

dasselbe Verhalten in der Samenproduktion der Mischlinge mit sich wie es die bezüglichen Merkmale isoliert thun.

VI. Die Bestäubung eines Mischlings (a) durch eine Elternsorte mit dominierendem Merkmale ergibt, gleichgiltig, ob dies die Vater- oder die Muttersorte ist, ausschließlich Samen mit dominierendem Merkmale; (b) für die Elternsorte mit recessivem Merkmal ergibt sich Steigerung der Zahl der Träger des recessiven Merkmales gegenüber der bei Selbstbestäubung des Mischlings resultierenden Anzahl. Der Einfluss des Merkmales „gelb“ in den Samen des Mischlings wurde dabei um 57%, jener des Merkmales „glatt“ um 43,5% herabgedrückt.

VII. Bestäubung reiner recessiv merkmaler Sorten mit Mischlingspollen brachte stets Mischsamigkeit hervor unter Minderung der Wertigkeit des Merkmales „gelb“ im Vergleiche zu seiner Prävalenz, wie sie am Mischling bei Selbstbestäubung zu Tage tritt (reciprok zu VI. b). Die Gleichsamigkeit dominant-merkmaliger Sorten wurde durch Mischlingspollen nicht alteriert.

VIII. Bei Doppelbestäubung einer reinen Varietät mit eigenem oder gleichgeartetem Pollen und mit Pollen einer anderen Varietät oder mit Pollen von zweierlei anderen Sorten können beide zur Wirkung kommen, keinesfalls schließt die eine Pollenart die andere von der Befruchtung aus, oder prävaliert ihr gegenüber in gesetzmäßiger Weise.

IX. Bei Doppelbestäubung an Mischlingen mit eigenem oder gleichgeartetem Pollen und mit Pollen einer Elternsorte können beide zur Wirkung kommen; keinesfalls schließt die eine Pollenart die andere von der Befruchtung aus oder prävaliert ihr gegenüber in gesetzmäßiger Weise. Durchaus Gleiches gilt für Doppelbestäubung einer Elternsorte mit eigenem und Mischlingspollen.

X. Der Sitz des schwersten Kernes in der Erbsenhülse ist nicht wesentlich abhängig von der Zahl und Anordnung der ausgebildeten oder abortierten Fruchtansätze, er scheint vielmehr in erster Linie bereits vor der weiteren Ausbildung der Samenknospen, und zwar im allgemeinen etwas oberhalb der Mitte in deren Reihe bestimmt zu sein.

Wien, 31. Mai 1900.

[68]

Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen.

Eine kritische Erörterung der bisherigen Forschungsergebnisse¹⁾.

Von Dr. **Walter Stempell**, Privatdozent in Greifswald.

Die Untersuchungen, welche die Bildungsweise und das Wachstum der Molluskenschale zum Gegenstand haben, sind zum allergrößten Teil an Gastropoden und Lamellibranchiern vorgenommen worden. Der Grund hierfür liegt nicht allein in der leichten Zugänglichkeit gerade

1) Das nach Jahreszahlen geordnete Litteraturverzeichnis befindet sich am Schluss dieser Abhandlung.

der Schneckengehäuse und Muschelschalen, sondern auch darin, dass eine Lösung des genannten, rein physiologischen Problems vor allem von einer Untersuchung dieser beiden Gruppen zu erwarten ist, bei denen die Beziehungen zwischen Tier und Schale im Großen und Ganzen viel einfacher sind, als bei Amphineuren und Cephalopoden, wo mannigfache Rückbildungs- und Anpassungserscheinungen jene Beziehungen und den ganzen ontogenetischen Bildungsprozess der Schale in vielfältiger Weise kompliziert haben.

Unter diesen Umständen bedarf es wohl keiner weiteren Rechtfertigung, wenn sich auch die nachfolgende kritische Studie auf die Untersuchungen über Muschel- und Schneckenschalen — einschließlich der wenig untersuchten Scaphopodengehäuse — beschränkt und die wenigen Arbeiten über Genese von Cephalopoden- und Amphineuren-schalen, deren Besprechung zudem die Einheitlichkeit der Darstellung erschweren würde, überhaupt nicht in den Kreis der Betrachtung zieht.

Die Geschichte der zahlreichen, einschlägigen Theorien ist insofern von besonderem Interesse, als sie uns zeigt, wie der einfache und klare Gedanke eines genialen Mannes sich in den Köpfen seiner Nachfolger immer mehr verwirrte, bis schließlich die besseren Methoden und die größer gewordene Einsicht in naturwissenschaftliche Probleme die Mehrzahl der modernen Forscher im Prinzip wieder zu jener ersten, unverfälschten Meinung zurückkehren ließ. —

Der Mann, welcher diesen Grundstein unserer heutigen Erkenntnis von der Bildung und dem Wachstum der Molluskenschale gelegt hat, ist Réaumur (1709 p. 364 u. ff.). Wenigstens hat er zuerst die sich schon bei älteren Autoren (Steno 1679 p. 81, Lister 1696 p. 121, 122) findende Angabe, dass die Molluskenschalen erhärtete Ausscheidungsprodukte des Tierkörpers seien, auf experimentellem Wege wissenschaftlich zu begründen versucht. Er hatte nämlich unter anderem die Beobachtung gemacht, dass eine Schnecke, deren Schale durch Herausbrechen kleiner Stücke beschädigt war, und deren Körperoberfläche dann an diesen Stellen durch ein zwischen Schale und Tier geschobenes, dünnes Lederstückchen nach außen bedeckt war, die fehlenden Schalenstücke durch Neubildungen ersetzte, welche unterhalb jenes Lederstückchens entstanden und im wesentlichen den unverletzten Schalentteilen glichen. Daraus zog er den Schluss, den wohl jeder Unbefangene aus diesem Experiment ziehen wird, dass die Molluskenschale ein Absonderungsprodukt des lebenden Tierkörpers sei und als solches nicht aus sich selbst heraus, sondern nur durch Anlagerung neuer Schichten, durch Apposition, zu wachsen vermöge. Aber schon ein Jahr später stellte Réaumur's Zeitgenosse Mery (1710 p. 410) dieser Appositionstheorie die Lehre gegenüber, dass die Schale nur durch Einlagerung neuer Teile, „per intussusceptionem alimenti, non vero per juxtapositionem materiae“, wie er sich ausdrückte, wachsen könne. Er war nämlich der Ansicht,

dass die beim Schalenwachstum notwendige Ortsveränderung der Muskelansätze mit der Annahme eines appositionellen Wachstums nicht in Einklang zu bringen sei, da solches Weiterrücken doch nur durch eine periodisch wiederkehrende vollkommene Loslösung der Muskelenden bewerkstelligt werden könne, und er eine derartige Loslösung niemals beobachtet hatte.

Wenn auch Réaumur (1716 p. 305) diesen Haupteinwand Mery's leicht durch den Hinweis entkräften konnte, dass eine vollkommene Loslösung des ganzen Muskelendes auf einmal keineswegs stattzufinden brauche, sondern dass vielmehr die einzelnen Teile desselben nacheinander ihre Stelle wechseln können, so gewann doch die Intussusceptionslehre im Laufe des 18. Jahrhunderts viele Freunde¹⁾. Und wenn die Verfechter dieser Theorie auch schon damals weniger zahlreich waren, als die gleichzeitigen, mehr oder minder überzeugten Anhänger der Appositionslehre²⁾, so gelang es ihnen doch, neben vielen leicht widerlegbaren Scheingründen eine ganze Reihe von Beweismomenten für die Intussusceptionstheorie ins Feld zu führen, welche wenigstens in damaliger Zeit schwer oder gar nicht zurückgewiesen werden konnten. Zu den schon damals widerlegbaren Scheingründen der Nachfolger Mery's gehörte unter anderem die Behauptung, dass die Zahl der Schalenwindungen bei alten Schnecken nicht größer sei als bei jungen (Klein 1753, Walch 1778 p. 23), sowie der Hinweis, dass eine Schnecke bei appositionellem Wachstum ihrer Schale schließlich keinen Platz mehr in derselben fände (Lesser 1744 p. 489, Klein 1753 p. 51, 53). Andere wollten direkt beobachtet haben, dass die Schalen in allen Dimensionen wüchsen (Deuso 1754 p. 510, Walch 1778 p. 23). Derartigen Behauptungen gegenüber stellte bereits Brissou (1759 p. 112) fest, dass es Schnecken giebt, welche die ersten Spiralen ihrer Schale abwerfen und vollkommen neue Umgänge bilden. Außerdem hatte auch Chemnitz (1791 p. 134) beobachtet, dass die jungen aus dem Ei kommenden Schnecken noch nicht alle Schalenwindungen besitzen: Größeres Kopfzerbrechen bereiteten den älteren Anhängern Réaumur's schon einige andere Thatsachen, welche für ein Wachstum der Schale nach allen Proportionen zu sprechen schienen: der Umstand, dass die ersten Umgänge gewisser Schalen (z. B. *Conus*, *Cypraea*) im Alter ein weiteres Lumen und verhältnismäßig dünnere Wandungen aufweisen als in der Jugend, sowie die Beobachtung, dass bei gewissen Formen (*Cypraea*) die Zahl der Windungen in der That mit dem Alter nicht zuzunehmen scheint (Bruguère 1792). Demgegenüber half sich

1) Bradley 1721, Lesser 1744, Klein 1753, Deuso 1754, Adanson 1757, Hérissant 1766, Walch 1775 u. 1778, Poli 1791.

2) Swammerdamm 1737—1738, P. L. Stadius-Müller 1754—1766, ein Ungenannter 1756, Conte Ginanni 1757, Baster 1759, Martini 1766 und 1776, Schröter 1774, v. Argenville 1772, Pluche 1772, Chemnitz 1791, Bruguère 1792, Hatschett 1799.

Bruguière (1792 p. 321) mit der schon von A. Murray (cf. Martini 1773 p. 345) ausgesprochenen, äußerst willkürlichen Annahme, dass die Cypraeen im stande seien, die Schale mehrere Male während ihres Lebens abzuwerfen und eine neue zu bilden; Martini (1776 p. 366), dagegen will er die „fast unbegreifliche“ Ausdehnung und Erweiterung mancher Schalen dadurch erklären, dass neben dem gewöhnlichen, appositionellen Wachstum auch noch ein intussusceptionelles Wachstum besteht. Es ist das Verdienst Gray's (1833 p. 796, 1838 p. 830), jene Vorkommnisse zuerst im Sinne der Appositionstheorie richtig gedeutet zu haben, indem er nachwies, dass viele Mollusken die Fähigkeit besitzen, Teile der Schale, die bei weiterem Wachstum hinderlich sind, wieder aufzulösen. Viel schwerer zu widerlegen als die bisher angeführten Einwände waren einige andere von den älteren Anhängern Mery's vorgebrachte Behauptungen, welche hauptsächlich in der Mangelhaftigkeit der damaligen Untersuchungsmethoden begründet waren. Hierhingehört die oft vortragene Ansicht, dass die Schale schon im Ei präformiert sei (Klein 1753 p. 25, Hérisant 1766 p. 522, Walch 1775 p. 252, Poli 1791 p. 3) und folglich nicht aus dem Tierkörper hervorgehen könne. Wirdürfen uns nicht wundern, wenn uns diese mit der ganzen evolutionistischen Entwicklungslehre jener Zeit zusammenhängende Auffassung zuweilen sogar bei überzeugten Anhängern der Appositionstheorie (Schröter 1771 p. 83, Pluche 1772 p. 278) entgegnetritt. Aehnlich verhält es sich mit der bei den Anhängern der Intussusceptionslehre weit verbreiteten Meinung, dass die Schalen der Mollusken ebenso wie die Knochen der Wirbeltiere wüchsen (Lesser 1744 p. 459, Klein 1753 p. 23, 25, Denso 1754 p. 510, Adanson 1757 p. 45, 46, Hérisant 1766 p. 515, Poli 1791 p. 9) und wie diese von Gefäßen durchzogen seien (Leeuwenhoeck 1682 p. 28, Bradley 1721 p. 51, Lesser 1744 p. 489, Walch 1778 p. 24, 25, Poli 1791 p. 10). Auch diese Auffassung finden wir gelegentlich bei Anhängern Réaumur's: so erklären sich J. L. Statius-Müller (1754—1766 p. 35, 36) und Martini (1776 p. 365) entschieden für das Vorhandensein von Schalen-Gefäßen, und Swammerdam (1737—1738 p. 64), der zugiebt, solche Gefäße nicht gesehen zu haben, möchte wenigstens die Analogie mit dem Wachstum der Knochen aufrecht erhalten. Derselbe auf mangelhafter Kenntnis des Knochenwachstums beruhende Irrtum findet sich noch bei späteren, sonst konsequenten Anhängern Réaumur's, wie z. B. bei Gray (1838 p. 831), der das Periostacum der Schalen mit dem Periost der Knochen vergleicht; und erst J. Müller, welcher mit Recht den fundamentalen Unterschied zwischen Knochen und Schale hervorhob (1836 p. 351, 352), hat ihn — wenigstens bei den Anhängern der Appositionslehre — endgültig beseitigt. Besonders große methodologische Schwierigkeiten standen der Widerlegung der Ansicht entgegen, dass die Schale von Gefäßen durchzogen sei. Denn wenn es auch niemals gelungen ist, die von Poli (1791 p. 11) an den Muskelansätzen gesuchte Verbindung der

Schalenkanäle mit den Blutgefäßen des Tieres wirklich einwandfrei nachzuweisen, so konnte doch andererseits das Vorhandensein von Kanälen in vielen Molluskenschalen nicht in Abrede gestellt werden, und die richtige Deutung dieser Kanäle, auf die es doch vor allem ankam, war bei den damaligen Hilfsmitteln vollkommen ausgeschlossen. Wir werden noch sehen, wie erst die vervollkommeneten Methoden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine solche richtige Deutung möglich machten. Endlich haben wir noch eines letzten Haupteinwurfes zu gedenken, den die älteren Anhänger der Intussusceptionstheorie gegen die Lehre Réaumur's machten, und welcher ebenfalls in jenen Zeiten eine gewisse Beweiskraft beanspruchen konnte. Man wies nämlich auf die Thatsache hin, dass in den Molluskenschalen neben unorganischem Calciumkarbonat auch noch eine beträchtliche Menge „organischer“ Substanz vorhanden sei, welche bei Behandlung der Schalen mit Säuren zurückbleibt und beim Verbrennen verkohlt (Hérissant 1766 p. 515, Poli 1791 p. 7, später auch Baldassini 1843 p. 280, 281). Wo aber organische Substanz ist, so schlossen jene Anhänger der Intussusceptionslehre weiter, muss auch ein eigentliches Leben und folglich ein selbständiges, d. h. intussusceptionelles Wachstum bestehen. Dieser Einwand ließ sich damals um so schwerer zurückweisen, als es noch keine Zellenlehre gab, und man daher auch noch nicht scharf zwischen eigentlich belebter und selbständig wachsender, zelliger, organischer Substanz und den unbelebten, nicht zelligen Produkten derselben unterscheiden konnte, welche zwar ihrer chemischen Zusammensetzung nach in das Gebiet der sogenannten organischen Chemie gehören, die aber doch nur durch die Thätigkeit jener Zellgewebe allein entstehen und weiterwachsen können.

Unter diesen Umständen kann es nicht Wunder nehmen, dass von den Anhängern der Appositionstheorie im ersten Drittel des 19. Jahrhunderts¹⁾ gerade die konsequentesten, vor allem Graf Bournon, hinsichtlich des letzteren Punktes in den umgekehrten Fehler verfielen. Indem sie nämlich jene organische Grundsubstanz, deren Vorhandensein sie nicht leugnen konnten, als etwas Nebensächliches erklärten, glaubten sie, den unorganischen Schalenbestandteilen, besonders dem Calciumkarbonat, eine desto größere Wichtigkeit beimessen zu sollen. Dieser Kalk, so führten sie aus, werde zwar vom Tier secerniert, verhalte sich aber von dem Augenblicke an, wo er den Tierkörper verlassen habe, ganz wie ein unorganischer Körper, dessen weitere Gestaltung lediglich durch die Gesetze der Krystallisation bestimmt sei. Diese Anschauung hatte nun eine ganze Reihe von vorwiegend mineralogischen und physikalischen Untersuchungen der Molluskenschale zur Folge (Brewster 1814, v. Buch 1831, de la Beche 1834, Necker 1839, Leydolt 1856, Rose 1858 und Sorby 1879), die aber im wesent-

1) Graf Bournon 1808, v. Buch 1831, Gray 1833 u. 1838, Deshayes 1836, J. Müller 1836.

lichen nur feststellten, dass der kohlen saure Kalk der Schale im einen Falle als Arragonit, im anderen als Kalkspat, im dritten endlich als ein Gemisch beider auftrete, — Beobachtungen, die ja an sich gewiss von Interesse waren, die aber für die eigentliche Lösung unseres Problems nur wenig beitragen konnten.

Durch die 1838 und 1839 erfolgte Aufstellung der Zellenlehre von Schleiden und Schwann war die ganze Frage inzwischen in ein vollkommen neues Stadium getreten. Zunächst lag es sehr nahe, nun einmal zu untersuchen, ob nicht auch die Molluskenschale ebenso wie andere Bestandteile des Tierkörpers aus Zellen aufgebaut sei. Während die meisten Untersucher solches verneinten, glaubten vor allem zwei englische Forscher, Bowerbank (1844) und Carpenter (1843 a, 1843 b, 1844, 1847) in der That eine derartige zellige Struktur der Molluskenschale gefunden zu haben. Bowerbank vergleicht die von ihm in den Schalen gesehenen Zellen mit Knochenzellen und er glaubt, dass aus ihnen durch oberflächliche Kalkabscheidung und nachträgliche Verschmelzung die gesamte Schale hervorgehe. Die Ernährung der Schale soll, wie dies schon die älteren Forscher angenommen hatten, durch Kanäle erfolgen, welche nach Bowerbank ebenfalls durch Verwachsung reihenförmig angeordneter Zellen entstanden sind. Sehr ähnliche Ergebnisse erzielte Carpenter, welcher ein äußerst reichhaltiges Material, nach seiner eigenen Angabe ungefähr 1000 Dünnschliffe zahlreicher Species, untersucht hatte. Er ist der Ansicht, dass es die Zellen von der Oberhaut des Mantels sind, durch deren Umwandlung die Schale ähnlich wie die hornige Epidermis der Wirbeltiere entsteht. Nach seiner Darstellung umgeben sich diese Zellen zunächst wie Knorpelzellen mit reichlicher Intercellularsubstanz, wachsen dann aber bald durch Ablagerung von Kalk in ihrem Innern zu so ansehnlicher Größe heran, dass die Intercellularsubstanz an Volumen gegen sie immer mehr zurücktritt und schließlich nur noch die schmalen Zwischenräume erfüllt, welche die sich gegenseitig durch Druck polygonal abplattenden Zellen zwischen sich lassen. Durch Verwachsung mehrerer solcher übereinander gelegenen Epithelzellen denkt sich Carpenter die Prismen der Schale entstanden, während er das Zustandekommen der lamellosen Schalenteile durch die gewagte Hypothese erklären will, dass die mit Kalk vollgepfropften Zellen unter gewissen Umständen platzen und ihren Inhalt auf die Oberfläche darunterliegender Membranen(?) ergießen. In Betreff der Kanäle decken sich Carpenter's Ansichten vollkommen mit den schon mitgetheilten Bowerbank's. Die Resultate Bowerbank's und Carpenter's wurden im wesentlichen bestätigt durch Johnston (1853), Quekett (1854) und Woodward (1867)¹⁾. Die beiden letztgenannten Autoren wollen

1) Auch Sorby (1879) scheint anzunehmen, dass wenigstens in einigen Fällen Zellen an der Schalenbildung beteiligt sind.

in der Flüssigkeit zwischen Mantel und Schale die schalenbildenden Zellen aufgefunden haben und ergänzen die Angaben ihrer Vorgänger noch weiterhin dadurch, dass sie auch in dem die Kalkschale überziehenden Periostracum ein deutliches Pflasterepithel beschreiben. Speziell die letztere Angabe findet sich noch bei mehreren anderen, teilweise entschieden auf dem Boden der Appositionstheorie stehenden Forschern (C. Schmidt 1845 p. 53, Kost 1853 p. 10, 11, Claparède 1857 p. 116). Nach Foré (1866 p. 23, 29) soll sogar die ganze Schale der Najadenembryonen aus einer einfachen Lage verkalteter Plattenepithelzellen bestehen. Alle diese Untersuchungsergebnisse sind indessen durch eine bessere Methodik bald als irrig erwiesen worden¹⁾. Denn jenen Zellen, welche Bowerbank, Carpenter und die übrigen Forscher in verschiedenen Schalentteilen zu sehen vermeinten, fehlen die beiden Hauptmerkmale einer Zelle: die Kerne und das lebende Protoplasma, und jene von Quekett und Woodward zwischen Mantel und Schale gefundenen Zellen dürften bestenfalls als anormalerweise dahin gelangte Leucocyten anzusprechen sein. Was endlich die Kanäle anbelangt, welche die Schale durchziehen, so haben die Nachuntersuchungen ebenfalls zum größten Teil die Unhaltbarkeit der Bowerbank-Carpenter'schen Deutung ergeben. Am meisten nähern sich dieser Deutung noch einige meist ältere Forscher, welche ebenso wie Bowerbank jene Kanäle mit den Dentin- und Knochenkanälchen vergleichen (v. Siebold 1848 p. 243, Quekett 1854 p. 277, Leydig 1855 p. 50, Huxley 1859 p. 491), oder wenigstens annehmen, dass sich in die Kanäle Fortsätze des Mantels hinein erstrecken (speziell bei *Cyclas*: Leydig 1855 p. 50, F. Müller 1885 a p. 74 u. b p. 213), während die Mehrzahl der übrigen Forscher die von ihnen gesehenen Röhrenbildungen entweder ausschließlich (Claparède 1857 p. 120, Wedl 1859 p. 467, Kölliker 1860 p. 224²⁾, Gibson 1887 p. 626) oder doch teilweise (Quekett 1854 p. 278, Stirrup 1872 p. 777 resp. 138, Fischer 1887 p. 19, Tullberg 1881 p. 16, 17) für Bohrgänge mikroskopischer Parasiten³⁾ erklärt. In einigen anderen Spezialfällen endlich wurde die Kanalnatur überhaupt bezweifelt, indem die als Kanäle beschriebenen Bildungen zum Teil als solide Conchiolinmembranen, zum Teil auch als krystallinische Spalträume erkannt wurden (Ehrenbaum 1885 p. 13 u. 14). Wir können daher wohl heutzutage mit einiger Sicherheit behaupten, dass Kanäle als integrierende Bestand-

1) In der 7. Auflage des Carpenter'schen „Microscop“ von Dallinger (1891 p. 846) ist übrigens die ältere Carpenter'sche Auffassung ebenfalls aufgegeben worden.

2) In Berichtigung einer früher (1858 p. 62) geäußerten Ansicht, wonach Kölliker wenigstens einen Teil der Röhren als integrierenden Bestandteil der Schalen auffasste (ebenso Stirrup 1872 p. 777 resp. 138).

3) Vom botanischen Standpunkt aus sind diese Parasiten besonders durch Bornet und Flahault (1889—90) näher studiert worden.

teile im allgemeinen der Molluskenschale fehlen, und dass die wenigen Fälle, wo sie normalerweise vorkommen, auf außergewöhnliche Lebensbedingungen zurückzuführen sind. So dürften z. B. die Porenkanäle in den Larvenschalen der Unioniden (cf. darüber Forel 1866 p. 23, 29, v. Ihering 1875 p. 3), in welche sich nach v. Ihering (1875 p. 4) Fortsätze der darunter liegenden Epithelzellen hinein erstrecken, mit dem parasitären Leben dieser Larven in Verbindung stehen.

Wenn die älteren Ansichten von einer cellulären Natur der Molluskenschale leicht durch die Mangelhaftigkeit der damaligen Untersuchungsmethoden erklärbar sind, so kann einem neueren Autor, welcher über bessere Methoden verfügte und dennoch zu prinzipiell ähnlichen Resultaten gelangte, der Vorwurf kritikloser Beobachtung nicht erspart bleiben: es ist dies Tenison-Woods (1889), der die geradezu ungeheuerliche Behauptung aufgestellt hat, dass die Molluskenschale von einem dichten Nervengeflecht erfüllt sei und eigentlich als Gehirnkaspel zu gelten habe! Wenn eine Lehre in so schroffem Gegensatz zu den Beobachtungen sämtlicher übrigen Forscher steht, wie diese, so versagt wahrlich jede objektive Kritik! (cf. auch Thiele 1893 p. 248—250).

In der That konnte bereits im mittleren Drittel des 19. Jahrhunderts die nicht celluläre Natur der Molluskenschale als ausgemacht gelten. So neigte denn auch die große Mehrzahl der Forscher, welche sie damals unter dem Einfluß der Zellenlehre untersuchten oder Betrachtungen über ihre Genese anstellten, im Prinzip einstimmig der Ansicht zu, dass dieselbe als ein Sekretionsprodukt des Tierkörpers zu betrachten sei und daher nur durch Apposition wachsen könne¹). Speziell seit Leydig's (1850 u. 1857) und Kölliker's (1858) Untersuchungen ist man gewöhnt, die Molluskenschale in die große Klasse der Cuticulaergebilde zu rechnen, deren Wesen und allgemeine Bedeutung zuerst von Leydig (1849 p. 104) näher erkannt worden war.

Ehe wir indessen die Weiterentwicklung und den besonderen Ausbau dieser Lehre verfolgen, müssen wir zunächst noch einiger Einwürfe gedenken, welche gegen die Richtigkeit der Appositionstheorie überhaupt von seiten einiger modernen Forscher erhoben worden sind. Diese beiden neueren Vertreter der alten und eigentlich längst vergessenen Intussusceptionstheorie, v. Nathusius-Königsborn (1877 u. 1890) und Felix Müller (1885a u. 1885b), sind zwar sehr wohl von der nicht cellulären Natur der Schale, und damit von dem wesentlichen Unterschied zwischen Tierkörper und Schale überzeugt, und es weichen daher ihre Ansichten sehr erheblich von der früheren Auf-

1) Picard 1840, C. Schmidt 1845, Meckel 1846 u. 1856, v. Siebold 1848, Leydig 1850 u. 1857, Gegenbaur 1852, Philippi 1853, Schlossberger 1856, Claparède 1857, Moebius 1857, Semper 1857, v. Hessling 1858 u. 1859, Kölliker 1858, Huxley 1859, Rainey 1859 u. 1861, Voit 1860, Jones 1861, Stewart 1861 (cf. Rainey 1861), Bronn 1862, Keferstein 1862—1866.

fassung der Intussusceptionslehre ab, aber die Konsequenzen, welche sie ziehen, gipfeln doch schließlich ebenfalls in der Annahme eines inneren Wachstums der organischen Schalenbestandteile.

Sehr originell, aber leider nicht überzeugend, sind die Ausführungen v. Nathusius-Königsborn's. In der richtigen Annahme, dass die Zellenlehre die wichtigsten Beweismomente gegen die Intussusceptionslehre enthalte, unternimmt er in seinem umfangreichen Werk, betitelt: „Untersuchungen über nicht celluläre Organismen“ (1877), nichts geringeres, als diese ganze Zellenlehre über den Haufen zu werfen. Ihm ist die Zelle keineswegs der eigentliche Elementarorganismus, sondern er glaubt, ein selbständiges, von der Zelle gänzlich unabhängiges Leben und inneres Wachstum auch noch in anderen Körperbestandteilen, wie Eihäuten, Bindegewebsfibrillen und Schalen, zu finden — eine Behauptung, welcher eigentlich schon die einfache entwicklungsgeschichtliche Thatsache widerspricht, dass der ganze Tierkörper mit allen seinen zelligen und nichtzelligen Elementen doch ursprünglich aus einer Zelle, der befruchteten Eizelle, hervorgeht. Indem nun v. Nathusius-Königsborn jenen Satz auf die Molluskenschale anwendet, betrachtet er dieselbe als einen vollkommen selbständig lebenden Organismus, der sich ohne direkte Einwirkung von Zellen entwickelt und vergrößert. In Betreff der ersteren Behauptung, dass die Schale in jeder Beziehung unabhängig von den Zellen des Weichkörpers sei, ist er uns eigentlich den Beweis vollkommen schuldig geblieben. Und zwar hat er sich überhaupt der Möglichkeit eines solchen Beweises begeben, indem er ausschließlich die Schale untersucht hat, dagegen den Weichkörper und dessen Beziehungen zur Schale, welche doch wohl allein über eine derartige Frage hätten Aufschluss geben können, von vornherein keiner Beachtung für würdig hielt. Um ferner seine Lehre von dem inneren Wachstum der Schale zu begründen, suchte er durch vergleichende Messungen an verschiedenen großen Exemplaren nachzuweisen, dass bei den betreffenden Schalen ein Wachstum nach allen Dimensionen stattgefunden habe. Wie schon Ehrenbaum (1885 p. 5) ganz richtig bemerkt hat, würden aber die Resultate solcher Messungen offenbar nur dann eine wirkliche Beweiskraft beanspruchen können, wenn alle dabei in Frage kommenden Individuen sich unter vollkommen gleichen Ernährungs- und Wachstumsbedingungen befunden hätten, und wenn ferner keine individuelle Variabilität vorhanden wäre — Voraussetzungen, deren Richtigkeit man unbedingt verneinen muss. —

Auf einem wesentlich anderen Standpunkt steht der zweite moderne Verfechter der Intussusceptionslehre, Felix Müller. Weit entfernt davon, den innigen Zusammenhang zwischen Tier und Schale und damit die Herkunft der organischen Schalensubstanz aus der Zelle leugnen zu wollen, legt er dieser organischen Substanz nur in ähnlicher Weise wie die früheren Anhänger seiner Lehre die Fähigkeit eines

selbständigen Weiterwachsens bei. Zu dieser Anschauung wurde er hauptsächlich durch die Beobachtung geführt, dass an gewissen Orten der Manteloberfläche, nämlich überall da, wo Schale und Mantel sehr innig zusammenhängen, wie an der ersten Bildungsstätte des Periostracums und an allen Muskelanheftungsstellen, bei den Unioniden ein eigentliches Epithel zu fehlen scheint. Hinsichtlich des Periostracums nimmt nun F. Müller an, dass es durch direkte Umwandlung von Muskelfasern entsteht, während an den Muskelanheftungsstellen seiner Darstellung nach eine jedenfalls nicht celluläre, sogenannte „Stäbchenschicht“ vorhanden sein soll, deren senkrecht zur Schalenoberfläche gerichtete Fibrillen durch vollkommen selbständiges Wachstum der Schale zugefügt werden. Aehnliche Verhältnisse findet F. Müller an der knorpeligen Ligamentschicht: auch hier sollen sich Muskelfasern direkt an der Schale anheften, wobei das ganze innere Band die Stelle der Stäbchenschicht vertritt. Schwerwiegender als diese Einwände, deren Berichtigung und Klarstellung, wie wir noch sehen werden, an günstigem und gut konserviertem Material keine großen Schwierigkeiten bereitet, sind zwei andere Thatsachen, auf welche sich Felix Müller außerdem stützt, und welche auch schon v. Nathusius-Königsborn gelegentlich betont hatte: dass nämlich innerhalb der anorganischen Schalensubstanz auch dann noch Veränderungen stattfinden, wenn die betreffenden Schalenteile der direkten Berührung mit dem Mantelepithel bereits entzogen sind, und ferner, dass die verschiedenen Schalenschichten in ihrer feineren Struktur teilweise viel zu komplizierte Bauverhältnisse aufweisen, um als einfache Sekretionsprodukte des Mantelepithels gelten zu können.

Die Berichtigung und Widerlegung dieser Einwände führt uns zur Betrachtung der übrigen, sämtlich auf dem Standpunkt der Appositionstheorie stehenden Arbeiten, auf welche — besonders in neuerer Zeit — die durch v. Nathusius-Königsborn und F. Müller erhobenen Einwände unleugbar einen stark befruchtenden Einfluss ausgeübt haben.

Neben den schon citierten älteren Abhandlungen und einer ganzen Anzahl kleinerer Aufsätze und Bemerkungen¹⁾ kommen im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts hauptsächlich die Arbeiten von Tullberg (1881), Ehrenbaum (1885), Moynier de Villepoix (1890, 1891, 1892 a, b, c, 1895), Thiele (1893), sowie meine eigenen darauf bezüglichen Untersuchungen (1897 a u. b, 1899) in Betracht.

Die durch die Zellenlehre möglich gewordene Auffassung der Molluskenschale als Cutikularprodukt empfang bald eine mächtige Stütze

1) Clessin (1873), v. Ihering (1875), Leydig (1876), Longe und Mer (1880), Zittel (1881—1885), Osborn (1882, 1883), v. Martens (1883 u. 1892), Apathy (1885), Krukenberg (1886), Dall (1889), Steinmann (1889 und 1899), Quilter (1891), Rawitz (1892), Simroth (1892, 1892—1894, 1894, 1899 a), Ryder (1893), Winter (1896), Boutan (1898), Willcox (1898).

durch die Ergebnisse zahlreicher Schalenregenerationsversuche¹⁾ und entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen²⁾. Aus den Regenerationsversuchen ergab sich im allgemeinen eine Bestätigung der schon von Réaumur gewonnenen Resultate: in den meisten Fällen wurden die abgebrochenen Schalentheile vom Tier ersetzt, und zwar bildete sich gewöhnlich an der verletzten Stelle zuerst ein dünnes Häutchen organischer Conchiolinsubstanz, unter welchem dann später meistens kalkige Schalensubstanz abgelagert wurde. Noch bessere Einsicht in den ersten Bildungsprozess gewährte die Embryologie. Als erste Anlage der Schale bemerkt man danach am Rücken des Embryos eine von hohen Cylinderzellen ausgekleidete Einstülpung des Ektoderms, welche alsbald an ihrem Rande eine chitinähnliche Lamelle abzusecheiden beginnt. Später flacht sich diese Einstülpung, die sogenannte Schalendrüse, allmählich ab, und es breiten sich ihre Zellen über die ganze Oberfläche des gleichzeitig als Hautduplikatur entstehenden Mantels aus, indem sie dieselbe mit einem dünnen, chitinähnlichen, aus sog. Conchiolin bestehenden Häutchen, dem späteren Periostracum der Schale, überziehen. Aber diese Sekretion des Periostracums findet immer nur in einer gleichmäßig nach allen Seiten vorrückenden Linie statt, während das von dieser Linie secernierender Epithelzellen gewissermaßen zurückgelassene, innerhalb jener Randzone gelegene Epithel bald einen flachzelligen Charakter annimmt und nun seinerseits unter dem schon gebildeten Periostracum die kalkige Schale abzusecheiden beginnt. Wenn sich die Schale so in ihrer ersten Anlage unzweifelhaft als ein echtes Sekretionsprodukt darstellt, so wird man nicht daran zweifeln können, dass auch ihr weiteres Wachstum lediglich durch Apposition erfolgt. In der That sieht man auch häufig die jugendliche Schale, die sogenannte Prodissoconcha, dem Wirbel der ausgewachsenen Schale aufsitzen, und zuweilen gelingt es sogar, kleine Stücke an der Wirbelgegend abzusprengen, welche noch alle Einzelheiten einer Schale, wie Muskeleindrücke und Schloßzähne, erkennen lassen (v. Martens 1892 p. 169) — gewiss ein Beweis dafür, dass sich die Schale des jungen Tieres beim Wachstum selbst gar nicht verändert hat, sondern dass ihr dabei lediglich neue Schichten angelagert wurden. Dazu kommt noch, dass auch die gesamten größeren Strukturverhältnisse der fertigen Schalen, wie der Verlauf der Anwachslien³⁾ an ihrer Oberfläche und die Dickenver-

1) Solche Schalenregenerationsversuche stellten an: bei *Helix*: Stewart (1861 cf. Rainey), Longe und Mer (1880), M. de Villepoix (1891, 1892 a u. c), Gräfin Linden (1896); bei *Haliotis*: Bontan (1898); bei diversen Lamellibranchiern: Osborn (1882 u. 1883), M. de Villepoix (1890, 1892 c), Ryder (1893), Faussek (1899), List (1899).

2) Ueber die rein entwicklungsgeschichtliche Litteratur cf. Korschelt und Heider (1893 p. 975, 986 u. 1089).

3) Die Bezeichnung „Jahresringe“, welche sich hier und da in der Litteratur findet (cf. Winter 1896 p. 17) ist wohl besser zu vermeiden, da wir über

hältnisse und Lagerung der Schichten in ihrem Innern, ungezwungen nur durch die Annahme eines appositionellen Wachstums genügend erklärt werden können. So müssen natürlich diejenigen Schalenteile, an denen das Dickenwachstum der Schale vor sich geht, und welche andauernd von der ganzen Manteloberfläche secerniert werden, wie die Perlmutter-schicht, an denjenigen Stellen, wo ihre Bildung am längsten stattgefunden hat, nämlich am Wirbel, die allergrößte Dicke besitzen. Umgekehrt werden solche Schalenteile, an die zunächst das Längen- und Breitenwachstum geknüpft ist, und welche nur von einer schmalen Zone des Mantelrandes gebildet werden, wie z. B. das Periostracum und die Prismenschicht, sehr häufig eine Dickenzunahme nach dem Schalenrand zu erkennen lassen, weil die Zone ihrer Matrixzellen in dem gleichen Verhältnis breiter werden muss, als der gesamte Tierkörper wächst (cf. u. a. M. de Villepoix 1892c p. 481, 621, Stempel 1899 p. 108, 124). Uebrigens sei nicht unerwähnt gelassen, dass in einigen Spezialfällen außer dem Mantel auch noch andere Körperteile, wie z. B. der Fuß, an der Schalenbildung beteiligt sind (Gray 1833 p. 805, Philippi 1853 p. 5, Tullberg 1881 p. 33).

(Zweites Stück folgt.)

Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers.

Von Dr. Wesenberg-Lund, Kopenhagen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass, nachdem man darüber klar geworden, dass auch im Süßwasser sich eine pelagische Fauna befinde, und namentlich nachdem die Plantonuntersuchungen rücksichtlich der Tier- und Pflanzenfauna, welche das Plankton bilden, einen stärkeren Aufschwung genommen haben, eine sehr grosse Anzahl neuer Arten aufgestellt worden ist. Die Reaktion gegen diese recht unwissenschaftliche Artmacherei hat sich in den letzten Jahren eingefunden, und man hat begonnen, innerhalb verschiedener Gruppen eine sehr umfassende Reduktion vorzunehmen. So haben Stingelin [13], Stenroos [12], Richard [9], Burekhardt [2] u. a. die den Familien *Daphnide* und *Bosminide* angehörigen zahlreichen Arten zu einer weit geringeren Anzahl zusammenzuziehen gesucht und die ganze Hauptmenge als Varietäten oder Formen um einzelne, augenscheinlich höchst variable Arten zu gruppieren. Eine ähnliche Reduktion ist auch von Rousselet [10], Weber [15] u. a. rücksichtlich der Rotiferen angefangen; auch ich selbst habe in Untersuchungen, die jedoch nur zum geringen Teil publiziert sind, an diesem Stoffe gearbeitet und bin, die Anueräen anlangend, wesentlich zu demselben Resultat gekommen wie frühere Untersucher.

Es scheint, als ob die Arten einer Tiergruppe, die als Plankton die Schnelligkeit des Wachstums im einzelnen Fall keine genauen Kenntnisse besitzen (cf. auch Hessling 1859 p. 261, 262).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Stempell Walter

Artikel/Article: [Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. 595-606](#)