

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

**Dr. K. Goebel** und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**XX. Band.**

**15. Oktober 1900.**

**Nr. 20.**

Inhalt: **Strasburger**, Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. — **Stempel**, Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. Eine kritische Erörterung der bisherigen Forschungsergebnisse. (Drittes Stück.) — **Höber**, Ueber die Wirkungen der Katalysatoren. — **Hertwig**, Lehrbuch der Zoologie. — Anzeige.

## Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung.

Von **Eduard Strasburger**.

Seit etwa einem Decennium sind im Caryophyllaceen-Beet des Bonner botanischen Gartens die beiden Vertreter der alten Linne'schen Art *Lichnis dioica*, die Arten *Melandrium album* Gareke und *Melandrium rubrum* Gareke, von *Ustilago violacea* befallen. Wie bekannt kommen die Chlamydosporen dieses Brandpilzes, die sogenannten Brandsporen, nur in den Staubbeuteln der angesteckten Pflanzen zur Ausbildung. Um diesen Wohnsitz zu erlangen, löst der betreffende Brandpflanz in den weiblichen Stöcken der Melandrien die Bildung von Staubblättern aus. Diese Thatsache an sich ist nicht neu<sup>1)</sup> und neuerdings wieder eingehend von A. Giard<sup>2)</sup> und Ant. Magnin<sup>3)</sup> behandelt worden. Auch in histologischer Beziehung hat sich Paul Vuillemin<sup>4)</sup>

1) Die Litteratur wolle man bei Magnin, Recherches sur la polymorphisme florale, la sexualité et l'hermaphroditisme parasitaire du *Lichnis respertina*. Annales de la soc. bot. de Lyon, 1889, vergleichen.

2) Sur l'hermaphroditisme du *Lichnis dioica*, atteint d'*Ustilago*. Comptes rendus de l'Acad., Paris 1888, Bd. 107, p. 663.

3) In der schon citierten Abhandlung und in: Sur la castration parasitaire du *Lichnis dioica* L. par l'*Ustilago antherarum* Fr. Comptes rendus de l'Acad., Paris, Bd. 107, 1888, p. 757 und Nouvelles observations sur la sexualité et la castration parasitaire. Comptes rendus, Bd. 115, 1892, p. 675.

4) Sur les effets du parasitisme de l'*Ustilago antherarum*. Comptes rendus, 1891, Bd. 113, p. 662.

mit ihr befasst. Doch genügten die von ihm gemachten Angaben nicht für die Beantwortung der Fragen, die ich mir stellte, und entsprach auch die Auffassung, die er sich von der Wirkungsweise des Parasiten gebildet hatte, nicht meinen Anschauungen. Daher ich, in Zusammenhang mit weiter reichenden Aufgaben, die Untersuchung der infizierten Melandrien wieder aufnahm. Es galt mir vor allem festzustellen, wie es der Pilz anfängt, um die Bildung der Staubblätter in den Blüten weiblicher Stücke zu veranlassen, wo doch letztere in Kulturen allen Versuchen, Staubblätter aus ihnen hervorzulocken, widerstehen.

Fig. 1.

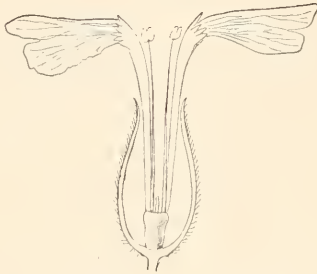


Fig. 2.

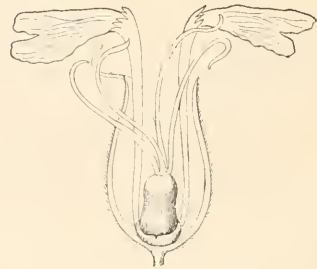


Fig. 3.

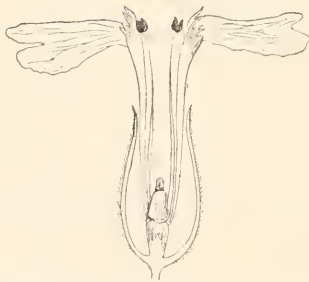
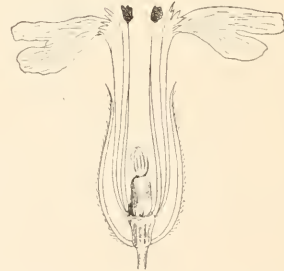


Fig. 4.



Betont sei hier nochmals, daß es sich bei den von *Ustilago* befallenen Stücken von *Melandrium*, deren Blüten Staubblätter und Fruchtknoten vereinigen, nicht, wie auch schon behauptet wurde, um männliche Pflanzen handelt mit unvollkommenen Fruchtknoten. Man hat es vielmehr stets mit weiblichen Pflanzen zu thun, die Staubblätter erzeugen, deren Achse sich zwischen Kelch und Krone mehr oder weniger streckte und deren Fruchtknoten in der Entwicklung zurückblieb (Fig. 3 u. 4). Diese Thatsache wurde durch Giard und Magnin bereits richtig gestellt. Männliche, durch *Ustilago* infizierte Blüten von *Melandrium*, erleiden, bis auf die Füllung ihrer Staubbeutel mit Chlamydosporen, keine merkliche Veränderung.

Zur richtigen Würdigung der in der infizierten weiblichen Blüte sich einstellenden Veränderungen, sei hier die Entwicklungsgeschichte

einer normalen weiblichen Blüte von *Melandrium album* (Fig. 2) vorausgeschickt. Sie knüpft sehr nahe an die Schilderung an, welche Payer<sup>1)</sup> von der Blütenentwicklung bei *Cerastium bibersteinianum* und *Malachium aquaticum* entwarf, nur gilt es, die Ausbildung der Staubblätter sich auf den allerersten Stadien unterbrochen zu denken. Um den entsprechend erweiterten Vegetationskegel entspringen in quineuncialer Reihenfolge die fünf Sepalen, dann folgen, mit den Sepalen alternierend, die fünf Petalen. Hierauf erheben sich die fünf den Sepalen, dann die fünf den Petalen superponierten Staubblattanlagen. Letztere, wenn auch jünger, sind etwas tiefer am Vegetationskegel inseriert als die ersteren. Um den noch immer kegelförmigen Sprossscheitel erheben sich nunmehr die fünf taschenförmigen Karpellblätter. In den inneren Winkeln der noch offenen Taschen beginnen alsbald die Samenanlagen hervorzutreten. Zuletzt schließen die fünf Karpellblätter am Scheitel zusammen und wachsen dort zu den fünf Griffeln aus. Die zehn Staubgefäßanlagen hören alsbald zu wachsen auf und bilden Höcker in denen eine weitere Gewebedifferenzierung unterbleibt. Ihre Insertionsstellen werden mit jenen der fünf Petalen auf einem gemeinsamen Discus emporgehoben. Auf diesem Ringe stellen in der fertigen Blüte die Staubblattanlagen fast stets nur kleine, verschrumpfte, erst mit der Lupe gut unterscheidbare Höcker dar. Längsschnitte lehren, dass sie aus gleichmäßigem, von der Epidermis umhüllten Gewebe bestehen. Abwechselnd mit ihnen schließt das Gewebe des Discus zehn honigaussondernde Drüsen ein. Diese bestehen aus einem chlorophyllfreien, daher heller erscheinenden Gewebe, das von spaltenförmigen Intercellularen gleichmäßig durchsetzt ist. Das übrige Gewebe des Discus führt Chlorophyll und in einzelnen Zellen Krystalldrüsen. Je ein schwaches Gefäßbündel ist in dem Gewebe des Discus bis in die Insertionsstelle der reduzierten Staubblätter zu verfolgen. Auf Querschnitten zeigt der Blütenstiel im allgemeinen zehn im Kreise angeordnete Gefäßbündel. Diese geben zehn Aeste an den verwachsenblättrigen Kelch ab, welche dort die fünf den Medianen der Sepalen und fünf den Kommissuren entsprechenden Nerven bilden. Die Kommissuralnerven spalten sich in je drei Zweige, was zusammen zwanzig Nerven für diesen Kelch liefert. Fünf Bündel gehen dann aus der Achse zu den Petalen ab; dann werden, wie seinerzeit schon Van Tieghem<sup>2)</sup> richtig abgebildet hat, die reduzierten Staubblätter mit je einem schwachen Bündelast versorgt; fünf weitere Bündeläste treten, sich weiter verzweigend, und in bestimmter Weise orientierend, in die

1) *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, 1857, p. 336, Taf. 72 u. 73.

2) Vergl. *Recherches sur la structure du pistil*, Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des sciences de l'Institut de France, Bd. XXI, 1875, Taf. XI, Erklärung p. 244.

Karpelle ein, während die übrigen innerhalb des in den Fruchtknoten hineinwachsenden Achsenendes sich erschöpfen<sup>1)</sup>).

Jenen geringen Grad der Entwicklung, wie ich ihn eben geschildert habe, zeigten die Staubblattanlagen einer ganz überwältigenden Mehrzahl aller Exemplare von *Melandrium album*, die ich prüfte. An Stücken, die ich in unserm Garten anpflanzen ließ und die später der Infektion unterlagen, war dieses Verhalten ausnahmslos. Doch gelang es mir in der Umgebung von Bonn wiederholt auch Blüten aufzufinden, bei welchen die Staubblattanlagen etwas weiter fortgeschritten waren. In den extremen Fällen bildeten sie behaarte Fädchen, die 1 mm Länge erreichten. Entweder zeigten sie auch dann nur einen Bau, der im wesentlichen an den eines Filaments erinnerte, oder von der Spitze war ein Gebilde abgegliedert, das den Anfang einer Anthere darstellte. In diese reichte das Gefäßbündel und die Intercellularen des stiel-förmigen Teiles nicht hinein; sie führten Krystalldrusen in vielen Zellen und hatten auch wohl Zellgruppen aufzuweisen, welche auf eine beginnende Differenzierung der Staubfächer hinwiesen. So weit reichende Stadien wurden aber nur ganz ausnahmsweise zu finden, und in keinem Falle sah ich, bei nicht infizierten weiblichen Blüten, die Entwicklung über sie hinausgehen. In den weiblichen Blüten von *Melandrium rubrum* Garecke waren in ähnlicher Weise ausgebildete Anlagen von Staubblättern häufiger als bei *Melandrium album*, doch niemals schritten sie auch da bis zur Pollenbildung fort.

Im wesentlichen so wie es hier geschehen ist, gab auch Vuillemin<sup>2)</sup> an, dass in den weiblichen Blüten von „*Lychnis dioica*“ die reduzierten Staubblätter zur Zeit der Anthese kaum sichtbare Punkte oder auch behaarte Fäden darstellen, die 1 mm Höhe erreichen und eine deutliche Anthere tragen können. In sehr jungen Blüten stehe eine Anlage der letzteren Art derjenigen von Staubblättern in männlichen Blüten durchaus nicht nach. Doch würden Staubbeutel nicht erzeugt. Man sehe vielmehr an deren Stelle manchmal große Zellen, die komplizierte Drüsen von Calciumoxalat enthalten.

Vuillemin verwertet diese Befunde, um zu entwickeln, dass „unter dem Einfluss des parasitären Reizes, die vorgebildeten Anlagen nur hypertrophieren; das Mycelium bildet Windungen an den Stellen, welche den Staubfächern entsprechen; die Zellkerne, die eine Zeit lang in der Masse sichtbar seien, verschwinden, und so wären dann in Antheren etwa 4 mm hoher Blüten vier sporogene Knäuel vorhanden. Die erste Thätigkeit des Parasiten, weit davon entfernt, männliche Elemente zu schaffen, bestehe darin, die Zellen zu zerstören, die bestimmt sind, Pollen auszubilden“.

1) Vergl. auch Van Tieghem l. c. p. 57.

2) l. c. p. 663.

Vuillemin's Aufsatz veranlasste Magnin seine Beobachtungen an *Melandrien* wieder aufzunehmen<sup>1)</sup>. Er fand, wie zuvor, dass bei *Lychnis vespertina*, also bei unserm *Melandrium album*, die Anlagen der Staubblätter meist kaum unterscheidbar sind. Nicht anders traten sie ihm in den Blütenknospen entgegen, doch beobachtete er hin und wieder auch Fälle, die den fortgeschrittenen, von Vuillemin beschriebenen Zuständen entsprachen. Noch weiter ausgebildete Anlagen waren Magnin früher bei *Lychnis diurna*, also unserm *Melandrium rubrum*, entgegengetreten. Diesmal fand er sie nicht wieder, und da er die Pflanze an einem anderen Standort untersuchte, so meinte er, hieraus auf „örtliche Variationen regionaler Rassen“ schließen zu müssen.

Mir gilt es vor allem hier nochmals zu betonen, dass ich in den weiblichen Blüten jener Pflanzen, die in unseren Garten versetzt wurden und dort weiterhin der Ansteckung unterlagen, das Vorhandensein von nur ganz kleinen Höckern mit undifferenziertem Gewebe an Stelle der Staubblätter konstatiert hatte. Das verhinderte aber diese Pflanzen nicht, nach der Ansteckung jene ansehnlichen Staubblätter zu erzeugen, wie sie die infizierten weiblichen Blüten auszeichnen. Der Bau dieser infizierten Staubblätter war ein solcher, dass man ihn unmöglich aus einer einfachen Hypertrophie der in den gesunden Pflanzen vorhandenen Staubblatthöcker ableiten konnte. Es lag vielmehr klar zu Tage, dass der vom Parasiten ausgeübte Reiz in den weiblichen *Melandrium*-Höckern die Vorgänge auslöst, welche zur vollen Ausbildung der Staubblätter führen. Diese Staubblätter würden ohne Zweifel, unter dem Einfluss dieses Reizes, ihre volle, normale Ausbildung erreichen, wenn sie nicht zuvor, in einem Teile ihres Gewebes, dem Pilz zum Opfer fielen.

Die Entwicklung der normalen männlichen Blüten (Fig. 1), die ich kurz anfügen will, läuft zunächst in derselben Weise, wie die der weiblichen ab, doch die zehn Staubblattanlagen wachsen weiter, während die Anlage der Karpelle unterbleibt. Die Insertionsstellen der beiden Staubblattkreise werden gemeinsam aus dem Blütenboden emporgehoben und in dem so entstandenen Discus zehn Nektarien, mit den Staubblättern abwechselnd, ausgebildet. Durch die enge Oeffnung, welche der Discus übrig lässt, wächst die Blütenachse zu einem fadenförmigen Gebilde noch aus. Das Unterbleiben der Fruchtknotenbildung wird von einer schwächeren Entwicklung des Blütenstiels begleitet, der auch nur fünf Gefäßbündel ausbildet. Von diesen gehen zehn Seitenäste nach dem verwachsenblättrigen Kelch ab, in welchem sie sich nicht weiter verzweigen. Im Gegensatz zu der weiblichen Blüte führt der Kelch der männlichen nur zehn Nerven, fünf in den Medianen und

1) Comptes rendus, 1892, Bd. 115, p. 675.

fünf in den Kommissuren. Mit der Versorgung der Staubblätter erschöpft sich das Gefäßbündelsystem der Blütenachse. Andererseits streckt sich diese Achse zwischen der Insertion der Sepalen und Petalen, zu jenem Zwischengliede, dessen Bildung in den weiblichen Blüten unterbleibt.

Das Mycel von *Ustilago violacea* wächst in der Nährpflanze zwischen den Zellen weiter, ohne in diese selbst einzudringen. Es folgt nicht etwa vorgebildeten Intercellularen, bewegt sich vielmehr innerhalb der primären Wände, die es löst. Die Orte seiner Hauptentwicklung liegen in den Vegetationspunkten, wo Intercellularen noch nicht ausgebildet sind. Diese Einschränkung der Fortentwicklung des Mycels auf die Vegetationspunkte, gilt, nach Brefeld, auch für die *Ustilago*-Arten, welche den Getreidebrand veranlassen<sup>1)</sup>. Nur in den Vegetationspunkten finden die Hyphen Zeit sich auszubreiten, während sie weiterhin durch das rasche Wachstum der Gewebe gedehnt werden und gleichsam zwischen den älteren Gewebsteilen erstarren. Dort ist auch ihr Nachweis bei *Melandrium* mit Schwierigkeiten verbunden, während er in den Vegetationspunkten dieser Pflanze, bei Anwendung entsprechender Untersuchungsmethoden, leicht gelingt. Hier, innerhalb der meristematischen Gewebe, sind die Hyphen auch inhaltsreicher und dicker, während sie in den gestreckten Gewebsteilen sehr inhaltsarm und dünn werden. Dort werden sie auch zerrissen, so dass man sie nur stückweise verfolgen kann. — Im Gegensatz zu den *Ustilago*-Arten des Getreides<sup>2)</sup>, dringt *Ustilago violacea* der *Melandrium*-Arten nicht in die Zellen ein; sie bildet auch nicht, wie verschiedene andere Ustilagineen<sup>3)</sup>, Haustorien, lässt sich vielmehr ganz glatt zwischen den Zellen der Nährpflanze, selbst zwischen jenen, die sie weiterhin zerstören wird, verfolgen. Die verschiedenen Ustilagineen weichen somit in diesem Verhalten von einander ab<sup>4)</sup>. — Nach L. Mangin<sup>5)</sup> sollen die Hyphenwände der Uredineen und Ustilagineen Cellulosereaktion geben und nur in der Fruktifikation Pektinverbindungen aufweisen. Das bestimmte mich, einen Teil meiner Präparate mit Methylenblau, einen andern mit Safranin, einen noch andern mit Congorot zu färben. Ausserdem kam das Dreifarbgemisch zur Anwendung. Fixiert waren die Objekte entweder mit Alkohol oder mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Die Unter-

1) Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie, Heft XI, 1895, p. 39.

2) Vergl. Brefeld l. c. p. 37.

3) M. Woronin, Beitrag zur Kenntniss der Ustilagineen, 1882, p. 7. Sonderabdruck a. d. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges., Bd. XII, S. 559—591.

4) Vergl. auch P. Dietel, Hemibasidii, in: Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, 1897, Heft 160, I, 1\*\* p. 3.

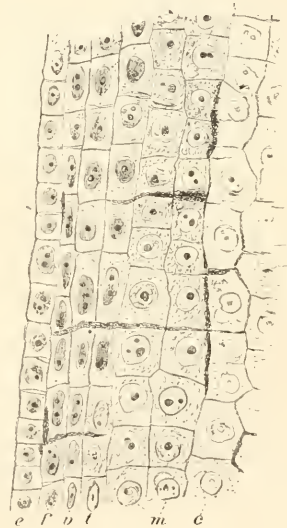
5) Observations sur la constitution de la membrane chez les Champignons. Comptes rendus de l'Acad., Paris 4, Dec. 1893.

suchung erfolgte an Mikrotomschnitten. Die besten Hyphenfärbungen erhielt ich mit Methylenblau, was sich im Sinne der Mangin'schen Auffassung verwerten ließe<sup>1)</sup>, doch sehe ich hier davon ab, weitere Schlüsse über die Natur der Membranstoffe hieraus ziehen zu wollen.

In den vegetativen Vegetationspunkten der infizierten Melandrien ist die Zahl der *Ustilago*-Hyphen nur gering, ihre Tinktionsfähigkeit mit Methylenblau und Safranin nicht stark. Nur ausnahmsweise gelingt es, einzelne Hyphenenden bis zum Dermatogen zu verfolgen. — Mit beginnender Blütenbildung wird das Wachstum des Vegetationskegels gehemmt und damit gewinnen die *Ustilago*-Hyphen Zeit, sich auszubreiten. Man kann jetzt ihre Zweige meist ohne Mühe bis zum Dermatogen verfolgen. Zwischen die Zellen des letzteren sah ich sie nicht eindringen. Zu einer kräftigen Entwicklung gelangen diese Hyphen aber thatsächlich erst in den

Fig. 5.

Höckern, die als Staubblattanlagen aus dem Vegetationskegel sich vorwölben. Sie folgen dort zunächst in grader Richtung den Zellen, welche den Procambiumstrang umgeben, um in den Anlagen der Antheren auch seitliche Zweige zu bilden. Wie sich das darstellt, nachdem die Urmutterzellen, beziehungsweise die Mutterzellen des Pollens angelegt sind, zeigt unsere Figur 5<sup>2)</sup>. Sie führt den oberen Teil einer median getroffenen Anthere im Längsschnitt vor. Da folgen von außen nach innen zunächst die Epidermis (*e*), dann jene aus der Teilung einer hypodermalen Zellschicht hervorgegangenen Zelllagen, welche die Wandschichten und die Urmutterzellen des Pollens bilden. Es sind das, wie auch sonst,



die später mit Verdickungsleisten zu versehende Faserschicht (*f*), eine zu verdrängende Zellschicht (*v*), dann jene, welche unter normalen Verhältnissen die Tapete (*t*) liefert, endlich die Urmutterzellen des Pollens (*m*). Die Hyphen des Pilzes folgen in longitudinalem Verlauf den Urmutterzellen an der Konnektivseite (*c*) und treiben, von da aus, ihre Seitenzweige zwischen diese Zellen hinein, man kann sie bis zur Epidermis der Antherenfächer verfolgen. — Bei einer genauen Durchmusterung der Längsschnitte durch die Fruchtknotenanlage, findet man Hyphen auch zwischen deren Zellen und zwar bis zu den Narben

1) Bull. de la soc. d'hist. nat. d'Autun, Bd. VIII, 1895.

2) Vergrößerung 350.

hin auf; ebenfalls sind solche Hyphen zwischen den inhaltsreichen Zellen der Samenanlagen nachzuweisen. Sie fehlen auch nicht ganz in den anderen Teilen der Blüte, doch sind sie dort überall weit schwächer entwickelt und inhaltsärmer als in den Staubblattanlagen. Augenscheinlich liegen innerhalb der letzteren besonders günstige Ernährungsverhältnisse für den Pilz vor.

Ungeachtet dessen sind auch in den Staubblattanlagen zunächst noch alle Zellen intakt. Das Vordringen der Pilzhypen zwischen ihnen stört also ihren Inhalt nicht. Die Zellkerne der mit den Hyphen in Kontakt stehenden Zellen sind in keiner Weise verändert, teilen sich weiter in durchaus normaler Weise und auch das Cytoplasma zeigt sich nicht beeinflusst, weist dieselbe Dichte und denselben Bau auf, wie in entsprechenden Zellen einer nicht infizierten Pflanze.

Der Einfluss des Pilzes auf die Protoplasten macht sich somit in den infizierten Pflanzen von *Melandrium* zunächst in einer histologisch nicht nachweisbaren Weise geltend. Dass eine Reizwirkung ganz bestimmter Art aber bereits vorliegen muss, das geht in den weiblichen Pflanzen aus dem Umstande klar hervor, dass die Anlagen der Staubblätter, die sonst auf dem Stadium undifferenzierter Höcker zu verharren pflegen, zur weiteren Ausbildung angeregt werden.

Dabei macht sich jene eigene Erscheinung wieder geltend, wie sie oft auch bei Gallenbildungen uns entgegentritt, dass der Parasit den Nährwirt gleichsam zwingt, in seinen Dienst zu treten. Auch in diesem Falle baut der Nährwirt dem Parasiten ein passendes Haus, wenn auch diesmal nicht nach einem neuen Plane, vielmehr nur durch Ausbildung von Organen, die im Arthearakter vorgesehen sind, aber unter normalem Verhältnis nicht zur Ausbildung gelangen.

In der That stimmen die so auftretenden, den weiblichen Blüten der betreffenden *Melandrium*-Arten einen pseudohermaphroditen Charakter verleihenden Gebilde, in ihrem Bau durchaus mit den Staubblättern der männlichen Blüten überein.

Das zeigt sich nicht nur bis zu jenen Stadien hinauf, die schon geschildert wurden, sondern auch weiterhin, bis zum Reifezustand der Antherenwandung.

Sobald die Urmutterzellen, unter Umständen schon die Mutterzellen, des Pollens angelegt sind, beginnt ihre Zerstörung. In keinem Falle habe ich die Pollenmutterzellen es vorher zu einer Sonderung und einer Verdickung ihrer Wände bringen sehen. Die Pilzhypen schwellen alsdann bedeutend an, füllen sich mit dichtem Inhalt und nehmen geschlängelten Verlauf an. Ihre Tinktionsfähigkeit wächst gleichzeitig bedeutend. Die angeschwollenen Hyphen zeigen hierauf Einschnürungen und teilen sich in entsprechend viele zu Knäueln vereinigte Chlamydosporen. Somit erst auf jenen Entwicklungszuständen, welche dem Reifen der Pollenmutterzellen kurz vorausgehen, macht sich eine giftige



Wirkung des Pilzes auf den Inhalt der Staubfächer geltend. Die Protoplasten der Pollenmutterzellen verquellen, ihre Zellkerne werden stark lichtbrechend, ihr Cytoplasma schrumpft zusammen und verschmilzt schließlich mit dem Kernklumpen. In Gestalt stark lichtbrechender, ganz unregelmäßiger Gebilde liegen nur solche Zellen zwischen den jungen Chlamydosporen; sie nehmen an Größe ab und schwinden schließlich vollständig. Augenscheinlich sind sie von dem Pilze aufgelöst und resorbiert worden. So auch verzehrt der Pilz den Inhalt der das Staubfach umgebenden Zellen, die sich zu Tapetenzellen entwickelt hätten, er verdrängt auch an der Antherenwandung die nächst äußere Zelllage, während ihm dort die an die Epidermis grenzende Zellschicht, so wie die Epidermis selbst, widerstehen. Ja, in der subepidermalen Zellschicht, welche in gesunden Antheren die Verdickungsleisten liefert, bilden sich diese durchaus normal aus, so wie auch die Epidermis den für eine normale Anthere typischen Bau erlangt. Das Gewebe somit, das der Pilz in den Staubfächern außerhalb der Pollenmutterzellen verdrängt und resorbiert, ist dasselbe, welches sonst während der Reifungsvorgänge des Pollens schwindet. Die Filamente strecken sich bis zu ihrer erblich bestimmten Länge und zeigen den ihnen zukommenden Bau. Die Antherenfächer springen dann auch in gewohnter Weise auf und entleeren die Chlamydosporen, ganz wie sonst den Pollen.

Es übt somit der Pilz in den weiblichen Blüten von *Melandrium* eine doppelte Thätigkeit aus. Zunächst löst er, ohne die Protoplasten zu schädigen, formative Vorgänge in ihnen aus, welche die Ausbildung der Staubblattanlagen zu Staubblättern veranlassen; dann erst, auf einem bestimmten Entwicklungszustande, vielleicht infolge kräftiger Ernährung, wird er virulent, tötet und verzehrt den Staubbeutelinhalt. Dass er auf die Pollenmutterzellen und bestimmte angrenzende Gewebe seinen Appetit einschränkt, lässt sich wohl begreifen. Denn die Pollenmutterzellen führen einen besonderen Inhalt, ihre Wände sind sehr pektinreich und leicht löslich; die angrenzenden Gewebe, die dem Pilz nicht widerstehen, entsprechen aber jenen, die auch sonst dem reifenden Pollen zum Opfer fallen.

(Zweites Stück folgt.)

---

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

Eine kritische Erörterung der bisherigen Forschungsergebnisse.

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

(Drittes Stück.)

Ich wende mich nun zur Erörterung der Frage, ob wir nicht in vielen Fällen berechtigt sind, den Prozess der Bildung und Abscheidung

von Conchiolin und Kalk ausschließlich ins Mantelepithel zu verlegen. Entweder könnten einzelne, resp. alle Epithelzellen die Fähigkeit besitzen, beide Stoffe zugleich abzuscheiden, oder es könnten spezifische Kalkzellen und spezifische Conchiolinzellen im Epithel vorhanden sein. Viele Autoren (Tullberg 1881 p. 25, Krukenberg 1886 p. 244, M. de Villepoix 1891 p. 317, 653, Thiele 1893 p. 242) neigen der ersteren Annahme zu, und zwar hauptsächlich deswegen, weil nach ihrer Ansicht keine Differenzen im Epithel aufzufinden sind, welche auf eine sekretorische Arbeitsteilung schließen lassen. So sind sie geneigt, auch allen epithelialen Drüsenbildungen<sup>1)</sup>, wie sie besonders bei Gastropoden häufig im schalenabsondernden Mantelrand vorkommen, eine gemischte Rolle zuzuschreiben (Moquin-Tandon 1855 p. 28, M. de Villepoix 1892c p. 596, 1895 p. 512, 513, Thiele 1893 p. 238, Willeox 1897 p. 416). Dieser Auffassung steht eine andere gegenüber, welche mit größerer oder geringerer Bestimmtheit für das Vorkommen spezifischer Kalkdrüsen eintritt. Allerdings waren die tatsächlichen Befunde bis vor kurzer Zeit in letzterer Hinsicht wenig ermutigend. Außer einer älteren, darauf bezüglichen Bemerkung v. Siebold's (1848 p. 303) und einer später bestrittenen (cf. Semper 1857 p. 343, 344, 347, 348, Leydig 1876 p. 264, M. de Villepoix 1891 p. 317, 1892c p. 600) Angabe Meckel's (1846 p. 17) über das Vorkommen von schalenbildenden Kalkdrüsen bei Gastropoden existierten in der Litteratur nur wenige gelegentliche Hinweise auf besondere kalkabscheidende Elemente im Mantelepithel verschiedener Mollusken (Garnault bei *Cyclostoma* 1887 p. 17, Rawitz bei *Arca* 1890 p. 562, Bela Haller bei *Lottia* 1894 p. 30), und alle diese Angaben sind obendrein meistens so unbestimmt gehalten, dass man nicht weiß, ob die betreffenden Autoren wirklich nur spezifische Kalkdrüsen dabei im Auge gehabt haben. In der That lässt die Mehrzahl dieser Befunde auch keine genauere Bestimmung zu. So werden z. B. die Elemente der von Rawitz (1890 p. 562) im äußeren Mantelepithel von *Arca* beschriebenen „kalkbereitenden“ Drüsenmasse nicht ohne weiteres als spezifische Kalkzellen betrachtet werden können, da solche Drüsen nach der Angabe Thiele's (1893 p. 225, 227) nur unter der innersten Schicht der Kalkschale von *Arca* vorhanden sind, dagegen an demjenigen Teil des Mantelrandes, welcher die äußere Schicht der Kalkschale absondert, vollkommen fehlen und hier durch einige wenige, ganz anders gestaltete, subepitheliale Drüsen ersetzt werden. Man kann daher Thiele nur Recht geben, wenn er (1893 p. 242) die funktionelle Bedeutung dieser und ähnlicher Drüsengebilde unter der Kalkschale hin-

1) Angesichts der feststehenden Thatsache, dass epitheliale Drüsen an der Schalenbildung beteiligt sind, kann natürlich der von Leydig (1888 p. 276) ausgesprochene Satz, dass Cuticularegebilde niemals Drüsenprodukte seien, nicht aufrecht erhalten werden.

sichtlich des Sekretes nicht genauer bestimmt und nur im allgemeinen sagt, dass sie wohl neben den gewöhnlichen Epithelien zum Aufbau aller Schalenteile dienen.

Sicherere Resultate brachten in dieser Beziehung meine eigenen Nachforschungen an mehreren, noch nicht untersuchten, primitiven und meist dünnchaligen Formen (1897b p. 9, 10 u. 1899 p. 103 u. 104). Es gelang hier in der That, ganz charakteristische Epitheldrüsen aufzufinden, welche ihrer Lage und Verteilung nach nur als Kalkdrüsen anzusprechen waren. Ich fand nämlich bei *Malletia chilensis* Desmoul. und *Solemya togata* Poli im äußeren Mantelepithel hier und da eiförmige Becherzellen, welche in ihrem Innern von zahlreichen, unfärbbaren und stark lichtbrechenden Körnern erfüllt waren. Da mir lediglich konserviertes Material zur Verfügung stand, so konnte hinsichtlich der chemischen Natur dieser Körner mit Sicherheit nur so viel festgestellt werden, dass sie nach Behandlung mit starker Salzsäure ohne bemerkbare Kohlensäure-Entwicklung verschwanden. Indessen lässt wohl die Thatsache, dass derartige Drüsen immer nur unter den kalkigen Schalenteilen, niemals aber unter dem Ligament und der überstehenden Randzone des Periostracums zu finden sind, doch mit Sicherheit darauf schließen, dass wir es hier mit spezifisch Kalk absonernden Gebilden zu thun haben. Ob das von diesen Zellen ausgeschiedene Calciumsalz das Karbonat ist oder, wie ich früher angenommen habe (1897b p. 10), das Calciumsalz einer organischen Säure, lässt sich natürlich zur Zeit nicht entscheiden; immerhin darf auch die erstere Möglichkeit durch das Fehlen der Kohlensäure-Entwicklung nicht als ausgeschlossen gelten, da derartig geringe Spuren von Kohlensäure, wie sie hier in Betracht kämen, schon während des Freiwerdens von der umgebenden Flüssigkeit gelöst und so dem Auge des Beobachters entzogen werden könnten. Schließlich sei noch bemerkt, dass die von mir beobachteten Kalkzellen wohl sicher nicht bindegewebigen Ursprungs sind (cf. dagegen Apáthy 1885), sondern durch Differenzierung gewöhnlicher Epithelzellen entstehen; wenigstens findet man häufig solche Epithelzellen, welche im allgemeinen den übrigen gleichen, aber in ihrem Protoplasma bereits Einlagerungen stark lichtbrechender Körner zeigen und nur als entstehende Kalkzellen aufzufassen sind (cf. Stempell 1897b p. 10). Derartige Kalkzellen scheinen nun bei den Lamellibranchiaten gar nicht so selten zu sein, wie man bisher geglaubt hatte. So haben bereits mehrere Forscher (Leydig bei *Anodonta* 1857 p. 109 Fig. 55, Tullberg bei *Mytilus*, *Óstrea* und *Modiola* 1881 p. 29, 32, 38, M. de Villepoix bei *Anodonta* 1892c p. 499) im äußeren Mantelepithel verschiedener Muscheln kleine, eiförmige Drüsen beschrieben und abgebildet, die wohl unbedenklich als solche Kalkzellen gelten können. Wenn Tullberg diese Drüsenzellen allein deswegen nicht als Kalkzellen ansprechen will, weil sie bei *Modiola*

weit zahlreicher sind als bei *Mytilus*, und man nicht einsehen könne, warum *Modiola* mehr Kalk brauchen sollte, als *Mytilus*, so scheint mir dieser Grund doch keineswegs zwingender Natur zu sein. Aber selbst wenn spezifische Kalkdrüsen sich wirklich nur bei einer kleinen Anzahl von Mollusken nachweisen ließen, so würden doch diese Befunde vollkommen genügen, um ein für allemal wenigstens die Grundthatsache festzustellen, dass Conchiolin und Kalk nicht erst durch extracelluläre chemische Prozesse differenziert werden, sondern dass sie bereits chemisch geschieden aus dem Tierkörper hervorgehen. Ob allerdings bei sämtlichen Mollusken spezifische Conchiolin- und spezifische Kalkzellen vorhanden sind, und ob diese histologischen Elemente überall gleich gestaltet sind, muss angesichts der bisherigen Erfahrungen mit Recht bezweifelt werden. Man wird sich hier vor jeder Verallgemeinerung hüten müssen. Vielleicht wird man noch so weit gehen können, dass man die absondernde Funktion im allgemeinen dem eigentlichen Mantel-epithel zuschreibt (cf. M. de Villepoix 1892c p. 515)<sup>1)</sup>; alle spezielleren Aussagen aber werden immer nur für bestimmte, kleine Gruppen Geltung haben. So wird auch der von mir (1897b p. 10, 1899 p. 104, 163) allein für die Lamellibranchiaten aufgestellte Satz, dass bei diesen die Kalkabscheidung immer an spezifische Kalkzellen geknüpft sei, während die organischen Schalenbestandteile als cuticulare Abscheidungsprodukte des übrigen, indifferenten Epithels entstehen, noch durch zahlreiche, weitere Beispiele zu erhärten sein. In gewisser Beziehung erleidet dieser Satz schon dadurch eine Ausnahme, dass bei einigen Muscheln an der Ligamentbildung (Stempell bei *Leda sulculata* 1897a p. 19, 1897b p. 22), bei anderen an der Erzeugung des Periostracums (Thiele bei *Area* 1893 p. 224) entschieden drüsige Elemente beteiligt sind. Noch größere morphologische Verschiedenheiten scheinen in dieser Beziehung bei den Gastropoden vorzukommen; hier werden augenscheinlich nicht nur Kalksalze, sondern häufig auch rein chonchiolinhaltige Schalentheile, wie das Periostracum ganz oder teilweise von Drüsen erzeugt (cf. Longe u. Mer bei *Helix* 1880 p. 883, Tullberg bei *Buccinum* 1881 p. 44, Nalepa bei *Zonites* 1883 p. 239, M. de Villepoix bei *Helix* 1891 p. 317, 1892c p. 666). Speziell bei den Selenoconchen sollen nach Föl (1885 p. 1353) subepitheliale Drüsen bei der Sekretion der Schale die Hauptrolle spielen.

Wir müssen nun noch einer über die Kalkbildung geäußerten Ansicht gedenken, welche insofern eine ganz isolierte Stellung einnimmt, als sie gar nicht die bisher immer gemachte Voraussetzung zugiebt, dass der gesamte Schalenkalk vor seiner Ablagerung den Tierkörper passiert. Wenn wir von der gelegentlichen Bemerkung Bischofs (1855

1) Unter anomalen Bedingungen scheint allerdings eine gesonderte Abscheidung von Conchiolin und Kalk auch in nicht epithelialen Geweben stattzufinden, wie z. B. die Bildung von freien Perlen beweist.

p. 1138, 1139, 1863 p. 289) absehen, dass der Kalk des Meerwassers durch Kontaktwirkung an die Schale abgesetzt werden könne, so finden wir derartige Anschauungen nur durch Steinmann (1889 p. 288 u. ff., 1899 p. 44) vertreten. Derselbe stellte auf Grund der schon angeführten Versuche mit faulendem Eiweiß und Calciumchloridlösung die Hypothese auf, dass nur ein Teil des Schalenkalkes vom Tierkörper selbst geliefert werde, während ein anderer Teil extracellulär durch das vom Tierkörper erzeugte Ammoniumkarbonat direkt aus dem umgebenden Meerwasser ausgefällt werde. Man wird dieser Annahme Steinmann's schon deswegen nicht zustimmen können, als nicht gut einzusehen ist, wie ein derartiger chemischer Prozess durch das die ganze Kalkschale von vornherein überziehende Periostracum möglich sein soll. Gerade dieses chemisch so restitente Periostracum hat doch offenbar den Zweck, alle chemischen Einflüsse des umgebenden Mediums von der Kalkschale fern zu halten. Müsste man nicht auch, wenn die Steinmann'sche Ansicht richtig wäre, geradezu erwarten, dass ein Teil des Schalenkalkes normalerweise an der Außenseite des Periostracums abgelagert würde? —

Im Anschluss an die Bildungsweise von Conchiolin und Kalk soll hier noch kurz die Abscheidungsweise und Bildung der spezifischen Pigmentstoffe besprochen werden, die sich in vielen Schalen finden und welche neben der diffusen Grundfarbe der einzelnen Schalenteile die oft so auffallende und regelmäßige Färbung der Schale verursachen. Solches Pigment findet sich in allen Schalenschichten, am häufigsten aber in den äußersten Lagen, und es wird in vielen Fällen wohl sicher durch besondere Farbdrüsen<sup>1)</sup> in anderen Fällen durch eine allgemeine oder lokalisierte Pigmentabscheidung der gewöhnlichen Epithelzellen<sup>2)</sup> erzeugt. Eine scharfe Grenze zwischen Farbdrüsen und gewöhnlichen, pigmentführenden Zellen ist natürlich nicht zu ziehen. Dass außer einer solchen Pigmentabscheidung durch den Tierkörper auch noch durch extracelluläre chemische Prozesse Pigment entstehen kann, ist zur Zeit noch nicht mit Sicherheit erwiesen. Jedenfalls muss es aber als irrtümlich bezeichnet werden, wenn Steinmann (1899 p. 40 u. ff.) einen derartigen Modus der Pigmentbildung als den allein in der Natur vorkommenden hält. Steinmann wurde zu dieser Annahme durch die Beobachtung geführt, dass Eiweiß, welches bei Gegenwart von nascierendem Calciumkarbonat in eine conchiolinähnliche Modifikation übergegangen war, nach längerem Auswaschen mit frischem, sauerstoffreichen

1) cf. Gray 1833 p. 787, 1838 p. 830, Philippi 1853 p. 5, Semper 1857 p. 349, Jones 1861 p. 500, 520, Stewart cf. Rainey 1861 p. 32, Bronn 1862 p. 422, Krukenberg 1886 p. 244, M. de Villepoix 1892 c p. 507, Simroth 1892 p. 143, 1895 p. 154, Jacobi 1895 p. 305.

2) cf. Leydig 1876 p. 264, Tullberg 1881 p. 44, M. de Villepoix 1892 c p. 602, 603.

Wasser eine zunehmende Bräunung erkennen ließ, und er glaubt, dass diese Bräunung auf Rechnung einer Oxydation zu setzen sei. Wenn man mit diesem Vorgang irgend einen Prozess bei der Schalenbildung vergleichen wollte, so könnte es meiner Ansicht nach nur das allgemeine Dunklerwerden mancher, dem Einfluss des Sauerstoffes ausgesetzten Schalenteile, z. B. des Periostracums, sein; als eigentliche „Pigmentbildung“ kann dieser Prozess aber schon deswegen nicht bezeichnet werden, weil es sich dabei nicht um Einlagerung eines an bestimmte Pigmentkörnchen gebundenen Farbstoffes handelt, sondern lediglich um ein Dunklerwerden der diffusen Grundfärbung. Außerdem kommen wir auch mit der Annahme solcher extracellulären Pigmentbildung nicht aus, wenn wir das Zustandekommen der oft so regelmäßigen und komplizierten Schalenzeichnung erklären wollen. Gerade in dieser Beziehung sind wir meistens gezwungen, bestimmte, pigmentabscheidende Regionen innerhalb der schalenbildenden Epithels anzunehmen (cf. M. de Villepoix 1892 p. 602, 603, Gräfin Linden 1896 p. 306).

Da die Art, Menge und Anordnung des Pigments selbst bei verschiedenen Individuen innerhalb gewisser Grenzen variiert, so hat man häufig nach den allgemeinen Ursachen gesucht, welche die Pigmentbildung im günstigen oder ungünstigen Sinne beeinflussen. Unter diesen Ursachen spielt sicher das Licht qualitativ und quantitativ eine große Rolle (cf. Gray 1833 p. 787, Clessin 1873 p. 42, 46, Fischer 1887 p. 26, M. de Villepoix 1892c p. 604, Ryder 1893 p. 262, Gräfin Linden 1896 p. 311, List 1899 p. 631, 632); doch schließt das nicht aus, dass auch noch andere Faktoren, wie Klima, Nahrungsverhältnisse, Schalenverletzungen etc., eine gewisse Wirkung ausüben (cf. v. Martens 1870 p. 125, 126, Clessin 1873 p. 40 u. ff. M. de Villepoix 1892c p. 604, Simroth 1892 p. 143, Gräfin Linden 1896 p. 313). Neben diesen äußeren Ursachen, und wohl häufig in Verbindung mit ihnen, scheinen ferner auch innere Ursachen bei der Pigmentbildung und Verteilung mitzuwirken: so haben sich in einigen Fällen Beziehungen zwischen Pigmentanhäufungen und Blutbahnen ergeben (Simroth 1892 p. 143, Gräfin Linden 1896 p. 313, Faussek 1899 p. 140), und es ist demnach nicht ausgeschlossen, dass die Pigmentbildung mit der Atmung und dem Stoffwechsel in Connex steht (Simroth 1892 p. 143, Faussek 1899 p. 140). Natürlich ist eine solche, im Lebensprozess des Tieres beruhende Oxydation etwas ganz anderes, als eine extracelluläre, gewissermaßen postmortale Oxydation toter Sekretmassen, wie sie Steinmann (l. c) annimmt, der seine Ansicht irrthümlicherweise mit der von Faussek ausgesprochenen identifiziert. Inwieweit die eine oder die andere der angeführten Ursachen im einzelnen Falle bei der Pigment-Bildung und Verteilung wirksam ist, werden wir natürlich erst dann sagen können, wenn wir über die chemische Zusammensetzung der als Pigmente bezeichneten Stoffe etwas Sicheres wissen werden.

Nachdem wir in Vorstehendem hauptsächlich die chemische Seite des Sekretionsvorganges und die sich daran knüpfenden Fragen erörtert haben, wenden wir uns nun den mehr physikalischen Problemen zu, welche bei diesem Prozess in Betracht kommen. Wir besprechen zunächst die Frage, ob man sich den Sekretionsvorgang an allen denjenigen Stellen, wo Mantel und Schale nicht innig zusammenhängen, als eine Loslösung cuticulaähnlicher Häute oder vielmehr als Abscheidung einer Flüssigkeit vorzustellen hat. Die erstere Ansicht, wonach also fertig gebildete Häute der Schale zugefügt würden, ist besonders von Huxley (1859 p. 490, 491) und Apáthy (1885) vertreten worden, während die weitverbreitete Annahme flüssiger Sekretprodukte unter den neueren Forschern vor allem in Tullberg (1881 p. 23) und Ehrenbaum (1885 p. 36) Anhänger gefunden hat. In der That ist ja auf den ersten Blick nicht recht zu verstehen, wie eine an der Oberfläche der Zellen vollkommen fertig gebildete Schicht nachträglich an der Schale befestigt werden sollte, und außerdem weist auch die Thatsache, dass zuweilen Drüsen an der Schalenbildung beteiligt sind, entschieden darauf hin, dass flüssige Sekrete sehr wohl in Verwendung kommen. Andererseits sprechen viele Thatsachen, besonders der noch zu erörternde Zusammenhang zwischen Schalenstruktur und Mantel-epithel, dafür, dass die abgeschiedene Conchiolinmasse doch schon bei ihrer Trennung vom Epithel bestimmte Formeigentümlichkeiten besitzt. Wir werden uns also den ganzen Bildungsprozess an denjenigen Stellen, wo Mantel und Schale nicht innig zusammen hängen, am richtigsten so vorzustellen haben, dass mehr oder minder bestimmt geformte, aber noch weiche Membranen, wie man sie oft an der Innenseite frischer Schalen vorfindet (cf. Huxley 1859 p. 491, v. Nathusius-Königsborn 1877 p. 95.) vom Epithel abgestoßen werden, dass aber außerdem auch noch flüssige Sekretprodukte entstehen, welche in den Zwischenräumen jener Membranen erstarren und zusammen mit ihnen die einheitliche Schale aufbauen (cf. auch M. de Villepoix 1892e p. 654, 655).

Eine wesentliche Modifikation scheint nun der ganze Vorgang der Schalensekretion an denjenigen Stellen der Manteloberfläche zu erfahren, wo Tier und Schale sehr fest und innig zusammenhängen. Von den neueren Untersuchern hat sich zuerst Tullberg (1881 p. 31) näher über dieses Problem geäußert. Er ist der Meinung, dass an den letztgenannten Stellen — also vornehmlich an sämtlichen Muskelansätzen und der ersten Bildungsstätte des Periostracums vieler Muscheln<sup>1)</sup>

1) Unter der ersten Bildungsstätte des Periostracums der Muscheln verstehe ich hier diejenige Bildungszone, in der das junge Periostracum noch sehr fest mit der Oberfläche des Epithels verwachsen ist, zum Unterschied von derjenigen Bildungszone, in welcher nur eine sekundäre Verstärkung des Periostracums stattfindet, und wo von einem innigen Zusammenhang zwischen Periostracum und Matrix nichts zu bemerken ist (cf. auch Ehrenbaum 1885 p. 40, 41, Carrière 1889 p. 400, Stempell 1899 p. 103).

— keine Sekretion im landläufigen Sinne, sondern vielmehr eine allmähliche Umwandlung der distalen Zellenabschnitte in Schalensubstanz stattfindet — eine Annahme, welcher sich später auch Rawitz (1892 p. 211) hinsichtlich des Periostracums und M. de Villepoix (1892e p. 493, 504) hinsichtlich der Schalenbildung an den sogenannten Schlossbandwällen von *Mytilus* und an der inneren Ligamentschicht von *Anodonta* angeschlossen haben. Alle diese Forscher wollen einen derartigen Uebergang der Zellenleiber in Schalensubstanz an mehreren Stellen direkt beobachtet haben; so soll sich z. B. an der ersten Bildungsstelle des Periostracums das distale Protoplasma der periostracumbildenden Zellen in zahlreiche feine Fibrillen auflösen, die sich dann zum Periostracum aneinander legen (cf. auch Thiele 1893 p. 224).

Dieser Ansicht steht diejenige Ehrenbaums (1885 p. 38, 43, 44) gegenüber, welcher das Vorhandensein jener Primitivfibrillen bei *Mytilus* entschieden bestreitet (cf. auch M. de Villepoix 1892 c p. 509) und so zu dem Schlusse gelangt, dass die gesamte Schale allein durch Ausschwitzung ursprünglich flüssiger Massen entstanden sei. Da er an den Muskelansätzen kein Epithel gefunden hat, so schreibt er den Sekretionsvorgang an diesen Stellen den Enden der Muskelfasern selbst zu (cf. auch Winter 1896 p. 7), und um bei dieser Annahme den festen Zusammenhang zwischen Muskel und Schale erklären zu können, greift er zu der Annahme, dass die Muskelfaserenden sich in kleine Höhlungen der Schalensubstanz hinein erstrecken, aus denen sie sich erst bei weiterem Wachstum wieder zurückziehen.

Einen ähnlichen Standpunkt nimmt hinsichtlich des Sekretionsvorganges an den Muskelenden auch Thiele (1893 p. 125, 238) ein; aber mit dem Unterschiede, dass er diese Sekretion nicht den Muskelfaserenden, sondern einem eigentümlich streifig differenzierten Epithel, dem sogenannten „Haftepithel“ zuschreibt, welches er an allen diesen Stellen gefunden hat. Wie sich Thiele den von ihm besonders hervorgehobenen festen Zusammenhang dieses Epithels mit der Schale vorstellt, geht aus seinen Ausführungen nicht mit genügender Deutlichkeit hervor. Er nimmt nämlich an, dass eine, nur an den Muskelfaserenden vorkommende, von jenem Haftepithel „selbst“ secernierte, besondere Schalenschicht, das sogenannte „Hypostracum“ diesen Zusammenhang vermittelt, ohne indessen anzugeben, welche besonderen Eigenschaften denn das Hypostracum zu einer solchen Leistung befähigen.

Meine eigenen Untersuchungen an Nuculiden und Solemyiden (1897b p. 11, 35, 36, 41, 1899 p. 128) führten mich zu Anschauungen, welche zwischen der Tullberg'schen und Ehrenbaum'schen Theorie ungefähr die Mitte halten. In Uebereinstimmung mit Tullberg und Thiele musste ich zunächst der Ehrenbaum'schen Hypothese gegenüber betonen, dass ich an sämtlichen in Frage kommenden Stellen jedenfalls ein Epithel nachweisen konnte. Man findet nämlich bei den genannten



Gruppen zwischen Muskelfaserenden und Schale entweder ein deutliches Epithel oder an seiner Stelle eine beiderseits von deutlichen Membranen begrenzte Schicht, welche in der Längsrichtung der Muskelfasern fein gestreift erscheint; die auch von Felix Müller (1885b p. 219, 220) bei Anodonta gesehene und für eine nicht celluläre Bildung gehaltene (s. o.) „Stäbchenschicht“, welche dem „Haftepithel“ Thiele's entsprechen dürfte. Da nun in dieser Schicht einzelne Zellen und Kerne deutlich erkennbar sind und sie an den Grenzen der Muskelansätze auch continuierlich und oft durch ganz allmähliche Umwandlung in das gewöhnliche Epithel der übrigen Körperoberfläche übergeht, so kann man wohl nicht im Zweifel darüber sein, dass sie nichts anderes als ein fibrillär in der Richtung des Muskelzuges differenziertes Epithel ist. Etwas weniger modifiziert wie dieses Epithel der Muskelansatzflächen fand ich das Epithel an der ersten Bildungsstätte des Periostracums; an seinen Elementen trat hauptsächlich die Tendenz hervor, sich in die Richtung der auf die Zellen wirkenden Kräfte, nämlich in die Richtung des Zuges einzustellen, den das junge Periostracum auf die Zellen ausübt.

Kann es so auch als ausgemacht gelten, dass an allen in Frage kommenden Stellen wirkliche Epithelien vorhanden sind, so wäre es meiner Ansicht doch verfehlt, aus dieser Thatsache nun mit Thiele den Schluss zu ziehen, dass auch hier die Bildung der Schale genau in derselben Weise von statten geht, wie an den anderen, nicht fest mit der Schale verbundenen Partien der Manteloberfläche. Denn auf welche Weise sollte wohl der äußerst feste Zusammenhang zwischen Schale und Mantel an jenen Stellen zustande kommen, wenn auch hier nur ein flüssiges, erst nach der Abscheidung erstarrendes Sekret von den Zellen geliefert würde? (cf. auch Tullberg 1881 p. 26). Müssen wir nicht vielmehr schon aus rein mechanischen Gründen die Annahme machen, dass dieses einzige Bindemittel zwischen Mantel und Schale an den betreffenden Stellen eine Konsistenz besitzt, welche zwischen derjenigen des Mantels und derjenigen der Schale ungefähr die Mitte hält? Nach dem Gesagten würde es allerdings am einfachsten scheinen, sich den Vorgang der Schalenbildung an diesen Orten mit Tullberg so vorzustellen, daß die vom Mantelepithel hervorgebrachte schalenbildende Substanz in physikalischer und chemischer Hinsicht zwischen Mantel und Schale gewissermaßen eine Brücke bildet, mit anderen Worten, dass die Schale hier allein durch direkte Umwandlung der distalen Zellenabschnitte in Schalensubstanz entsteht. Indessen dürfte diese Ansicht, so plausibel sie an sich auch klingt, doch wieder nicht vollkommen den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen. Einmal deuten ja gerade die Befunde von Tullberg und Rawitz am Periostracum darauf hin, dass hier nicht eine einfache Umwandlung der distalen Zellenabschnitte in Schalensubstanz, sondern vielmehr zunächst eine Auf-

lösung der Zellenenden in Fibrillen stattfindet, welche sich erst nachträglich zum Periostracum zusammenschließen. Wenn wir uns vorstellen wollen, wie durch den Zusammenschluss solcher einzelnen Fibrillen ein einheitlicher Körper wie das Periostracum entsteht, so sind wir meiner Ansicht nach zu der Annahme gezwungen, dass die Zellen der Matrix außer jenen Primitivfibrillen auch noch eine geringe Menge flüssigen Sekretes absondern, welches die Primitivfibrillen mit einander verkittet<sup>1)</sup>. Aehnliche Verhältnisse wie am Periostracum scheinen auch an den Muskelansatzstellen zu bestehen. Denn wenn auch zur Zeit noch keine direkten Beobachtungen darüber vorliegen, dass die Schalensubstanz hier ebenfalls teilweise durch Umwandlung distaler Zellportionen entsteht, so deutet doch das häufige Vorkommen distinkter Schalenschichten gerade an den Muskelansätzen (cf. das „Hypostracum“ Thiele's<sup>2)</sup>) entschieden darauf hin, dass hier gewisse Modifikationen in der Sekretbildung stattfinden. Ja, in einzelnen Fällen (*Mytilus*, *Anodonta*) lässt eine ausgesprochen fibrilläre Struktur der betreffenden Schichten im Zusammenhang mit der fibrillären Struktur des darunter liegenden Epithels sogar direkt die Annahme zu, dass hier in ähnlicher Weise wie am Periostracum von *Arca* und *Mytilus* ursprünglich ein Zerfall der distalen Zellenregionen in Primitivfibrillen stattfindet. Besonders klar scheinen die Verhältnisse in den von M. de Villepoix (1892 c p. 493, 504) beschriebenen Fällen (am inneren Ligament von *Anodonta* und am Schlossbandwall von *Mytilus*) zu liegen, denn nach den Beschreibungen und Abbildungen dieses Autors gehen dort die Fibrillen des Epithels direkt in die Fibrillen der betreffenden Schalen- teile über. Speziell am inneren Ligament von *Anodonta* entsprechen diese sehr langgestreckten Epithelzellen — von M. de Villepoix als „cellules myo-épithéliales“ bezeichnet — den Gebilden, welche F. Müller irrthümlicherweise für Muskelzellen gehalten hatte (s. o.) und von denen er schon ganz richtig angab, dass sich von ihnen Fibrillen direkt in die Masse des inneren Ligaments hinein erstreckten.

1) Eine derartige Kittsubstanz lässt Tullberg (1881 p. 12) übrigens bei der Bildung des Hummerpanzers ausdrücklich beteiligt sein, indem er sagt „der größte Teil der Hummerpanzers wird durch succesive Umwandlung der äußeren Teile des Matrixzellen in der Weise gebildet, dass sich die Zellen in Fasern spalten und gleichzeitig zwischen diese eine geschichtete Zwischensubstanz absetzen“.

2) Dass diesem „Hypostracum“ der Wert einer selbständigen, für alle Molluskenschalen charakteristischen Schalenschicht zukommt, wie Thiele (1893) annimmt, muss schon deswegen bezweifelt werden, weil in vielen Molluskenschalen auch an den Muskelansätzen keine Spur einer solchen distinkten Schicht nachzuweisen ist (cf. u. a. Stempell 1897 b u. 1899). Wir werden also unter „Hypostracum“ bestenfalls eine gelegentlich auftretende, lokale Differenzierung der inneren Schalenschicht zu verstehen haben, und es fragt sich, ob es überhaupt zweckmäßig ist, für derartige Vorkommnisse einen besonderen Namen einzuführen.

Wir hätten uns also, um das Gesagte noch einmal kurz zusammenzufassen, die Modifikation der Sekretbildung an denjenigen Stellen, wo Mantel und Schale innig zusammenhängen, im allgemeinen so vorzustellen, dass hier neben gewöhnlicher Sekretion einer flüssigen Masse auch noch eine direkte Umwandlung der distalen Protoplasmaabschnitte in feste Schalensubstanz erfolgt (Stempell 1897b p. 35, 36). Wenn einige Autoren (Ehrenbaum 1885 p. 37, Rawitz 1892 p. 211) sich dagegen sträuben, die letztere Art der Schalenbildung als eigentliche Sekretion aufzufassen, so kommt dies eigentlich nur auf einen Streit um Worte hinaus. Denn wenn auch keineswegs geleugnet werden soll, dass eine solche Umwandlung distaler Zellenabschnitte erheblich von der herkömmlichen Vorstellung des Sekretionsvorganges als einer Ausschüttung ursprünglich flüssiger Massen abweicht, so liegt doch der einzige, bis jetzt bekannte Unterschied beider Vorgänge in der verschiedenen Dichtigkeit der ursprünglichen Produkte, und es hindert uns demnach nichts, den Begriff der Sekretion auch auf diejenigen Fälle auszudehnen, wo diese Produkte schon im Augenblick ihres Entstehens eine größere Dichtigkeit als das Protoplasma der Zelle besitzen. Man wird sonach auch den erörterten, kombinierten Bildungsprozess als einen Sekretionsvorgang auffassen dürfen, welcher nur zwei verschiedene dichte Produkte liefert <sup>1)</sup>.

Ich wende mich nun zur Besprechung der Frage, wie aus dem Sekret der Mantelepithelien die verschiedenen Schalenteile mit ihrer definitiven Struktur entstehen. Ist die Beantwortung dieser Frage schon an sich für die Beurteilung des ganzen Werden- und Wachstumsprozesses der Schale von einschneidender Wichtigkeit, so gewinnt sie noch obendrein dadurch an Bedeutung, dass die Anhänger der Intussusceptionslehre seit jeher in der komplizierten Struktur der Schale eine Hauptstütze ihrer Ansicht gesehen haben, indem sie behaupteten, die Appositionstheorie vermöge das Zustandekommen derartiger Komplikationen nicht zu erklären.

In der That bildete die Widerlegung dieses Einwurfes auch lange Zeit einen wunden Punkt in der Sekretions- und Appositionstheorie. Während sich nämlich die meisten Anhänger derselben in Bezug auf den Sekretionsvorgang selbst sehr wohl, wie wir gesehen haben, die Errungenschaften der Zellenlehre zu Nutzen machten, glaubten sie, das Zustandekommen der komplizierten Schalenstrukturen allein auf extracelluläre chemische und physikalische Vorgänge zurückführen zu müssen <sup>2)</sup>.

1) Es sei hier bemerkt, dass auch der Begründer der Lehre von den Cuticulargebilden, Leydig, diese nicht nur durch abscheidende, sondern auch durch „umbildende“ Thätigkeit der Matrixzellen entstehen lässt (1888 p. 276.).

2) Am deutlichsten tritt dieses Bestreben hervor bei Huxley (1859 p. 491), Rainey (1859, 1861), Stewart (cf Rainay 1861), Harting (1872), Ehrenbaum (1885 p. 36, 37), Steinhilber (1889, 1899) und M. de Villepoix (1892c p. 627 u. a.)

Man stellte sich meistens vor, dass die einmal abgeschiedenen Sekretprodukte eine formlose Masse bildeten (Ehrenbaum 1885 p. 36, Steinmann 1889 p. 289), für deren chemische Zusammensetzung der schon erwähnte mysteriöse Begriff des basischen Kalkalbuminates herhalten musste (Ehrenbaum l. c.), und deren weitere Gestaltung man lediglich den Gesetzen der Krystallisation zuschreiben zu müssen glaubte — ein Standpunkt, welcher im Grunde genommen nichts anderes als eine Rückkehr zu der einseitigen Auffassung der Schale bedeutete, wie sie bereits im Anfang des 19. Jahrhunderts Graf Bournon vertreten hatte (s. o.).

Am leichtesten widerlegbar ist eine ältere, hierher gehörige Theorie, welche von Meckel (1856 p. 27 u. ff.) herrührt. Derselbe ging von der Voraussetzung aus, dass die Schale ursprünglich überall Perlmutterstruktur besäße, deren Zustandekommen durch Apposition ja ohne weiteres verständlich ist. Später soll dann in den älteren Schalentteilen, also in den nach außen gelegenen, eine Scheidung von Conchiolin und Kalk erfolgen, indem der Kalk sekundär krystallisiert und den betreffenden Schichten eine prismatische Struktur verleiht: in dieser Weise soll also die Prismenschicht durch sekundäre Krystallisation direkt aus der Perlmutter-schicht hervorgehen. Mit Recht ist diese Auffassung schon von älteren Autoren (v. Hessling 1859 p. 261, Moebius 1857 p. 72) bekämpft worden, denn abgesehen davon, dass die Prismen und Nadeln der äußeren Schalenschichten nicht ohne weiteres als Krystalle aufgefasst werden dürfen, ist auch die Voraussetzung falsch, dass die prismatische Struktur nur in den ältesten Schalentteilen vorkomme, vielmehr finden wir diese Struktur ja auch am Schalenrand gerade in den allerjüngsten Schalentteilen (cf. auch Quilter 1891 p. 6). Wenn somit die Meckel'sche Theorie als allgemeine Erklärung für die Entstehung der Prismenschichten nicht ausreicht, so liegt ihr doch insofern ein richtiger Gedanke zu Grunde, als sekundäre Krystallisationsprozesse sehr wohl in den Schalen vorkommen und die ursprüngliche Struktur der Schale nachträglich modifizieren können. So wird z. B. von einem neueren Forscher, Ehrenbaum, (1885 p. 27) vielleicht mit Recht angenommen, dass speziell bei *Cardium* die Struktur der äußeren Schalenlage durch sekundäre Krystallisation aus derjenigen der inneren hervorgehe. Wir werden weiterhin noch festzustellen haben, wie weit solche Krystallisationsprozesse bei der Ausbildung der Schalenstruktur überhaupt in Frage kommen.

Größere Bedeutung als die Meckel'sche Theorie besitzt unleugbar ein anderer physikalisch-chemischer Erklärungsversuch der Schalenstrukturen, der besonders unter den neueren Forschern mehrere Anhänger gefunden hat (Ehrenbaum 1885 p. 34, 36, M. de Villepoix 1892c p. 627, 640 u. a.). Derselbe stützt sich im wesentlichen auf synthetische Versuche, welche ursprünglich Rainey (1859 u. 1861)

mit nascierenden Calciumkarbonat und einer Lösung von Gummi arabicum angestellt hatte, und welche von Harting (1872) in der Weise wiederholt wurden, dass er das nascierende Calciumcarbonat (aus Calciumchlorid und Natrium- resp. Kaliumkarbonat) mit flüssigem Hühner-Eiweiß oder anderen tierischen Flüssigkeiten, wie Gelatine-lösung, Schleim von Arion u. a. zusammenbrachte. In allen Fällen lagerte sich der Kalk in kugeligen Körpern ab („globules“ Rainey, „calcosphérites“ Harting), welche eine konzentrisch lamellöse und radiär faserige Struktur erkennen ließen und welche besonders dann, wenn sie in Massen bei einander lagen, nach der Ansicht beider Forscher entschieden an gewisse Schalenstrukturen erinnerten. Am auffallendsten schienen die Analogieen zwischen den von Harting gewonnenen Kunstprodukten und den natürlichen Schalenstrukturen: einmal war bei jenen Versuchen das Eiweiß in eine conchiolinähnliche Modifikation, von Harting Calcoglobin genannt, übergegangen, und ferner kamen dadurch, dass sich die in einer Fläche liegenden Calcosphaeriten bei weiterem Wachstum häufig durch gegenseitigen Druck abplatteten, polygonale Platten zustande, welche nach Harting (1872 p. 71) und M. de Villepoix (1892c p. 627) entschieden an die Prismen mancher äußeren Schalenschichten, nach Ehrenbaum (1885 p. 36) dagegen mehr an die polygonalen Felder der Perlmutter-schichten erinnern sollen. Wenn dieser letztere Forscher auch zugiebt, dass die Beziehungen zwischen den Elementen der Molluskenschale und jenen künstlichen Calcosphaeriten nicht so klar sind, wie Harting selbst angenommen hatte, so meint er doch, eine nahe Verwandtschaft beider nicht leugnen zu können, und giebt sich — wenn auch zögernd — der Hoffnung hin, dass mannigfache Modifikationen des Versuches bei möglichster Anlehnung an die natürlichen Verhältnisse uns demaleinst noch nähere Aufschlüsse in dieser Beziehung bringen werden. Ich vermag diesen Optimismus nicht zu teilen. Allerdings kann ja nicht geleugnet werden, dass die Harting'schen Versuche viele interessante Einzelheiten, wie z. B. die erwähnte chemische Modifikation des Eiweißes durch nascierendes Calciumkarbonat (s. o.) aufgedeckt haben, wenn aber Ehrenbaum meint, dass durch dieselben ein bestimmter, ganz eigenartiger Einfluss festgestellt sei, den das Eiweiß auf die Gestaltung des nascierenden Calciumcarbonats ausübe, so vermag ich dieser Schlussfolgerung nicht beizustimmen (cf. auch Steinmann 1899 p. 43). Eine derartige Annahme ist schon deswegen unmöglich, weil ja gerade nach den Harting'schen Versuchen auch ganz andere Körper, wie Gelatine, fast genau dieselben Calcosphaeritenformen entstehen lassen. Ja, die radial-strahlige Struktur kann nicht einmal als eine besondere Eigentümlichkeit des kohlensauren Kalkes in Anspruch genommen werden, da sich, wie Steinmann (1899 p. 44) mit Recht hervorhebt, ganz analoge sphaerische Gebilde auch bei anderen Körpern

finden, z. B. bei Silikaten, die aus zähflüssigem Schmelzfluss auskristallisiert sind („Sphaerolithbildungen“), bei phosphorsaurem Natron, Cellulose, Inulin u. a. m. (cf. darüber Bütschli 1894). Eine der Ursachen für das Zustandekommen von typischen Sphaerokristallen scheint in der Viskosität der umgebenden Flüssigkeit zu liegen. (Steinmann 1899 p. 44). Ferner unterscheiden sich die von Harting in tierischen Flüssigkeiten erzeugten Calcosphaerite nur in einigen unwesentlichen Punkten von den rundlichen Krystalloid-Formen, die naszierendes Calciumcarbonat auch sogar ohne Zusatz viscöser Flüssigkeiten häufig annimmt<sup>1</sup>). Bestehen doch diese von Harting als wesentlich aufgefassten Unterschiede lediglich darin, dass die Calcosphaerite größer sind als jene Krystalloide, und dass ihnen zahlreiche konzentrische Calcoglobulinlamellen eingelagert sind, welche auch nach der Auflösung des Kalkes ihre ursprüngliche Form beibehalten. Werden wir unter diesen Umständen nicht gut thun, die genannten besonderen Eigentümlichkeiten der in viscösen Flüssigkeiten entstandenen Calcosphaerite auf Rechnung der rein physikalischen Eigenschaften der sie umgebenden Flüssigkeit zu setzen, mit anderen Worten, ist es nicht angezeigt, ihre Bildung ebensogut auf rein physikalische Ursachen, wie etwa Oberflächenspannung und Krystallisation zurückzuführen, wie man dies für jene aus reinem Calciumkarbonat bestehenden Krystalloide und für viele andere in der Natur vorkommende Sphaerokristalle versucht hat? Brauchen wir da überhaupt einen etwas unklaren Einfluss tierischer Flüssigkeiten anzunehmen, von dem man nicht weiß, ob er mehr physikalischer oder chemischer Natur ist? —

Nach diesem Exkurs über die Natur der Calcosphaerite fragen wir weiter, ob man auf Grund der thatsächlichen Verhältnisse berechtigt ist, der Calcosphaeritenbildung und der einfachen Krystallisation einen ausschließlich bestimmenden Einfluss auf die Entstehung der Schalenstrukturen zuzuschreiben.

Was zunächst das Vorkommen von Calcosphaeriten in der Molluskenschale anbelangt, so giebt es nur wenige Fälle, wo Strukturelemente der natürlichen Schale unzweifelhaft als Calcosphaerite erkannt werden können. Hierhin gehören unter anderem die kugeligen Massen, die in den rudimentären Schalen mancher *Limax*- und *Arion*-Arten vorkommen, (cf. darüber z. B. Gegenbaur 1852 p. 29, Quekett 1854 p. 282, Leydig 1857 p. 108, 1876 p. 249, 250), ferner vielleicht die rundlichen Kalkstückchen, welche M. de Villepoix (1892c p. 589) bei *Pholas crispata* unter dem jungen Periostracum gesehen hat, sodann die deutlichen Sphaerokristalle, die häufig nach Schalenver-

1) Mit Recht wendet daher Bütschli (1894 p. 250) die Bezeichnung Calcosphaerite auch auf die ohne Zusatz viscöser Flüssigkeiten entstehenden Sphaerokristalle des kohlensauren Kalkes an. Weitere Litteratur über solche Sphaerokristalle findet man bei Famintzin (1869 p. 18) angegeben.

letzungen auftreten (cf. M. de Villepoix 1892c p. 491, 625, 640, 648), und endlich mögen gewisse Perlbildungen als Calcosphaerite gelten (cf. Harting 1872 p. 62, 63). Mit diesen und ähnlichen Vorkommnissen dürften die sicheren Fälle aber auch im wesentlichen erschöpft sein. Alle anderen Strukturelemente der Schalen, welche man als umgewandelte Calcosphaerite aufgefasst hat, wie z. B. die Prismen der äußeren Schalenschichten (Harting 1872, p. 71, M. de Villepoix 1892c p. 627), oder die polygonalen Felder der Perlmutter-schichten, (Ehrenbaum 1885 p. 36) können ebensogut eine andere Entstehung haben, zumal ihre Aehnlichkeit mit wirklichen Calcosphaeriten meist eine sehr entfernte ist. Mit der von M. de Villepoix (1892c p. 626) gemachten Annahme, dass die Vielgestaltigkeit der natürlichen Strukturelemente auf den verschiedenen chemischen und physikalischen Verhältnissen der Sekretprodukte beruhe, ist hier nicht geholfen, denn diese Annahme ist nichts als eine Umschreibung und bezeugt gerade die Unmöglichkeit, ohne weitere Hilfsannahmen die mannigfaltigen Strukturelemente auf Calcosphaeritenbildung zurückzuführen.

Nur wenig bessere Resultate erzielt man, wenn man unter den natürlichen Strukturelementen der Schalen nach gewöhnlichen Krystallbildungen sucht. Man wird hier zweierlei auseinander halten müssen. Entweder können Krystallbildungen primär bei der Schalenbildung selbst, d. h. beim Erhärten des flüssigen Baustoffes, entstehen, oder aber die Krystallisation findet erst sekundär in der schon fertig gebildeten und vollkommen erhärteten Schale statt.

Die Fälle, wo sicherlich primäre Krystallisationsprozesse bei der Schalenbildung auftreten, scheinen nun ebenfalls nicht allzu häufig zu sein. So haben Rose (1858 p. 81—83) und Ehrenbaum (1885 p. 33, 34) an der Innenseite der Perlmutter-schicht mehrerer Pinna-Arten deutliche, oft isolierte, tafelförmige Krystalle nachgewiesen, Quekett (1854 p. 782) hat einmal in einem Ausnahmefall Krystalle an der Innenseite der Austernschale gesehen, ferner beschreibt Simroth, (1895 p. 146) Larvenschalen von Gastropoden, bei denen in einer Reihe angeordnete Arragonit-Krystallblättchen vorkommen, und endlich scheinen bei Schalenverletzungen neben Calcosphaeriten auch häufig echte Krystalle gebildet zu werden (Rose 1858 p. 85, Stewart cf. Rainey 1861 p. 31, M. de Villepoix 1890 p. 203 u. ff., 1891 p. 317, 1892c p. 625, 648)<sup>1)</sup>. Wenn man diese Fälle von primärer Krystallbildung mit denjenigen vergleicht, wo sicher Calcosphaerite auftreten, so springt die große Aehnlichkeit beider in die Augen. Das Gemeinsame aller dieser

---

1) Auch die Bemerkung Steinmann's (1899 p. 41), dass an dem „braunen Pigmentüberzug“ mancher Siphonen kleine „Fibrokry-stalle“ vorkommen, ließe sich hier nebenbei anführen.

Vorkommnisse liegt augenscheinlich darin, dass bei ihnen der Kalk meistens nicht als Bestandteil einer kompakten Schale, sondern in einzelnen kleinen Stückehen auftritt. Man kann daher diese Fälle auch sämtlich als anormale Schalenbildungsprozesse bezeichnen und zwar wird man wohl nicht fehlgehen, wenn man den Grund dieser Anormalität in einer Armut der betreffenden Sekrete an schalenbildenden Stoffen sucht (cf. auch Rose 1858 p. 82). In der That ist ja auch leicht einzusehen, dass der in der Sekretmasse vorhandene Kalk nur dann deutliche Krystallformen annehmen kann, wenn seine eigene Menge sowohl, als auch die Menge der nicht krystallisierbaren Stoffe im Verhältnis zu der rein wässerigen Flüssigkeitsmasse eine geringe ist. Ob in manchen anderen Fällen eine Armut des Sekretes an nicht krystallisierbaren, organischen Substanzen schon allein genügt, den Kalk zur primaeren Krystallisation zu veranlassen, wie Krukenberg (1886 p. 247) annimmt, ist schwer oder gar nicht zu entscheiden. Die thatsächlichen Befunde an vielen, sehr conchiolinarmen Gastropodenschalen, welche keine Spur von Krystallisation erkennen lassen, (z. B. *Strombus* nach Rose 1858 p. 93) sprechen eigentlich gegen eine derartige Annahme, andererseits ist es ja aber auch nicht ausgeschlossen, dass in diesen Fällen kompakter Schalenbildung dennoch primäre Krystallisationsprozesse stattfinden, und wir in der fertigen Schale nur deswegen nichts von ihrer Wirkung erkennen können, weil die Krystalle zu dicht nebeneinander entstanden sind und sich gegenseitig an der vollen Ausbildung gehindert haben. Für die uns hier interessierende Frage nach dem Einfluss primärer Krystallisation auf die Schalenstruktur kommen diese Fälle natürlich nicht in Betracht. Dasselbe gilt in vieler Beziehung auch von denjenigen Vorkommnissen, bei denen der Kalk im Innern anderer, größerer und jedenfalls nicht krystallinischer Strukturelemente ein deutlich krystallinisches Gefüge zeigt, (z. B. in den Prismen vieler *Pinna*-Arten, cf. Rose 1858 p. 79). Wenn diese Bildungen wirklich auf primärer Krystallisation beruhen — was ja noch sehr zweifelhaft ist (cf. auch Simroth 1892 p. 123) — so üben sie doch wenigstens auf die allgemeine Struktur der Schale keinen bestimmenden Einfluss aus.

Von diesen zweifelhaften Fällen abgesehen, scheinen alle im festen Schalengefüge auftretenden Krystallbildungen allein auf sekundärer Krystallisation zu beruhen (cf. auch v. Hessling 1859 p. 261). Wenn es auch schwer ist, eine allgemein zutreffende Charakteristik für die ja ziemlich mannigfaltigen, hierher gehörigen Dinge zu geben, so dürfte sich doch im einzelnen Fall aus der Stelle, welche Krystallbildungen in der Schale einnehmen, sowie aus dem gegenseitigen Verhältnis von krystallinischen und nicht krystallinischen Schalenelementen meist eine sichere Entscheidung treffen lassen.



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

Artikel/Article: [Versuche mit diöcischen Pflanzen in Ru<sup>l</sup>cksicht auf Geschlechtsverteilung. 657-680](#)