholz vorkommen. *Parapholas roseotincta* und *incii*, *Martesia tubigera* und die *Jouannetia*-Arten leben in toten Korallenstöcken. Bei *Teredo* ist die Bindung an den Aufenthalt fester, da ein Teil des Holzes ihm als Nahrung dient.\*

\* Von *Teredo* verdautes Holz enthält nur mehr 20% der ursprünglich

Über den eigentlichen Bohrakt wurden verschiedene Meinungen geäußert, die hier kurz erwähnt sein sollen. HANCOCK (1848) glaubte bei allen Bohrmuscheln Kieselkörper in der Oberfläche des Mantels und Fußes gefunden zu haben, mit denen das Tier nach Art einer Raspel arbeiten sollte. WODSWORTH (1883) konnte feststellen, daß es sich dabei um durch die Bohrtätigkeit aus dem Substrat befreite Sandkörner handelt, die sich in Mantelrand und Fuß etwas eingedrückt hatten. JEFFREYS (1863) stellt sich auch auf den Standpunkt, daß die Schale nur dazu diene, die Muschel im Bohrloch festzuklemmen, während der Fuß auf mechanischem Wege Partikeln des Substrats ablöst. Dagegen gibt schon CLESSIN im „Conchyliencabinett“ eine vollständig zutreffende Beschreibung der Bohrtätigkeit von *Pholas dactylus*. Nach seinen Angaben sind zwei verschiedene Bohrweisen möglich. Die erste wird besonders von ganz jungen Tieren geübt, die noch nicht vollständig in die Unterlage eingedrungen sind. Sie besteht darin, daß sich das Tier mit dem Ende des Fußes festsaugt, das Vorderende der Schale der Unterlage anpreßt und jetzt die seitlichen Fußmuskeln abwechselnd kontrahiert. Dadurch führt die Schale Teilrotationen aus, wobei sie an der Unterlage schleift und im Laufe der Zeit in diese eindringt. Auf die beschriebene Weise wird ein Eindringen senkrecht zur Oberfläche erzielt. Ist die Muschel einmal vollständig unter der Oberfläche des Substrats verschwunden, so wird hauptsächlich durch abwechselnde Kontraktion der Adduktoren gearbeitet, wobei die scharfen Zähnen des vorderen Schalenfeldes auf der Unterlage reiben und so das Bohrloch erweitern. Ähnlich beschreibt auch DUBOIS (1892) den Vorgang. Soweit ich *Pholas dactylus* beobachten konnte, stimmen die Angaben CLESSINS mit den Tatsachen überein. (Junge, noch nicht vollständig eingebohrte Stücke hatte ich leider nicht zur Verfügung.) Bei in härteren Mergeln lebenden Stücken zeigen die Vorderenden der Schale deutliche Spuren der Abnutzung. CALMAN (1920) meint, das Siphonalende des Bohrloches müßte durch die Siphonen selbst erweitert werden, doch konnte ich bisher kein Stück finden, bei dem sich eine Notwendigkeit dazu ergeben hätte. Der Vorschub von *Pholas dactylus* im Bohrloch ist relativ so gering, daß der durch die Tätigkeit der Schalen geschaffene Raum den für die Siphonen nötigen Durchmesser besitzt. LINDSAY (1912) macht genaue Angaben über die Bohrtätigkeit von *Zirfaea crispata*. Die Tiere wurden in seitlich angeschnittenen und wieder mit einer Glasscheibe verschlossenen Bohrlöchern beobachtet. Zuerst wird der Fuß ausgestreckt, dann wird die Schale geöffnet und der Mantel vorgestreckt. In diesem Zustand wird das Ende des Bohrloches dorsal durch Mantel und Schalenrand, ventral durch den Fuß ausgefüllt. Jetzt beginnt die Muschel ihre Schale durch abwechselnde vorhandenen Zellulose und ungefähr die Hälfte der Hemizellulosen (W. H. DORE, R. C. MILLER).

Kontraktion der Fußmuskeln zu drehen, wobei die scharfen Zähnnchen des vorderen Schalenfeldes wie ein Reibeisen wirken. Auch LINDSAY berichtet, daß die Schalen in härterem Sandstein lebender Tiere deutliche Abnutzungsspuren zeigen, während in weicherer Unterlage (Ton) bohrende nichts davon erkennen lassen.

Über den ersten Anfang der Bohrtätigkeit von *Teredo* berichtet REDEKE (1912) folgendermaßen: Die 0,28 mm großen Larven setzen sich fest, kriechen in eine Vertiefung der Holzoberfläche, spinnen dort einen Byssusfaden und beginnen, nachdem sie eine Größe von 0,75 mm erreicht haben, ihre Bohrtätigkeit. MILLER (1924) konnte *Teredo* bei seiner normalen Bohrtätigkeit beobachten, indem er das Bohrloch seitlich anschnitt und wieder mit einem Deckglas verschloß.

Anzeichen dafür, daß bei den in Korallenkalk lebenden Pholadiden neben der mechanischen Arbeit auch chemische Bohrtätigkeit vorliegt, konnten bisher nicht gefunden werden, da die bearbeiteten Substrate relativ weich sind und die massigen Kalkablagerungen, die von alten Stücken angefertigt werden, auch aus mit der Nahrung aufgenommenem kalkigem Detritus gewonnen sein können, an dem ja in einem Korallenriff kein Mangel ist.

Endlich sei noch betont, daß mechanische Bohrtätigkeit eine scharfe Trennung von Wachstums- und Arbeitsperioden verlangt, da nur ein vollständig verfestigter und entsprechend dicker Schalenrand zu mechanischer Bohrtätigkeit geeignet ist. Neben diesen kurzen miteinander abwechselnden Perioden weisen aber die Jouannetiinen und Scyphomyinen noch zwei große Perioden auf, die Arbeitsperiode, in der das Bohrloch hergestellt wird, und die Ruheperiode, in der das Callum angefertigt wird und die Geschlechtsprodukte zur Reife gelangen. Immerhin wäre es möglich, daß ein einmal gebildetes Callum wieder aufgelöst und die Bohrtätigkeit fortgesetzt wird.

### Allgemeine Betrachtungen.

Innerhalb der echten Bohrmuscheln lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, die unter verschiedenen Bedingungen leben. Alle chemisch arbeitenden und von den mechanisch arbeitenden die Tridacniden weisen Beziehungen zu Formen auf, die mit Byssus an festen Substraten befestigt sind. Schon unter diesen Formen ist die Tendenz zum Eindringen in Höhlen und Spalten des Substrats weit verbreitet. Die Fähigkeit, vorhandene Spalten zu erweitern, hängt im wesentlichen davon ab, ob die Muschel in der Lage ist, den Mantelrand mit dem Substrat in Berührung zu bringen (vgl. Bohrmuschelstudien I). Die eigentliche Bohrtätigkeit besteht nach neueren Feststellungen (Beziehungen zwischen Kalkstoffwechsel und Atmung bei Mollusken der Meeresküste) darin, daß durch die Atmung gebildetes Kohlendioxyd von der Manteloberfläche

ausgeschieden wird und die Unterlage, sofern sie aus Kalk besteht, unter Bildung von Calciumhydrocarbonat löst. Begünstigt wird die Ätztätigkeit durch Einschränkung der normalen Atmung, z. B. durch Aufenthalt in einer kleinen abgeschlossenen Wassermenge. Diese Verhältnisse sind bei den in Höhlen und Röhren lebenden Formen verwirklicht, sobald die Siphonen verschlossen werden. Abwechselnd mit der Ätztätigkeit erfolgt Schalenwachstum und Abscheidung von Kalk, der entweder um die Siphonen herum abgelagert wird (*Leiosolenus*, *Gastrochaena*) oder zur Verfestigung von in das Bohrloch eingedrungenem Detritus verwendet wird. In derselben Weise entstehen die Kalkauflagerungen auf der Außenseite der Schale. Besonders eigentümlich sind die artlich verschiedenen kristallinen Inkrustationen bei *Lithodomus* (vgl. Bohrmuschelstudien I). Hier muß ein spezifischer Einfluß von Begleitumständen angenommen werden, deren Natur noch nicht bekannt ist. Ätzmuscheln, die sich in Molluskenschalen eingebohrt haben, können nach deren Durchbohrung wieder frei werden, scheiden aber dann eine Kalkröhre ab, wie *Gastrochaena*, *Clavagella* und *Brechites* (vgl. Bohrmuschelstudien II). Die Tendenz, in Höhlungen einzudringen, führt gelegentlich zur Vergesellschaftung mit anderen Organismen. So fand RENOUF (1932) im Mantel von *Asciadiella aspersa* neben *Modiolaria marmorata* auch *Saxicava arctica*, PIDGEON (1888) eine junge Miesmuschel in der Kiemenhöhle von *Carcinus maenas* und LEGEUX (1927) dieselbe Muschel in der Mantelhöhle von *Cardium edule*. Auf ähnliche Verhältnisse bei den Eryciniden wurde in Bohrmuschelstudien II eingegangen und auf den Übergang zu Kommensalismus und Parasitismus hingewiesen.

Die Vertreter der zweiten Gruppe der Bohrmuscheln, die mechanisch arbeiten, weisen Beziehungen zu solchen Formen auf, die in Schlamm und Sand graben. Schon die Bewohner der Sand- und Schlammgründe zeigen viele Eigentümlichkeiten, die den echten Bohrmuscheln zukommen, worauf schon bei der Besprechung der Desmodonten eingegangen wurde. Auch hier wechseln Arbeits- und Ruheperioden ab, was dadurch verursacht wird, daß nur eine vollkommen verfestigte Schale zu mechanischer Arbeit geeignet ist. In den Ruheperioden und insbesondere im Alter kommt es auch hier zu kräftigen Kalkablagerungen, die entweder an der Schale hängen (Callum) oder die Röhre auskleiden. Die Rückkehr zur Lebensweise im Sand kann für die Untergattung *Kuphus* von *Teredo* angenommen werden. Ebenso findet sich *Pholas dactylus* gelegentlich als Schlickbohrer in Ostfriesland.

Während die chemisch arbeitenden Bohrmuscheln an kalkige Gesteine ohne Rücksicht auf deren Härte gebunden sind, finden sich die mechanisch arbeitenden in den verschiedensten Substraten. Ausschlaggebend ist hier nur die Härte, die nicht größer sein kann als die der Schalen. Für *Pholas* werden folgende Substrate angegeben: Sandstein, zersetzter Gneis und

Glimmerschiefer, Kalksteine, Mergel, Holz und Wachs. *Barnea candida* bevorzugt Seetorf. *Parapholas acuminata*, *incii* und *roseotincta*, *Martesia tubigera* und *Jouannetia cummingii* werden in Korallenkalk angetroffen, während *Martesia aperta*, *rivicola* und *delicatula* in Treibholz, darunter auch sehr harten Hölzern, wie Mahagoni, vorkommen. *Xylophaga dorsalis* lebt in harten Hölzern, wurde aber auch in Kautschuk und Guttapercha der transatlantischen Kabel angetroffen (LINDSAY 1908). Die *Teredo*-Arten leben hauptsächlich in Holz; *Teredo nucivora* in treibenden Kokosnüssen. *Martesia terediniformis* wurde in Wachs gefunden.

TRUSHEIM (1928) gibt *Pholadidea penita* von Los Angeles und San Diego, Kalifornien, als Betonbohrer an.

Die von Bohrmuscheln hergestellten Höhlen gewähren nach dem Absterben ihrer Erzeuger einer großen Zahl von Tieren Aufenthalt. Hier seien besonders Muscheln genannt, die selbst nicht zu aktiver Bohrtätigkeit befähigt sind, bei weiterem Wachstum eingeschlossen und deformiert werden. An dem Auftreten von Deformationen können solche Einmieter sofort von echten Bohrmuscheln unterschieden werden. Mitunter erleiden diese Einmieter charakteristische Formveränderungen, die durch Bevorzugung einer Wachstumsrichtung entstehen. In diesem Zusammenhang sei auf die lang zungenförmigen Exemplare von *Perna*-Arten hingewiesen, auf die an anderer Stelle genauer eingegangen wurde. (Der Anpassungstypus der Hammermuschel.)

Außerdem halten sich zahlreiche Gastropoden (junge Exemplare von *Murex erinaceus*, *Coralliophila*), Anneliden und Porcellaniden mit Vorliebe in leeren Bohrmuschellöchern auf. Andere Tiere sind schon zu Lebzeiten mit Bohrmuscheln vergesellschaftet. So konnte ich in einem Exemplar von *Petricola fabagella* einen *Pinnotheres* feststellen, während GERSTÄCKER *Pinnotheres pisoides* ORTM. aus einer japanischen *Pholas*-Art angibt.

Die Porcellanide *Polyonyx comotes* lebt nach WALKER (1887) in den Siphonen von *Aspergillum*. Spioniden fand ich in den Siphonen von *Brechites delessertianus* aus dem Roten Meer, während BONNANI (zitiert nach Mc. INTOSH 1908) den Anneliden *Nereilepas furcata* in den Röhren von *Teredo* und *Pholas* nachwies.\* Aus diesen Darlegungen geht hervor, daß die Bohrmuscheln für die Besiedlung der härteren Substrate eine große Bedeutung haben und vielen Tieren den Aufenthalt erst ermöglichen.

Schließlich sei noch daran erinnert, welche bedeutende Rolle Bohrmuscheln bei der Küstenerosion, insbesondere im Bereich der Felsküste, spielen und daß die chemisch ätzenden Muscheln gewaltige Kalkmengen

\* Die zusammen mit *Teredo navalis* in der Kieler Bucht vorkommenden Tiere führt ROCH (1932) an.

umsetzen, von denen sie zwar einen Teil selbst wieder ausfällen, den anderen aber in Lösung bringen und so auch Anteil nehmen am Kalkumsatz im Meer.

### Literaturverzeichnis.

- <sup>1</sup> AMEMIYA, I. a. Y. OSHIMA: Note on the habitat of rock-boring Mollusks on the coast of central Japan. Proc. Imp. Acad. Jap. 9/3, 120—123 (1933). —  
<sup>2</sup> ANNENDALE, N. a. H. H. GODWIN-AUSTEN: Further note on the burrows of *Solenia soleniformis*. Rec. India Mus. Calcutta 16, 205, 206 (1919). —  
<sup>3</sup> ANTHONY, R.: Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des mollusques acéphales dimyaires. Ann. Sci. Nat. (9) 1, 165—396 (1905). —  
<sup>4</sup> BEUK, ST.: Zur Kenntnis des Baues der Niere und der Morphologie von *Teredo*. Arb. Zool. Inst. Wien 11, 269—288 (1899). — <sup>5</sup> BLUM, H. F.: On the physiology of the pallet mechanism of the shipworm *Teredo navalis*. Physiol. Zool. 1, 410—418 (1932). — <sup>6</sup> BROWN, A. W.: Notes on the breeding and the boring habits of *Pholas crispata*. Zoologist, Lond. 16, 437—440 (1911). — <sup>7</sup> CALMAN, W. T.: On marins boring animals. Comm. Civ. Engin. Lond. 1920, 62—78. — <sup>8</sup> CLAPP, W. F.: Notes on the stenomorphic form of the shipworm. Trans. Acad. Sci. St. Louis 25, Nr. 5 (1925). — <sup>9</sup> DORE, W. H. a. R. C. MILLER: The digestion of wood by *Teredo navalis*. Univ. Calif. publ. Zoology 22, Nr. 7, 383—400 (1923). — <sup>10</sup> DOUVILLÉ, H.: Les lamellibranches cavicoles ou des modontes. Bull. Soc. geol. Par., sér. 4, 7, 96—114 (1907). —  
<sup>11</sup> DUBOIS, R.: Anatomie et physiologie comparées de la *Pholade dactyle*. Ann. Univ. Lyon 2/2, 1—67 (1892). — <sup>12</sup> EGGER, E.: *Jouannetia Cummingi* Sow. Arb. Zool. Inst. Würzb. 8, 129—199 (1887). — <sup>13</sup> FRAENKEL, G.: Die Grabbewegung der Soleniden. Z. vgl. Physiol. 6, 167—220 (1927). — <sup>14</sup> HANCOCK, A.: On the boring of Mollusca into rocks. Ann. Mag. Nat. Hist. (2) 2, 225—248 (1848). — <sup>15</sup> HEDLEY, S.: A revision of the Australian *Tridacna*. Rec. Austr. Mus. Sidney 13, 163—172 (1921). — <sup>16</sup> HORA, S. L.: A short note on the distribution and habits of the bivalve *Balwantia soleniformis* Benson. J. Asiatic. Soc. Bengal. Calcutta 22, Nr. 1, 71—78 (1926). — <sup>17</sup> MACINTOSH, W. C.: On the perforations of marine animals. Zoologist Lond., ser. 4, 11 (1908). — <sup>18</sup> JACKSON, R. T.: Phylogeny of the Pelecypoda. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 4, 277—400 (1890). — <sup>19</sup> KÜHNELT, W.: Bohrmuschelstudien I. Palaeobiologica 3, 53—91 (1930). — <sup>20</sup> KÜHNELT, W.: Bohrmuschelstudien II. Palaeobiologica 5, 371—405 (1933). — <sup>21</sup> KÜHNELT, W.: Über ein Massenvorkommen von Bohrmuscheln im Leithakalk von Müllendorf im Burgenland. Palaeobiologica 4, 239—249 (1931). — <sup>22</sup> KÜHNELT, W.: Über Anpassungen der Muscheln an ihren Aufenthaltsort. Biologia generalis 9, 189—200 (1933). — <sup>23</sup> KÜHNELT, W.: Der Anpassungstypus der Hammermuschel. Palaeobiologica 6, 230—241 (1938). — <sup>24</sup> KÜHNELT, W.: Funktionell anatomische Untersuchungen an Muscheln. Zool. Jb. Anat. 65, 601—644 (1939). — <sup>25</sup> KÜHNELT, W.: Beziehungen zwischen Kalkstoffwechsel und Atmung bei Mollusken der Meeresküste. Zool. Anz. 124, 182—190 (1938). —  
<sup>26</sup> LAMY, M. E.: Formations adventices chez les mollusques lamellibranches perforants. C. r. Congr. Soc. savants (1924). — <sup>27</sup> LAMY, M. E.: Revision des *Pholadidae* vivants du Museum national d'histoire naturelle de Paris. J. Conch. 69, 79—103 (1925). — <sup>28</sup> LEGEUX, L.: *Cardium edule* avec jeune moule fixée dans la cavité palleale. Bull. Soc. Linn. Normandie (7) 9, 44, 45 (1927). — <sup>29</sup> LINDSAY, B.: On the boring mollusca of St. Andrews. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 9, 369—374 (1912). — <sup>30</sup> MAY, E.: Beiträge zur Kenntnis der Hartteile der Terediniden. Z. Morphol. u. Ökol. 15, H. 4 (1929). —

- MILLER, R. C.: The boring mechanism of *Teredo*. Univ. Calif. Publ. Zoology **26**, Nr. 4, 41—80 (1924). — <sup>32</sup> OTTER, G. W.: Rock-destroying organisms in relation to coral reefs. Great barrier reef Expedition. Sci. Rep. **1/12**, 323—352 (1937). — <sup>33</sup> PRASHAD, B.: Studies on the anatomy of Indian Mollusca. Rec. India Mus. **16**, 288 (1919). — <sup>34</sup> PIDGEON, W. R.: A mussel living in the branchiae of a crab. Nature, Lond. **39**, 127, 128 (1888). — <sup>35</sup> QUOY, J. R. C. et J. P. GAIMARD: Mollusques in Voyage de l'Astrolabe **2**, 3 (1832). — <sup>36</sup> REDEKE, H. C.: Über den Schiffsbohrwurm und sein Vorkommen in Fischerfahrzeugen. Fischerbote, Jg. 4, Nr. 12 (1912). — <sup>37</sup> RENOUF, P. W.: Mollusc-galls on *ascidiella aspersa* (O. F. M.). Amer. nat. hist. (10) **10/55**, 114, 115 (1932). — <sup>38</sup> SIGERFOOS, C. F.: The Pholadidae. John Hopkins Univ. Circul. **14** (1896). — <sup>39</sup> SIGERFOOS, C. F.: Natural history, organisation and late development of the Teredinidae or shipworms. Bull. Bur. Fish. Wash. **27**, 191—231 (1908). — <sup>40</sup> TRUSHEIM, F.: Über Bohrmuscheln in Beton. Natur u. Museum **58**, 535, 536 (1928). — <sup>41</sup> VANATTA, G. E.: *Gonidea angulata* Lea. Nautilus Boston, Mass. **28**, 143, 144 (1915). — <sup>42</sup> YONGE, C. M.: Giant clams and burrowing clams. Nat. hist. **32**, 244—257 (1932). — <sup>43</sup> YONGE, C. M.: Mode of life, feeding, digestion and symbiosis with zooxanthellae in the Tridacnidae. Great barrier reef exp. sci. rep. **1**, Nr. 11, 283—321 (1936). — <sup>44</sup> YOUNG, C. M.: Formation of calcareous tubes round the siphons of *Teredo*. Nature, Lond. **119**, 11, 12 (1927).

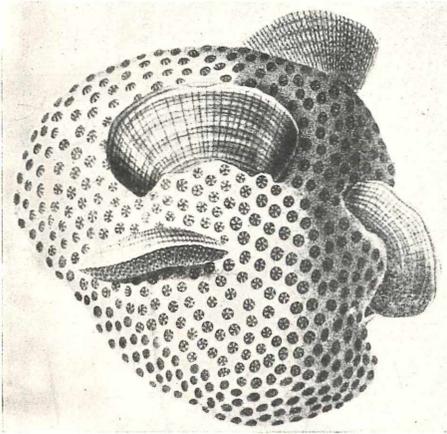


Abb. 1. Vier Exemplare von *Pedum spondyloides* in einer *Astraea* eingeschlossen (nach QUOY und GAIMARD).  
( $\frac{1}{2}$  nat. Größe.)

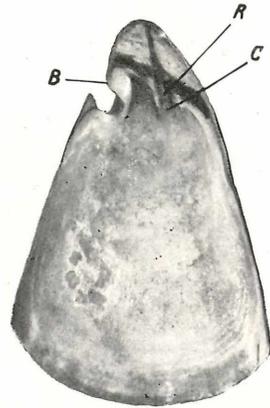


Abb. 2. *Pedum spondyloides*, rechte Klappe von innen gesehen ( $\frac{3}{4}$  nat. Größe).

B Byssusspalte, R Resilium, C Chondrophor.

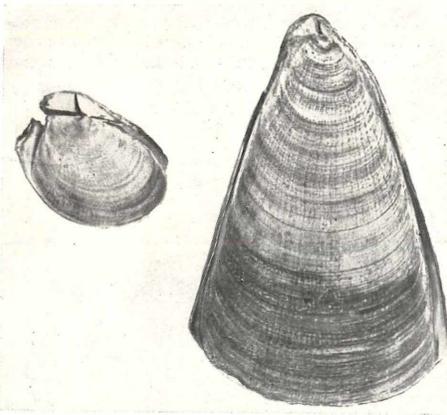


Abb. 3. *Pedum spondyloides*. Zwei Stücke mit auffällig verschiedenem Spitzenwinkel ( $\frac{3}{4}$  nat. Größe).

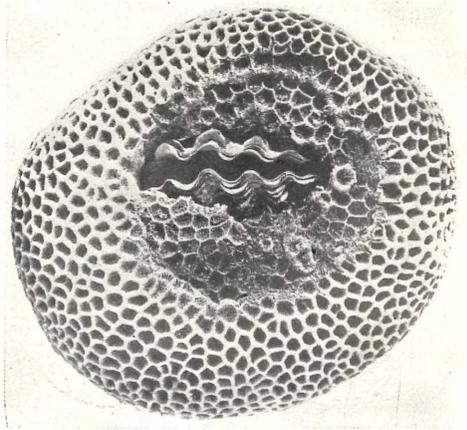


Abb. 4. *Tridacna crocea* in einem abgestorbenen Korallenstock (nach HEDLEY). ( $\frac{1}{3}$  nat. Größe.)

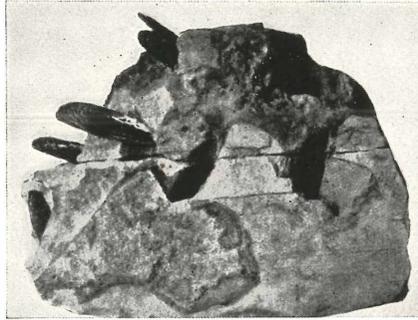


Abb. 5. *Balwantia soleniformis* in einem Sandsteinblock (nach HORA). ( $\frac{1}{5}$  nat. Größe.)

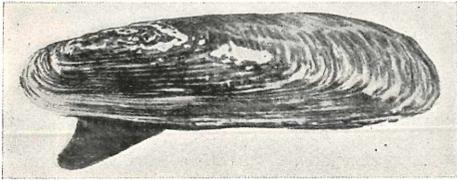


Abb. 6. *Balwantia soleniformis* mit vorgestrecktem Fuß (nach HORA). ( $\frac{2}{3}$  nat. Größe.)

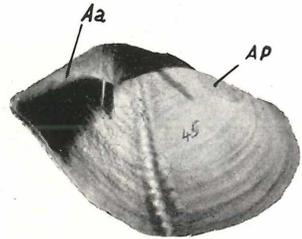


Abb. 8. *Zirfaea crispata*, rechte Klappe von innen gesehen (nat. Größe). Man beachte die deutliche Mittelfurche der Schale (in der Innenansicht als Leiste erscheinend).

Aa Ansatzstelle des vorderen Adduktors, Ap Ansatzstelle des hinteren Adduktors.

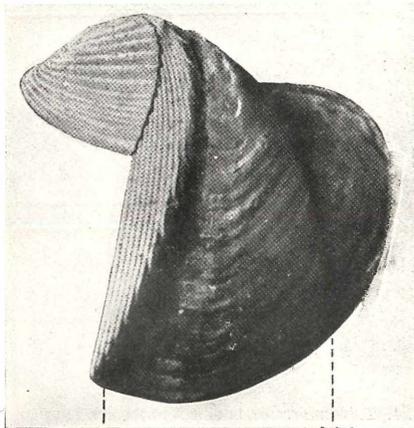


Abb. 9. *Teredo norvegica*, linke Klappe von außen (nach MILLER). (4mal vergrößert.)

MF Mittelfurche, AK hintere Arealkante.

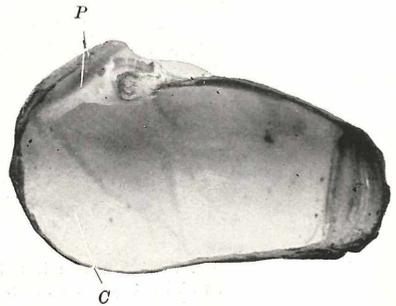


Abb. 12. *Pholadidea penita*, rechte Klappe von innen. C Callum, P „chambre précardinal“.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: [Bohrmuschelstudien III. 428-447](#)