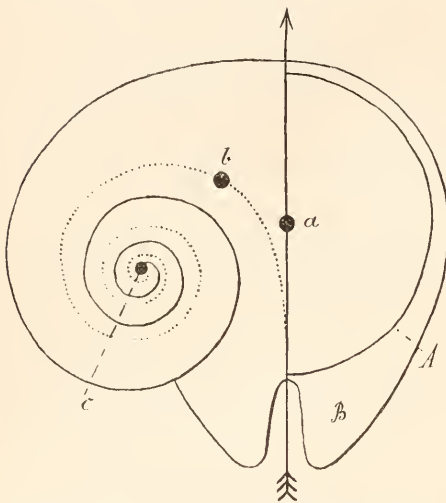


Ueber die phyletische Entstehung und die Formentwicklung der Molluskenschale.

Von Joh. Thiele.

An anderem Orte ¹⁾ habe ich meine Ansicht über die Gründe der Entstehung der spiraligen Gastropodenschale und der Herumdrehung der Kiemenhöhle nach vorn dargelegt. Zur Ergänzung dessen will ich noch die folgenden Bemerkungen hinzufügen.

Als älteste Anlage der Schale stelle ich mir eine annähernd kreisrunde oder ovale Cuticula auf dem Rücken der vollkommen



Schema der Entwicklung der Spiralschale aus der ersten phyletischen Anlage. Der Pfeil giebt die Mittellinie und die Bewegungsrichtung des Tieres an. Der kreisrunde Umriss (nur rechts gezeichnet) bei *A* bezeichnet den Rand der ersten Anlage, *B* die Mantel- und Schalenlappen über den Kiemen; *a* ist der ursprüngliche Mittelpunkt der Schale, in *b* ist er etwas nach vorn und links verschoben und buckelartig erhoben, in *c* zum Wirbel der Spiralschale geworden, indem er auf der punktierten Hauptwachstumslinie weiter gerückt ist. Dass die letzte Windung der fertigen Spiralschale eine enge Mündung erhält, ist in diesem Schema nicht angedeutet.

flachen, turbellarienartigen Vorfahren der Mollusken vor; dieselbe ließ nicht nur den Kopf, sondern auch den Körperrand ringsum unbedeckt. Durch die Cuticularisierung wurde die Atmung ungünstig beeinflusst; das gab Veranlassung zur Entwicklung zweier Kiemenfortsätze in der Aftergegend, und zum Schutze dieser Kiemen bildeten sich zwei Hautfalten (*B* in der Figur) aus, die sie bedeckten und auf welche sich die Cuticula fortsetzte: der Anfang einer Mantelbildung, von der sich dann eine schmale Falte rings um die Cuticula fortsetzte. Durch Kalkeinlagerung wurde nun weiter eine Verstärkung der Cuticula bewirkt und diese erst eigentlich zu einer Schale. An ihr bildet sich beim individuellen Wachstum meistens eine Oberflächen-

skulptur aus, die einestheils den früheren Rändern, andernteils den Linien entspricht, in denen das Fortschreiten einzelner Randteile vor sich geht, jene ringförmig, diese strahlenförmig von der ersten Anlage ausgehend. Diese war zuerst in der Mittellinie gelegen (*a*), die somit auch die Verbindungslinie mit der Mitte des Einschnittes zwischen den beiden Mantellappen darstellt; ich will sie als Hauptwachstumslinie bezeichnen.

1) Ueber die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. In Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. 67, Beiheft.

Ich habe nun weiter die Hypothese aufgestellt, dass sich die Schale der Gastropoden nach oben zu wölben anfang und dass sich ihre erste Anlage nach vorn und links verschoben hat (*b*). Dies wird jedenfalls durch die Zusammenziehung der Eingeweide, insbesondere der Leberanhänge des Mitteldarms und der Keimdrüsen, die ursprünglich langgezogen oder in der Länge des Tieres gleichmäßig verteilt waren, bewirkt worden sein. Die Ausbildung eines linken Buckels bringe ich dagegen damit in Zusammenhang, dass bei Gastropoden nur eine Keimdrüse vorhanden ist, die nach ihrer Ausmündung als ursprünglich linke angesehen werden muss.

Die späte Entwicklung der Keimdrüse im individuellen Leben kann nicht als Grund dagegen angeführt werden, denn es muss natürlich von vornherein Platz für ihre spätere Ausbildung und Vergrößerung angelegt sein, zumal da die feste Schale einer Erweiterung zur Zeit der Geschlechtsreife unüberwindliche Schwierigkeiten darbieten würde; auch liegt ja die Keimdrüse gerade in der Schalenspitze, wodurch meine Annahme mehr als wahrscheinlich gemacht wird. Dagegen sind die beiden Leberhälften bei den ältesten Gastropoden nicht nur erhalten, sondern auch annähernd gleich groß, so dass Plate's Annahme von einer gewaltigen Ausdehnung der linken Hälfte in den thatsächlichen Verhältnissen keine Bestätigung findet.

Man kann im Zweifel sein, in welcher Weise etwa eine linksseitige Buckelbildung das weitere Schalenwachstum beeinflussen würde. Nach der Art, wie die Kalkschale wächst, kann der Buckel nur die ontogenetisch erste Schalenanlage bilden, stets liegt der Schalenwirbel im Mittelpunkte der Skulptur. Die asymmetrische Lage desselben bringt selbstverständlich eine Verschiebung der Hauptwachstumslinie mit sich; diese wird nicht mehr geradlinig verlaufen können, da sie in jedem Wachstumsstadium möglichst senkrecht zum Rande gerichtet ist, sondern sie muss sich dem Wirbel folgend nach links hin biegen, ähnlich einer Gerte, deren Spitze seitwärts gezogen wird, und zwar wird sie nicht einen regelmäßigen Kreisbogen, sondern einen Teil einer Spirallinie darstellen, die sich nach vorn, links und oben hin verengt. Ihr Hinterende strebt die ursprüngliche Lage beizubehalten. Aehnlich geformte Gastropodenschalen beweisen die Richtigkeit dieser Annahme.

Tritt in der Folge eine stärkere Auftümmung ein, so wird diese Hauptwachstumslinie gewissermaßen der Wegweiser für die Richtung, in der der Schalenwirbel weiterwachsen wird, es muss sich daher notwendigerweise eine nach links gewendete Spirale herausbilden, wie ich in der Figur dargestellt habe. Eine Einrollung nach rechts ist mit einem linken Schalenbuckel nicht vereinbar, wenngleich eine solche dem Tiere ein Balanzieren der Schale ungleich leichter machen würde.

In Fig. 2 meiner angeführten Abhandlung mag der Schalenwirbel ein wenig zu weit nach vorn dargestellt sein, das ist vielleicht nicht unwichtig, da sich möglicherweise die Schale mehr in der Lage entwickelt hat, wie meine nebenstehende Zeichnung vermuten lässt. Wenn der Mundrand die wagerechte Lage beibehielt, musste das Gewinde stark nach links überkippen und wird hier mit dem Boden in Berührung gekommen sein. Darin sehe ich eine unmittelbare Ursache der Umdrehung, denn beim Kriechen kann die Schale links vom Fuße unmöglich geschleift werden, sie wird ohne weiteres so herumgerissen, dass der Mundrand nach vorn zu liegen kommt und das Gewinde hinten rechts dem Boden aufliegt. Man kann sich das leicht durch einen einfachen Versuch vorstellen, wenn man die Schale einer *Livona pica*, indem man die Fingerspitze in die Oeffnung steckt, so auf einer Unterlage fortzuziehen sucht, dass der Mundrand hinten rechts gelegen ist, sofort dreht sich die Schale um 180°, so dass sie vollkommen dieselbe Lage einnimmt, wie bei der kriechenden Schnecke.

Durch die Auftürrung der Schale sind die Verbindungsmuskeln mit dem Fuße lang ausgezogen worden und daher viel zu schwach, um der Reibung der Schale auf dem Boden erfolgreichen Widerstand leisten zu können. So wird durch die Kriechbewegung auf der einen Seite und die Reibung des Schalengewindes auf der anderen jene Kraft ausgelöst, welche die Umdrehung der Schale mit ihrem ganzen Inhalte zu Wege gebracht hat. Gerade das Gewaltsame, das darin liegt, scheint mir ein Grund mehr für die Wahrscheinlichkeit meiner Ansicht zu sein, denn die Herumdrehung einer Körperhälfte gegen die andere ist doch sicherlich ein so merkwürdiges Verhalten, dass man es nur durch gewaltsame Vorgänge erklärlich finden wird. Phylogenetisch ist das natürlich allmählich geschehen; sobald die Schale erst so weit überkippte, dass sie mit dem Boden in Berührung kam, musste bei jeder Kriechbewegung eine Zerrung entstehen, die schließlich zu einer dauernden Umdrehung der Schale führte.

Es ist mir jetzt auch klar geworden, weshalb der rechte Schalenmuskel der Gastropoden sich verstärken, der linke zurückbilden musste. Jener reicht mit seinem Ansatz an der Spindel bis in die Nähe des Schwerpunktes der Schale und war daher zum Schleppen und Bewegen derselben allein geeignet, außerdem hat er ja die Aufgabe, das Tier in die Schale zurückzuziehen, weshalb er mit seinem Ansatz möglichst weit ins Innere heraufreichen muss, was nur an der Spindel-seite geschehen kann. Demnach war meine Vermutung richtig, dass diese Verstärkung erst nach der Umdrehung erfolgt ist.

Vorausgesetzt ist immer, dass die Schale die Beschaffenheit besitzt, wie bei *Pleurotomaria* und einigen Trochiden, dass sie schwer und von rundlichen Umrissen ist. Die bei Trochiden nicht seltene

Kegelform mit gerader oder vertiefter Unterseite ermöglicht es dem Tier, die Schale in etwas bequemerer Lage auf dem Fußrücken zu tragen und so ist es auch bei der flachen *Haliotis*, die im ganzen die nächste Verwandte von *Pleurotomaria* ist. Bei diesen Formen ist aber die Drehung bereits ererbt und wird beibehalten, obwohl die Bedingungen, die sie zu stande gebracht haben, nicht mehr vorliegen. So ist denn auch verständlich, dass unter gewissen Bedingungen die Drehung sich wieder mehr oder weniger zurückbilden kann, besonders wenn die Schale verloren geht, wie es bei zahlreichen Opisthobranchien der Fall ist.

Der linke Schalenwirbel, den ich zum Ausgang für die Spiralschale der Gastropoden nehme, entspricht nach der Lage vollkommen dem Wirbel der linken Schalenhälfte von *Arca*. Es wird daher von Interesse sein, das Wachstum der Doppelschale von Lamellibranchien mit dem der einfachen Gastropodenschale zu vergleichen. Die erste Anlage bildet bekanntlich auch bei den Lamellibranchien die mediane „Schalendrüse“, aber sie entspricht insofern nicht vollkommen der von Gastropoden, als sie nicht zu den Wirbeln der Kalkschale wird, die sich vielmehr paarig anlegen und so zwei Wachstumsmittelpunkte bilden, von denen aus nach allen Seiten, also auch nach der Mittellinie hin, neue Schichten abgeschieden werden. Dadurch rücken sie allmählich weiter auseinander, so dass bei *Arca* ihre Entfernung von einander recht beträchtlich werden kann. Auf dem zwischen ihnen gelegenen dorsalen Felde liegt das ursprünglich ganz äußerliche Ligament, das vielleicht unmittelbar aus der embryonalen „Schalendrüse“ hervorgeht, jedenfalls an demselben Orte gelegen und wie sie unpaarig ist.

Arca und die Anisomyarier besitzen zumeist noch die primitive gerade Medianlinie (Schlosslinie) des Urmollusks. Die Auftürmung der Schalenwirbel geht zunächst vor sich, ohne diese Linie zu knicken, indem sie von ihr weit entfernt sind; erst dadurch, dass sie sich ihr nähern, wird jene Knickung erzeugt, die bei den meisten Isomyariern eingetreten ist. Mit Entschiedenheit ist zu betonen, dass die Schalenform von *Arca noae* und ähnlichen Arten gegenüber der von *Nucula* die primitivere ist.

Die Wirbel der Lamellibranchien (*Arca*) sind zwar ganz ähnlich wie der einzige der Gastropoden im Bereich der Keimdrüsen gelegen und vermutlich durch sie vorgetrieben, aber sie sind sicherlich für sich aus der flachen Schale hervorgegangen, erst nachdem diese sich in der Mitte geteilt hat, denn eine einheitliche Schale mit 2 Wirbeln ist undenkbar; somit sind diese oder nur der linke von ihnen dem Wirbel der Gastropodenschale nur analog, nicht homolog. [51]

Berlin, im März 1901.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Thiele Johann [Johannes] Karl Emil Hermann

Artikel/Article: [Ueber die phyletische Entstehung und die Formentwicklung der Molluskenschale. 274-277](#)