

Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen.

Von

W. Biedermann.

Hierzu Tafel I—VI.

Es ist eine Frage von fundamentalster Bedeutung, welcher Natur die Prozesse sind, durch die seit undenklichen Zeiten jene ungeheuren Massen von kohlen saurem Kalk in Form von Pflanzen und Tierskeletten gebildet werden, wie sie uns in allen geologischen Formationen und noch heute in den Sedimenten des Meeresgrundes begegnen.

Man denke nur an die Korallenriffe, Muschelbänke und Foraminiferenlager. In allen Fällen sehen wir lebendige Organismen als Vermittler thätig, und es ist daher die aufgeworfene Frage in erster Linie eine physiologische. MURRAY schätzt die Menge Calciumkarbonat, welche innerhalb der Wassermasse eines tropischen Meeres von 100 Faden Tiefe und einer Meile Ausdehnung in den Kalkschalen hier lebender Organismen deponiert ist, auf etwa 15 Tonnen.

Es ist bekannt, daß das Seewasser normalerweise außerordentlich arm ist an kohlen saurem Kalk. Nach einer Tabelle in ROTH's chemischer Geologie (Bd. I, S. 524) enthält eine mehrfach (so z. B. von C. HERBST bei seinen schönen Untersuchungen über Seeigellarven) als „Typus“ für die chemische Zusammensetzung des Meerwassers benützte, von FORCHHAMMER zwischen Sardinien und Neapel geschöpfte Probe in 1000 Teilen folgende Salz mengen:

30,292 NaCl,

0,779 KCl,

3,240 MgCl₂,

2,638 MgSO₄,

1,605 CaSO₄,

0,080 Kieselsäure, Kalkphosphat, Kalkkarbonat als wasserunlöslicher Rückstand.

MURRAY knüpft hieran die Bemerkung, daß infolgedessen, wenn von den Mollusken und sonstigen kalkabsondernden Organismen nur der kohlen saure Kalk als solcher Verwendung finden könnte, ein enormes Wasservolum erforderlich wäre, um auch nur für eine einzige Schale oder einen Korallenstock den erforderlichen Kalk zu liefern. Indessen braucht man sich nur der zahlreichen Thatsachen zu erinnern, welche sagen, daß in den Organen und Geweben von Seetieren und Meerespflanzen vielfach Stoffe in großer Menge aufgespeichert werden, welche im Meerwasser nur in Spuren vorhanden sind, um die Möglichkeit einer direkten Aufnahme und Ablagerung von CaCO_3 prinzipiell zuzugeben. So findet sich Jod bekanntlich reichlich in verschiedenen Fucusarten, sowie im Achsen skelett von *Gorgonia Cavolini*. Desgleichen ist es nicht zu bezweifeln, daß Kieselschwämme und Radiolarien ihre Skelette nur auf Kosten der Kieselsäurespuren des Meerwassers bilden. Ferner enthält die Hämolymphe von Cephalopoden und Crustaceen ein respiratorisches Pigment (Hämocyanin), welches angeblich kupferhaltig ist, und im BOJANUS'schen Organ von *Pinna squamosa* kommen nach KRUKENBERG Konkremente vor, welche reich sind an Mangan.

In allen diesen Fällen kommt es offenbar bloß auf ein gewisses Wahlvermögen bestimmter lebendiger Zellen an, durch welches dieselben befähigt erscheinen, gewisse Stoffe auch dann an sich zu reißen und zu speichern, wenn dieselben nur in geringster Menge ihnen zur Verfügung stehen, wofür uns ja auch Drüsenzellen bei höheren Tieren eine Menge Beispiele liefern (Niere etc.). Man braucht sich deswegen nicht vorzustellen, daß ungeheure Mengen der Flüssigkeit, welche die betreffenden Substanzen gelöst enthalten, sozusagen durch die lebendige Substanz hindurchfiltriert werden; vielmehr kann offenbar eine derartige, durch die vitale Thätigkeit von Zellen bedingte Speicherung einer im umgebenden Medium gelösten Substanz auch ohne jede Massenbewegung der Flüssigkeit gedacht werden.

Es wäre hiernach ganz gut möglich, daß, wie die Radiolarien und Kieselschwämme ihre Skelette aus der im Meerwasser gelösten Kieselsäure bauen, auch die Foraminiferen, Kalkschwämme, Korallen, Echinodermen und Mollusken zur Bildung ihrer Skelette resp. Gehäuse das gelöste Kalkkarbonat verwenden.

Hält man es für zulässig, von den Lebensbedingungen niederer, skelettbildender Larvenformen auf jene der schalenbildenden Mollusken zurückzuschließen, so würde man die Unentbehrlichkeit

des kohlensauren Kalkes als solchen sogar für bewiesen halten können. Die schon erwähnten Untersuchungen von C. HERBST haben nämlich gezeigt, daß das Calciumkarbonat für die Entwicklung von Echinodermlarven durchaus unentbehrlich ist, daß aber andererseits dieses Salz allein nicht vollkommen genügt, sondern außerdem auch noch das Sulfat resp. ein anderes lösliches Kalksalz als Kalklieferant notwendig ist.

In der Litteratur liegen bisher, so viel mir bekannt geworden ist, nur sehr wenige Angaben über die Entstehungsweise des kohlensauren Kalkes bei wirbellosen Tieren mit Kalkskeletten vor, und diese wenigen sind auch in keiner Weise geeignet, das über dieser Frage schwebende Dunkel zu erhellen; man möchte im Gegenteil sagen, daß die versuchte Deutung ein entschiedener Rückschritt auf dem Wege der Erkenntnis war, so viel Bestechendes sie vielleicht auch in den Augen von Nicht-Physiologen besitzen mag.

In zwei kurzen Abhandlungen „Ueber Schalen- und Kalksteinbildung“ (Ber. d. Nat. Ges. Freiburg 1889, 4) und „Ueber die Bildungsweise des dunklen Pigmentes bei den Mollusken nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkkarbonat“ (ebenda, Bd. XI, 1899) hat G. STEINMANN höchst sonderbare Ansichten entwickelt, in welchen er durch eine ziemlich gleichzeitige Arbeit von JOHN MURRAY und ROB. IRVINE (Coral reefs and other carbonate of lime formations in modern seas, Nature, 1890, Vol. XLII) wesentlich bestärkt wurde.

Ausgehend von sehr einfachen Versuchen über die Bildung von Sphäriten aus kohlensaurem Kalk in faulenden Eiweißlösungen, welchen vorher ein lösliches Kalksalz zugesetzt worden war, gelangte STEINMANN zu dem Schlusse, „daß der Bildung von Kalkkarbonat in der Form von Muschelschalen und dergleichen kein specifisch vitaler Prozeß zu Grunde zu liegen brauche, daß vielmehr die Ausfällung des Karbonates aus dem Meerwasser, einerlei ob sie am lebenden Organismus oder außerhalb desselben vor sich gehe, als eine einfache chemische Reaktion begriffen werden könne, die notwendig an die Zersetzung aller stickstoffhaltigen organischen Stoffe — soweit sie kohlensaures Ammoniak dabei erzeugen — geknüpft sei“. Er fügt die Bemerkung hinzu, daß es zunächst unentschieden bleiben müsse, „in welchem Maße bei der Bildung von Muschelschalen u. dergl. die Kalksalze mit den ausgeschalteten Eiweiß-

stoffen zusammen vom Organismus abgeschieden werden, oder in welchem Betrage sie etwa aus dem umgebenden Wasser ausgefällt werden. Schalen- und Kalksteinbildung im Meere war auf denselben einfachen chemischen Prozeß zurückgeführt“.

Konsequenterweise gelangt STEINMANN dazu, die Molluskenschalen, ja mehr noch, auch sogar die Skelettbildungen der Echinodermen als Produkte einer durch Bakterien vermittelten Eiweißfäulnis anzusehen, eine Auffassung, der man Mangel an Kühnheit gewiß nicht vorwerfen wird. STEINMANN sagt wörtlich: „Die aus der Lebensthätigkeit des tierischen Organismus ausgeschalteten Eiweißstoffe zerfallen infolge bakterieller Zerlegung einerseits in Kohlensäure und Ammoniak, andererseits in eine in frischem Zustande elastische und weiche, sehr widerstandsfähige Substanz, das Conchyolin. Kohlensäure und Ammoniak schlagen bei Gegenwart gelöster Kalksalze (CaSO_4 , CaCl_2 , etc.) kohlensauren Kalk nieder, welcher, wenn er in einem zähen, elastischen Medium wie Conchyolin auskristallisiert, in fibrokrystalliner (sphärokrystalliner) Form erscheint oder aber in grobkrystalliner Modifikation auftritt, wenn nämlich die stickstoffhaltige Muttersubstanz sich leicht verflüssigt, wie das bei den leimgebenden Substanzen der Fall ist.“ Hiernach wäre, wie STEINMANN hinzufügt, zu vermuten, „daß diejenigen Tiergruppen, welche Skelette aus grobkrystallinem Kalk bilden, wie die Echinodermen und Calcispongien, leicht sich verflüssigende stickstoffhaltige Stoffe aussondern, die, wie das Eiweiß bei der Fäulnis, Kohlensäure und Ammoniak erzeugen“.

Es bleibt schwer verständlich, wie STEINMANN solche Sätze (die jedem Biologen geradezu ungeheuerlich erscheinen müssen) ohne eine andere Begründung als seine eigenen ganz primitiven Eiweißversuche und den Hinweis auf gewisse Experimente von MURRAY und IRVINE aufstellen konnte.

In Bezug auf diese letzteren sei in Kürze nur folgendes erwähnt.

Um zu erfahren, ob außer Calciumkarbonat auch andere Kalksalze von Organismen zur Bildung von kohlensaurem Kalk verwendet werden können, haben die genannten Autoren einige Versuche angestellt, die freilich nicht unmittelbar mit dem hier in Rede stehenden Problem der Bildung von Kalkskeletten und Kalkschalen wirbelloser Tiere zusammenhängen, dessenungeachtet aber

als Grundlage für einige hierher gehörige Schlußfolgerungen benützt wurden.

Eine Anzahl Hühner wurde in einen Holzkäfig gebracht und mit Substanzen gefüttert, die keinen kohlen sauren Kalk enthielten. Nach wenigen Tagen hatten die Eier, welche die Hühner legten, statt einer Kalkschale nur eine häutige Hülle. Dann setzte man ihrer Nahrung nach und nach Calciumphosphat, Nitrat und Silikat zu, und jeder solche Zusatz veranlaßte das Wiedererscheinen der Eierschale mit dem normalen Gehalte an Calciumkarbonat. Mit Magnesium oder Strontiumsalzen blieben die Eier häufig ohne Schale.

Schon im Jahre 1889 hatten IRVINE und WOODHEAD in gleicher Richtung Versuche an Seetieren angestellt und unter anderem gefunden, daß in einer Mischung, welche, abgesehen von NaCl , MgCl_2 , MgSO_4 und K_2SO_4 , auch 0,1276 Proz. CaSO_4 enthielt, gehäutete Krebse ihren Panzer nicht zu erhärten vermochten, daß sie aber dazu imstande waren, wenn eine 0,12 Proz. CaSO_4 entsprechende Menge CaCl_2 zugesetzt wurde. Die Verkalkung des Chitinpanzers ging dann in normaler Weise vor sich. Die beiden genannten Autoren ziehen hieraus den Schluß, daß das Calciumsulfat zur Erhaltung des Lebens ihrer Versuchstiere nicht nötig und zur Lieferung des Kalkes für die Erhärtung des Panzers nicht tauglich ist, daß der hierfür nötige Kalkbedarf vielmehr durch Aufnahme von CaCl_2 aus dem umgebenden Medium gedeckt wird.

Auch MURRAY und IRVINE haben später die Bedingungen der Verkalkung des Krebspanzers untersucht und gefunden, daß dieselbe in künstlichem Seewasser mit Ausschluß von CaCO_3 in ganz normaler Weise vor sich geht. Das ursprünglich neutrale Wasser hatte dabei nach kurzer Zeit eine deutlich alkalische Reaktion angenommen und zwar, wie sich ergab, infolge von Zersetzung stickstoffhaltiger Substanzen unter Bildung von kohlen saurem Ammoniak (Fäulnis). Dieser Umstand nun brachte die genannten Forscher auf die Vermutung, daß solche Zersetzungsprozesse N-haltiger organischer Substanzen, die sich ja im Meerwasser stets und allerorts vollziehen, für die Kalkabscheidung seitens der schalen- und skelettbildenden Organismen eine außerordentlich große Bedeutung besitzen, indem durch das gebildete Ammoniumkarbonat alle im Meerwasser enthaltenen Kalksalze in kohlen sauren Kalk übergeführt werden. Es wird nicht recht klar, warum eigentlich die genannten Autoren einen solchen chemischen Prozeß

für besonders zweckdienlich halten, da sie ja doch sich überzeugt zu haben glauben, daß jedes beliebige Kalksalz verwendbar sei, und wenn nicht beständig von „Absonderung“ des CaCO_3 die Rede wäre, so könnte man fast auf die Vermutung kommen, daß MURRAY und IRVINE, wie später, durch ihre Bemerkungen offenbar mit angeregt, STEINMANN, dem umgebenden Wasser einen direkten Einfluß auf die Schalenbildung zuschreiben wollen, etwa in der Art, daß sich infolge der Entwicklung von Ammoniumkarbonat kohlenaurer Kalk an den Orten des Schalen- resp. Skelettwachstums (bei Korallen) aus dem Seewasser niederschlägt. Nur unter solcher Voraussetzung erscheinen Versuche wie die folgenden überhaupt verständlich. Es wurde Seewasser mit Harn gemischt und bei einer Temperatur zwischen $15\text{--}20^\circ\text{C}$ gehalten. Nach einiger Zeit waren alle im Seewasser anwesenden Kalksalze als Karbonat und Phosphat niedergeschlagen. In einem anderen Falle wurden einige kleine Krebse in 2 l gewöhnliches Seewasser gebracht und daselbst mit Fleisch gefüttert; das Wasser wurde nicht erneuert, und die Krebse starben, als es in Fäulnis geriet; es fand sich, daß aller Kalk als Karbonat gefällt war.

Hieraus soll doch wohl gefolgert werden, daß derartige Vorgänge auch für die Fixierung des kohlenauren Kalkes in den Kalkschalen und Kalkskeletten von Bedeutung sind. Darüber lassen die weiteren Auseinandersetzungen keinen Zweifel.

MURRAY und IRVINE weisen darauf hin, daß Seewasser dort am reichsten an Ammoniaksalzen ist, wo sich tierisches Leben am reichsten entfaltet, wie z. B. im Korallenmeer. Hier wird durch die hohe Temperatur die Zersetzung organischer Substanzen ganz besonders befördert, so daß reichlich Kalkkarbonat entsteht, welches nun den Korallen und Mollusken als geeignetes Baumaterial zur Verfügung steht. („Thus the whole of the lime-salts in seawater may under these circumstances be changed into carbonate and in this way be presented to the coral and shell builders in the form suitable for their requirements.“)

Noch bedenklicher erscheint dann die hypothetische Annahme, daß die betreffenden Organismen auch während ihres Lebens beständig kohlenaurer Ammoniak abscheiden. Dieselbe stützt sich im wesentlichen auf folgende Beobachtung. Es wurde der frische „Saft“ von lebenden Austern gesammelt und sofort untersucht. Er schien eine „Mischung von Lymphe mit unverändertem Seewasser“ zu sein. Sein spezifisches Gewicht war 1,023, was eine beträchtliche Beimischung von

frischem oder Flußwasser andeutete. Diese Flüssigkeit enthielt im Liter 0,1889 g mehr Kalksalze, als im Seewasser von demselben specifischen Gewicht vorhanden sind. Ihr Alkoholgehalt war um 0,2581 g pro Liter größer als der des Seewassers von demselben specifischen Gewicht. Diese Flüssigkeit enthielt somit eine Anhäufung von Kalksalzen (in Ueberschuß über die im Seewasser vorhandenen) von 0,1889 g pro Liter, deren größter Teil als Karbonat in Lösung war, „wahrscheinlich in einem amorphen oder hydrierten Zustande“ (? B.). „Offenbar ist dies verursacht durch eine direkte Absonderung von Ammoniumkarbonat durch die Zellen des lebenden Tieres, welches, auf das Kalksulfat des Seewassers reagierend, imstande ist, $\frac{9}{10}$ der vorhandenen löslichen Kalksalze als Karbonat auszufällen.“ In der That wurden in dem Austernsaft Ammoniaksalze in großem Ueberschuß über die im gewöhnlichen Seewasser vorhandenen gefundenen. Selbst wenn man dies zugeben will, scheint doch noch ein weiter Schritt zu der Hypothese einer ständigen Ammoniakabsonderung seitens des Tieres zu sein; auch sieht man absolut nicht ein, was der „Saft“ der Auster mit der Schalenbildung zu thun haben soll, da doch die Schale sicher nicht als ein Sediment des „Saftes“ angesehen werden kann.

Nicht minder wird man gegen Aufstellungen protestieren müssen, wie sie in folgendem Satze zum Ausdruck kommen: „Theoretisch giebt Harnstoff mit 2 Molekülen Wasser Ammoniumkarbonat. Wenn daher diese Substanz ein Stadium bei der Bildung des Harnstoffes ist, ist es wohl zulässig anzunehmen, daß bei den schalenbildenden Tieren die Schalenbildung in diesem Stadium erfolgt, ohne daß Harnstoff entsteht.“

Wenn MURRAY und IRVINE auf Grund solcher gänzlich unbegründeter und noch dazu höchst unwahrscheinlicher, um nicht zu sagen unmöglicher Hypothesen zu einer „völlig befriedigenden Erklärung des Phänomens der Korallenbildung“ gelangt zu sein glauben, so muß man dies sicher als eine vollkommene Selbsttäuschung bezeichnen.

Es bedarf nicht einer eingehenden Kritik, um zu erkennen, wie wenig STEINMANN Grund hatte, gerade diese Arbeit als eine wesentliche Stütze seiner eigenen Theorien anzusehen.

Bei diesem Stande der Dinge schien es mir nicht ohne Belang, mir durch eigene Untersuchung ein Urtheil über die so

überaus merkwürdigen Vorgänge bei der Schalenbildung der Mollusken zu verschaffen. Wenn ich mir nun auch nicht schmeicheln darf, zu einer völlig befriedigenden Lösung des schwierigen Problems gelangt zu sein, so dürfte es nun doch wohl möglich sein, die Fragen schärfer zu formulieren und bei weiterer Forschung von einer gesicherten Grundlage auszugehen. Ich mußte mich leider nur zu bald überzeugen, daß eine solche bisher weder auf physiologischem noch auch auf morphologischem Gebiete existiert. Das erstere konnte füglich nicht in Erstaunen setzen, da sich ja Physiologen in der Regel von solchen Fragen mit leider nur allzugroßer Scheu zurückzuhalten pflegen. Das andere aber mußte in Anbetracht der großen Zahl von Arbeiten, welche sich mit Bau und Bildung der Molluskenschalen befassen, einigermaßen überraschen. In erster Linie machte sich hier der Mangel einer eingehenderen optischen Untersuchung der Schalensubstanz sehr fühlbar, aber auch in Bezug auf die feinere Struktur, den elementaren Aufbau der Schale sowie deren Entwicklung blieb gerade bei den mir allein zur Verfügung stehenden Objekten (unsere Land- und Süßwasserschnecken und Muscheln) noch viel zu thun übrig. Ich bin mir wohl bewußt, wie wenig es berechtigt wäre, die Ergebnisse, zu denen ich bei Untersuchung so weniger Arten gelangte, zu verallgemeinern. Indessen bin ich doch der Meinung, daß im Prinzip wenigstens ein Unterschied zwischen den betreffenden Verhältnissen bei Süß- und Seewassergastropoden um so weniger anzunehmen sein dürfte, als, wie ich mich überzeugt habe, ein solcher nicht einmal zwischen Land- und Süßwasserschnecken besteht. Dasselbe dürfte in vielleicht noch höherem Grade von Lamellibranchiern gelten.

I. Der feinere Bau der Muschelschalen (Anodonta, Pinna, Meleagrina).

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Lamellibranchiern und zwar besonders jenen Formen, deren Schale aus nur zwei Schichten oder Lagen besteht, die sich hinsichtlich ihres Baues ganz wesentlich voneinander unterscheiden, und die den betreffenden Schalen daher ein außerordentlich charakteristisches Gepräge verleihen. Diesem Typus gehören neben einer großen Zahl von Seemuscheln vor allem auch unsere Süßwasser-Najaden an. Erwünschte Vergleichsobjekte lieferte mir außer-

dem eine Sammlung vorzüglicher Schlißpräparate von *Pinna* und *Meleagrina*, welche ich der großen Liebenswürdigkeit Sr. Excellenz des Herrn Geheimrates v. KÖLLIKER verdanke. Dieselben boten mir namentlich für die optische Untersuchung ein überaus wertvolles Material.

Die ersten genaueren Untersuchungen über den feineren Bau der Molluskenschalen verdanken wir bekanntlich zwei englischen Forschern, BOWERBANK und CARPENTER, welche um die Mitte des Jahrhunderts ihre grundlegenden Arbeiten veröffentlichten. Beide kamen zu dem Resultat, daß die Schale organisiert ist, und hielten die Grundlage der Organisation für eine celluläre, hauptsächlich verleitet durch die ganz besondere Struktur der obersten (äußeren) Kalkschicht der Muscheln. BOWERBANK schreibt der Schale eine knochenähnliche Struktur zu, die dadurch zustande kommen soll, daß kohlenaurer Kalk in den Zellen der Häute abgesetzt wird, aus denen die Schale besteht, oder daß die kalkführenden Zellen bei spärlicher Entwicklung der häutigen Teile sich zusammenhäufen und verschmelzen. CARPENTER wieder betrachtet die Schalen als entstanden durch Metamorphose (Verkalkung) der Epithelzellen des Mantels, so daß sie gewissermaßen ein Gewebe darstellen, eine Ansicht, zu welcher ihn das Flächenbild der Außenschicht von *Pinna* fast notwendig führen mußte.

Hier besteht fast die ganze Schale mit Ausnahme eines nur dünnen Ueberzuges auf dem ältesten Teil der inneren Oberfläche aus prismatischen Kalkgebilden, welche wie Basaltsäulen nebeneinander liegen. Man kann sich von dieser bemerkenswerten Struktur an Stückchen, die vom dünnen Rande der Schale abgebrochen wurden, ohne weiteres überzeugen.

„Von der Fläche gesehen, erkennt man eine zierliche Mosaik ziemlich regelmäßiger Sechsecke, welche unmittelbar an ein pflanzliches Parenchym oder an ein Plattenepithel erinnert. Die einzelnen Prismen stehen fast oder ganz senkrecht zu den beiden Hauptflächen der Schale, so daß deren Dicke an Stellen, wo die innere (Perlmutter-)Schicht fehlt, durch ihre Länge und deren beide Flächen durch ihre Enden gebildet werden. Man erhält noch eine befriedigendere Ansicht dieser Prismen, wenn man ein Plättchen so fein schleift, daß es ganz durchsichtig wird, wo man dann wahrnimmt, daß die Prismen selbst aus einer sehr homogenen Substanz zu bestehen scheinen, jedoch unter sich durch sehr bestimmte Flächen geschieden werden. Die Substanz der

Prismen ist im allgemeinen sehr durchsichtig, doch sieht man hier und da ein einzelnes, meist kleines Prisma, welches sogar bei einem nur $\frac{1}{400}$ Zoll dicken Plättchen noch von sehr dunkler Beschaffenheit ist. Diese Undurchsichtigkeit scheint aber davon herzurühren, daß einige Zellen stellenweise hohl und mit Luft gefüllt sind“ (G. ROSE, 5). Dieser völlig zutreffenden Schilderung G. ROSE's habe ich bezüglich Pinna nichts hinzuzufügen und gebe in Fig. 1, Taf. I, eine Abbildung von einem Flächenschliff durch die Prismenschicht, welche die Verteilung und relative Größe der „schwarzen Zellen“ sehr gut erkennen läßt. Der Deutung freilich, daß es sich hier um luftgefüllte Räume handelt, kann ich mich wenigstens für Anodonta, wo die dunklen Prismenquerschnitte an jedem Flächenbilde nahe der Schalenoberfläche viel zahlreicher, ja in der Ueberszahl erscheinen, aus später zu erwähnenden Gründen nicht anschließen. Ich gebe in Fig. 2 das Bild eines Präparates, welches den perlmutterfreien Schalenrand einer jüngeren Anodonta von außen gesehen darstellt. Man sieht, wie hier die hellen Prismen ähnlich vereinzelt zwischen den viel zahlreicheren dunklen stehen, wie es umgekehrt von den dunklen bei Pinna gilt. Jeder Flächenschliff, welcher die oberste, unmittelbar unter der Cuticula („Periostracum“) gelegene Schicht der Prismen der Beobachtung zugänglich macht, liefert bei Anodonta dasselbe höchst charakteristische Bild. Man erkennt hier auch auf den ersten Blick, daß es sich nicht um luftgefüllte Hohlräume, sondern um eine wirkliche dunkle Pigmentierung handelt, deren Farbenton zwischen Hellgrau, Bräunlichgelb und tiefem Schwarz wechselt. Je tiefere Schichten der Prismenlage durch den Schliff bloßgelegt sind, desto seltener findet man gefärbte Prismenquerschnitte, auch ist dann die Färbung bei Anodonta niemals schwarz, sondern meist heller oder dunkler braun. Häufig findet man kleine dunkle und viel größere und zugleich spärlichere helle, farblose Prismen in sehr charakteristischer Anordnung, indem die ersteren ringförmig, in mehrfacher Lage um die vereinzelt großen Prismen gruppiert erscheinen (Fig. 2). Nach MOYNIER DE VILLEPOIX (6) soll die dunkle Färbung vieler Prismen von Anodonta durch Ablagerung von körnigem Pigment zwischen je 2 Querstreifen bedingt sein (l. c. p. 479). Ich habe mich davon nicht überzeugen können.

Betrachtet man einen Querschliff durch die Prismenschicht von Pinna, der parallel mit den Achsen der Prismen geführt

wurde, so sieht man, daß, während viele Prismen durch die ganze Dicke der Schicht, und wo diese die Schale allein bildet, dieser letzteren hindurchgehen, andere sich zwischen diesen zuspitzen und auskeilen. Jeder solche Schliff läßt auch sofort die außerordentlich verschiedene Dicke der Prismen erkennen (Fig. 3), die ja auch schon auf Flächenschliffen auffällt. Querschnitte zeigen nun, daß die langen Prismen im allgemeinen von der Schalenoberfläche nach innen hin an Dicke zunehmen und daß gleichzeitig in derselben Richtung die Zahl der kurzen, spitz endigenden (sich auskeilenden) Prismen abnimmt. In Bezug auf den ersteren Punkt muß ich jedoch ausdrücklich bemerken, daß, wie ich mich an einem Präparat mit völlig isolierten Prismen von *Pinna* überzeugt habe, vielfach ein Wechsel der Dicke in der Kontinuität eines und desselben Prismas vorkommt; namentlich an sich auskeilenden Individuen habe ich häufig eine plötzliche und unvermittelte Abnahme des Querschnittes etwas über der spitzen Endigung beobachtet. Ein sehr langes, anscheinend ganz unversehrt isoliertes Prisma war in der Mitte am dicksten und verlief nach beiden Enden hin (ohne auszukeilen) schmal. Der unmittelbare Einfluß der nächst benachbarten Prismen wird in jedem solchen Falle am meisten maßgebend sein und prägt sich auch sehr schön in den oft vorhandenen Kannellierungen aus, in welche ursprünglich zweifellos auskeilende Prismen der Umgebung paßten. Dadurch gewinnen die Enden größerer, auskeilender Prismen oft ganz das Aussehen kantiger Lanzenspitzen. Man hat es demnach in der Nähe der Schalenoberfläche mit einer fast zusammenhängenden Lage schmaler und kurzer Prismen zu thun, von denen bei weitem die meisten sozusagen unterwegs endigen, d. h. die innere Begrenzungsfläche der Prismenschicht nicht erreichen. Es ist infolgedessen die Zahl der Prismen innerhalb einer gegebenen Fläche nahe der Schalenoberfläche viel größer als in der Mitte oder gar in der Nähe der inneren Begrenzungsfläche. Prägt sich dieses Verhalten schon ganz deutlich bei *Pinna* aus, so ist es doch noch unvergleichlich viel auffälliger bei der Perlmuschel (*Margaritana margaritifera*), wo die Prismenschicht vielfach nicht eine einheitliche Lage darstellt, sondern aus mehreren ganz scharf voneinander abgesetzten Etagen besteht, von denen jede einzelne offenbar einer gewissen Wachstumsperiode der Schale entspricht (Fig. 3).

Hier sieht man nun sehr klar, wie jede solche Teilschicht der ganzen Prismenlage an der von dem inneren Perlmutterüberzug abgekehrten, also der Schalenoberfläche näher liegenden Fläche mit ganz kurzen, nur als kegelförmige Warzen nach innen vorspringenden Prismen beginnt, zwischen welchen sich alle möglichen Stadien auskeilender, längerer Formen finden, während nur relativ wenige Prismen beide Grenzflächen einer solchen „Etagé“ berühren.

Die Prismenschicht besteht somit nicht allein aus wirklichen Prismen, sondern zum guten Teil aus kegelförmigen oder, mit Rücksicht auf die mehrflächige Begrenzung, aus pyramidenförmigen Gebilden von sehr verschiedener Länge. In seinem merkwürdigen, an richtigen Beobachtungen wie falschen Theorien gleich reichen Buche über „nicht celluläre Organismen“ hat NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (7) diese Verhältnisse bereits ganz richtig abgebildet (l. c. Taf. XII, Fig. 60). In Fig. 57 A und B, Taf. XI, giebt er ferner auch Abbildungen von Flächenschliffen durch die Prismenschicht, einmal dicht über der Grenze des Perlmutters und dann unmittelbar unter der äußeren Schalenfläche. Man erkennt beim Vergleich die außerordentliche Reduktion der Prismenzahl, sowie auch die Vergrößerung des Querschnittes der einzelnen Individuen in der Richtung von außen nach innen.

Die nächstliegende Deutung dieser Strukturverhältnisse dürfte wohl die sein, daß ursprünglich bei der Bildung einer Prismenschicht immer viel mehr Prismen angelegt werden, als schließlich zur vollen Entwicklung gelangen. Ein nicht unbeträchtlicher Teil derselben bleibt sozusagen rudimentär und bildet dann jene längeren und kürzeren Kalkpyramiden.

Je mächtiger die Prismenschicht in einem gegebenen Falle überhaupt entwickelt ist, desto deutlicher werden sich die geschilderten Strukturverhältnisse im allgemeinen ausprägen. Daher machen sie sich auch viel weniger geltend bei den relativ dünnchaligen Anodonten, obschon sie auch hier in jedem einzelnen Falle ohne Schwierigkeit zu konstatieren sind. In der Nähe der Schalenoberfläche erscheinen die Elemente der Prismenschicht bei Anodonta häufig nicht regelmäßig begrenzt und im Querschnitt polygonal, sondern vielfach unregelmäßig eingekerbt und selbst tief eingeschnitten oder gelappt (Fig. 4).

Wenn G. ROSE (l. c.) die Prismen als aus „einer sehr homogenen Substanz“ bestehend beschreibt, so kann damit nur das Aussehen des Querschnittes gemeint sein, da die Längsansicht die

Nicht-Homogenität sofort verrät. An genügend dünnen Schliffen, noch besser an völlig isolierten Prismen von *Pinna*¹⁾ erkennt man schon bei schwächerer Vergrößerung leicht eine regelmäßige und äußerst zierliche Querstreifung, welche den Prismen völlig das Aussehen von quergestreiften Muskelfasern giebt. Die Streifen sind sehr zart und liegen für kurze Strecken in ganz gleichen Abständen voneinander, dabei ist die Streifung bald enger, bald weiter, oft so außerordentlich fein, daß ich sie mit Objektiv D (Zeiß) noch nicht aufzulösen vermochte und der ganze Abschnitt den Eindruck eines verwaschenen grauen Bandes machte. An anderen Stellen wieder liegen die Querstreifen weit voneinander entfernt, so daß ein und dasselbe Prisma in verschiedenen Segmenten bezüglich der Querstreifung ein sehr wechselndes Bild bietet. Oft wechseln weit gestreifte mit eng gestreiften Zonen auf längere Strecken hin ganz regelmäßig ab und man erhält täuschend den Eindruck, wie von einer Muskelfaser mit fixierten Kontraktionswellen. Ausnahmslose Regel ist es, daß in einem und demselben Querschliff die Querstreifung durch alle miteinander noch im Zusammenhang stehende Prismen in gleicher Weise hindurchgeht, woraus sich die Gleichzeitigkeit der Bildung dieser Strukturen ohne weiteres ergibt. Daß es sich bei dieser Schichtung um eine regelmäßige Aufeinanderfolge physikalisch und, wie gleich hinzugefügt sei, auch chemisch verschiedener Substanzen handelt, welche wie die Verdickungsschichten einer Pflanzenzellenmembran successive von innen her abgelagert werden, kann nach dem Gesagten nicht zweifelhaft sein.

Alle die geschilderten Strukturverhältnisse finde ich mit voller Deutlichkeit auch an den isolierten, riesig entwickelten, scharfkantigen Prismen einer fossilen *Pinna* ausgeprägt, welche ich in der Sammlung v. KÖLLIKER's gefunden habe.

Die schon hervorgehobene Aehnlichkeit der Prismen mit quergestreiften Muskelfasern wird noch dadurch wesentlich gesteigert, daß sich neben der beschriebenen Querschichtung zugleich auch eine längsfaserige Struktur an vielen Stellen sehr deutlich bemerkbar macht. An einem Querschliff der Prismen-

1) Es liegt mir ein wundervolles derartiges Präparat vor, das ich der Güte des Herrn Geh.-Rat v. KÖLLIKER verdanke, dessen Herstellungsmethode mir nicht bekannt ist. Es zeigt ganz isolierte lange Prismen und Stücke von solchen ohne jede Spur organischer Zwischensubstanz (Fig. 5).

schicht von *Pinna* aus der v. KÖLLIKER'schen Sammlung stellt sich dieselbe als eine Streifung dar, welche durch die ganze Dicke der Prismen verfolgt werden kann und vielfach nicht parallel der Längsachse verläuft, sondern gegen dieselbe sehr merklich geneigt ist. Manchmal ist diese Neigung so beträchtlich, daß man von einer neben der Querstreifung bestehenden Schrägstreifung sprechen kann. Alles dies weist auf eine sehr komplizierte innere Gliederung der Prismensubstanz hin.

So sehr nun die Prismen der verschiedensten Muscheln in der Längsansicht, namentlich aber im isolierten Zustande in ihrer Totalität einen sozusagen „mineralischen“ Eindruck machen und ohne nähere Untersuchung zweifellos als einheitliche Krystallindividuen aufgefaßt würden, so überzeugt man sich doch leicht, daß jedes einzelne Individuum nicht nur von organischer Substanz umhüllt, sondern auch reichlich von solcher durchsetzt wird. Löst man nämlich den Kalk durch vorsichtige Behandlung mit Säuren weg, so bleibt, wie seit lange bekannt, ein Gerüst oder Skelett übrig, welches in allen Details das ursprüngliche Prisma wiederholt. Handelt es sich um einen Schliff parallel der Schalenfläche, also senkrecht zur Längsachse der Prismen, so bleibt die polygonale Felderzeichnung völlig erhalten, und jedes Feld erscheint von den benachbarten durch eine bräunlichgelbe Zwischensubstanz getrennt, welche meist ziemlich reichlich vorhanden ist und an einem mir vorliegenden Präparat von *Pinna* vollkommen homogen erscheint. Die Aehnlichkeit mit einem Querschnitt durch ein verholztes Pflanzenparenchym ist in solchem Falle außerordentlich groß (Fig. 6), und man kann sich nicht wundern, wenn CARPENTER zu der Ansicht gelangte, daß die Prismen durch Verwachsung von Mantelepithelzellen entständen. Er läßt diese wie Knorpelzellen im Innern einer Intercellularsubstanz entstehen, welche in dem Maße, als die Zellen sich vergrößern, allmählich zurücktritt; hierauf sollen die Zellen Kalk in sich aufnehmen, um schließlich, sich gegenseitig abplattend, eine polygonale Gestalt anzunehmen.

An entkalkten Schliffen senkrecht zur Ebene der Schalen, also parallel zur Längsachse der Prismen, oder auch an dickeren Flächenschliffen, wo an etwas gedrückten Stellen Prismen im optischen Längsschnitt erscheinen, erkennt man auf deren Wänden ganz deutlich dieselbe Querstreifung, wie sie auch vor der Entkalkung sichtbar war (Fig. 7). Ich konnte mich jedoch an solchen Präparaten nicht mit Sicherheit davon überzeugen, ob es sich hier

um den optischen Ausdruck von organischen Querscheiben handelt, welche die ganze Dicke der betreffenden Prismas von Stelle zu Stelle durchsetzen, oder nur um ein Strukturverhältnis der organischen Längswände der Prismen. Die Resultate der optischen Untersuchung, auf welche ich noch zurückkomme, sprechen, soweit es sich um die feinen und feinsten Querstreifen handelt, entschieden für die letztere Annahme, obwohl es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß gewisse dickere Querlinien in der That organischen Querscheidewänden entsprechen, die längere Segmente der Prismen voneinander trennen.

An stark mit Chromsäure geätzten Querschliffen der Prismenschicht von *Meleagrina* tritt nach NATHUSIUS-KÖNIGSBORN die lamelläre Schichtung sehr deutlich hervor. „Die Masse, welche von den Septen (d. h. Prismenwänden) eingeschlossen wird, hat eine körnige Beschaffenheit angenommen und ist dadurch ziemlich undurchsichtig geworden, und in derselben sieht man bei tiefer Einstellung helle, zarte Querstreifen, welche den dunkeln Linien entsprechen, die in den ungeätzten Schliffen die Lamellen bezeichnen“ (l. c. Taf. XII, Fig. 61). An gänzlich entkalkten Partien sieht man vielfach an Stelle der erwähnten hellen Streifen matte dunkle Linien, welche sich aber nur schwach abheben. Es würde sich demgemäß nicht um bloße Spalten handeln, sondern um *Membranen*, die nach vollständiger Einwirkung des Lösungsmittels zurückbleiben (NATHUSIUS, l. c. S. 88).

Sowohl diesen, wie insbesondere auch der die Prismen miteinander verbindenden Conchiolinmasse kommt nach NATHUSIUS-KÖNIGSBORN bei *Meleagrina* und auch in anderen Fällen eine besondere Struktur zu. An den organischen Prismenscheidewänden prägt sich dies durch eine, an Balsampräparaten oft tief schwarz erscheinende, grobe Querstreifung aus, welche offenbar einer gleichen Schichtung des kalkigen Inhaltes entspricht und von NATHUSIUS auf das Vorhandensein von luftgefüllten, untereinander parallelen Kanälchen innerhalb der Prismenwände bezogen wird. Darauf scheint vor allem der Umstand hinzuweisen, daß die Streifen nicht an allen Stellen schwarz aussehen, und daß ein und derselbe Streifen teilweise dunkel, anderenteils hell, bisweilen aber auch in eine Reihe von Strichen oder Punkten aufgelöst erscheint. Am allerdeutlichsten soll, wie NATHUSIUS bemerkt, die fragliche Struktur an Stellen hervortreten, wo es ein günstiger Zufall ermöglicht, an Schliffen die organische Hülle der Prismen im optischen Längsschnitt zu sehen. An einem mir vor-

liegenden Präparat sind solche Stellen sehr zahlreich zu finden, die auch genau das Bild liefern, wie es NATHUSIUS auf Taf. XII seines Werkes in Fig. 58 C darstellt. In der Deutung desselben kann ich jedoch mit ihm nicht übereinstimmen. Ich finde an einem vortrefflichen, entkalkten Querschliff der Prismenschicht von *Meleagrina* die einzelnen Elemente in Form und Struktur in allen wesentlichen Punkten völlig erhalten (Fig. 7). Betrachtet man ein solches Prisma oder, wie es wohl richtiger heißen würde, eine solche Prismenhülle bei stärkerer Vergrößerung, so erkennt man sofort, daß die am unentkalkten, in Balsam eingeschlossenen Präparate schwarz erscheinenden Querlinien hier bei Beobachtung unter Glycerin deutlich als helle Spalten hervortreten, und könnte hierüber noch ein Zweifel bestehen, so würde er durch den Umstand beseitigt, daß den Spalten entsprechend an zahlreichen Stellen des Präparates eine wirkliche Trennung der Conchiolinhülle in übereinander liegende ring- oder gürtelförmige Segmente erfolgt ist. Es scheint dies darauf hinzuweisen, daß diese ziemlich gleich breiten Reifen schon ursprünglich ganz voneinander getrennte Gürtel darstellen, deren schmale Zwischenräume sich leicht mit Luft füllen. Außer der dadurch herbeigeführten groben Segmentierung der Prismenscheidewände prägt sich an denselben auch noch in allen Details jene feinere und feinste Querstreifung aus, die an den unentkalkten Prismen so deutlich hervortritt.

Wie die trennenden Scheidewände eines Pflanzenparenchyms den verschmolzenen Cellulosehüllen je zwei benachbarter Zellen entsprechen, so verhält es sich auch bei dem Conchiolingerüst der Prismen, und da, wie schon bemerkt, die Querschichtung in allen Elementen in ähnlicher Weise übereinstimmt, wie etwa die Querstreifung der Fibrillen einer und derselben Muskelfaser, so treffen natürlich auch jene Spalten benachbarter Prismenwände genau aufeinander. Daß es daher auf diese Weise zur Entstehung ganz schmaler, ringförmiger Lücken (Spalten) innerhalb der gemeinsamen Zwischensubstanz kommen muß, ist nicht zu bezweifeln. Was aber die Bilder anlangt, die v. NATHUSIUS als Längsschnitte der Prismenscheidewände deuten zu sollen glaubt, so handelt es sich dabei sicher um nichts anderes als um die Seitenränder von Prismen, welche so angeschliffen sind, daß die Vorderwand fehlt und die von hinten her (d. h. der vom Beobachter abgekehrten unteren Fläche im Präparate) aufgebogenen Seitenwände mit ihren

luftefüllten Spalträumen im optischen, etwas schrägen Längsschnitt gesehen werden.

Neben den ringsumlaufenden Spalten finden sich in den organischen Prismenscheidewänden bei *Meleagrina* an vielen Stellen auch runde, luftefüllte Hohlräume von sehr wechselnder Größe, welche oft sehr dicht beisammenstehen und dann ganze Strecken der Prismen wie punktiert erscheinen lassen (Fig. 8). Diese Hohlräumchen sind an entkalkten Präparaten, wo sie nicht mit Luft gefüllt sind, viel schwerer zu sehen, und man thut gut, von der Anwendung starker Aufhellungsmittel abzusehen. Unter Wasser erscheinen gewisse Partien der Prismenwände geradezu schaumig oder wabig, und man erinnert sich unwillkürlich an jene weitverbreiteten Strukturen organischer und anorganischer Substanzen, welche von BÜTSCHLI in den letzten Zeiten zum Gegenstand so erfolgreicher Studien gemacht wurden. Von ähnlichen kleinen Hohlräumen sind nach v. NATHUSIUS auch die Querscheidewände der Prismen durchsetzt. „Stellt man . . . genau auf die Oberfläche eines Flächenschliffes durch die Wabenschicht (d. h. Prismenschicht) von *Meleagrina* ein, daß die Konturen der Septen in voller Schärfe erscheinen, so zeigt der Inhalt des Netzes, welches durch ihre Querschnitte gebildet wird, nur eine gewisse Trübung und Unklarheit. Senkt man nun allmählich den Tubus, so tritt plötzlich ein Moment ein, wo in diesem Inhalt eine Lage ganz feiner, dunkler Körnchen von ziemlich unregelmäßiger Gestalt und meistens unter $0,5 \mu$ Durchmesser sichtbar wird. . . . Beim weiteren Senken des Tubus werden sie hell, sind also Hohlräumchen. Ihr gleichzeitiges Ein- und Austreten aus dem Focus beweist, daß sie eine horizontale Lage bilden und nicht etwa in der Masse zerstreut sind, was vollständig mit dem Bilde der Querschleife übereinstimmt, und ist durch eine solche Koincidenz aller Beobachtungen wohl zur Genüge nachgewiesen, daß auch die lamelläre Schichtung durch feine, organisierte, mit Hohlräumchen versehene Membranen bewirkt wird, daß also hier noch eine zweite Septierung vorliegt, und die . . . Prismen solche eigentlich nicht sind, sondern, wie eine Geldrolle die einzelnen Geldstücke umschließt, aus einem System übereinander liegender dünner Scheibchen gebildet werden, welche durch parallel gespannte Membranen voneinander gesondert sind“ (NATHUSIUS, l. c. S. 89).

Auch v. GÜMBEL (8) giebt an, daß er sich an entkalkten,

zerfetzten Prismen auf das bestimmteste von dem Vorhandensein solcher Querwände überzeugt habe, „welche nach dem Aetzen neben unregelmäßigen Fältchen mit kleinsten, netzförmigen, meist eckigen Grübchen dicht besetzt erscheinen, vor dem Aetzen aber fein punktiert sich erweisen“. Es ist leicht ersichtlich, daß bei rascher und energischer Säurewirkung die zarten, quer durch die Prismen hindurchziehenden Scheidewände infolge der lebhaften Gasentwicklung leicht zerrissen werden, so daß in solchem Falle der Innenraum hohl oder nur mit schwachen Resten der Querhäutchen hier und da versehen erscheint.

Bei *Anodonta*, besonders in der Nähe des Schalenrandes, ist die organische Grundmasse bisweilen nicht nur in Form von Querscheidewänden entwickelt, sondern es finden sich auch Längssepten, welche von der Peripherie her mehr oder weniger tief in die Substanz der Prismen einschneiden und so eine Art von Kanellierung oder Faltung derselben erzeugen (Fig. 4 und 9). Es war schon oben von jenen eigentümlichen Querschnittsbildern die Rede, wo die Begrenzungslinie der Prismen nicht polygonal oder kreisförmig, sondern unregelmäßig gelappt und gefaltet erscheint. Denkt man sich die so entstehenden Längsspalten mit Conchiolin ausgefüllt, so erhält man die eben erwähnten, parallel der Prismenachse verlaufenden Septen, welche aber niemals die Achse selbst erreichen. In Fig. 9 gebe ich die Abbildung von zwei durch Säure entkalkten Präparaten, an welchen diese ziemlich verwickelten Strukturverhältnisse sehr klar hervortreten.

Die Conchiolinmasse als eigentliche Grundsubstanz der Schalen erscheint in den von mir untersuchten Fällen niemals ganz farblos, sondern stets mehr oder weniger intensiv gefärbt. Der Farbenton wechselt speciell bei *Anodonta* sowohl bei verschiedenen Individuen, wie auch an verschiedenen Stellen einer und derselben Schale innerhalb sehr weiter Grenzen, zwischen Gelb, Grün, Braun, Grau und Schwarz. In der Regel scheint die Färbung der Muscheln, wenn nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise an die organische Grundsubstanz der Schalen gebunden zu sein; doch giebt es Fälle, wo sicher auch die Prismen selbst gefärbt erscheinen. Inwieweit dies bei der sog. „blauen Schalenschicht“ von *Mytilus* der Fall ist, ist mir aus eigener Anschauung nicht bekannt. Da aber thatsächlich nur der Prismenlage eine blaue oder an jüngeren Tieren violette Farbe zukommt, während der äußerste nicht verkalkte Schalenüberzug (*Periostracum*) nach *NATHUSIUS* dunkel-olivengrün oder auch leuchtend gelb-

rot erscheint, so dürfte die blaue Färbung wohl hauptsächlich der Kalkmasse der Prismen zugehören, da, wie später gezeigt werden wird, ein prinzipieller Unterschied zwischen der „Cuticula“ der Schalen (dem Periostracum) und der Substanz der Prismenscheidewände nicht existiert.

An einem großen Schliff durch die Schale von *Pinna nigra*, senkrecht zur Längsachse der Prismen, erscheinen innerhalb größerer Bezirke die Querschnitte mehr oder weniger tief rosenrot gefärbt, und zwar anscheinend in ganz diffuser Weise. Ein zweites, gleichartiges, aber entkalktes Präparat der v. KÖLLIKER'schen Sammlung zeigt jedoch, daß die Pigmentierung in diesem Falle ganz vorwiegend der organischen Grundsubstanz (den Prismenwänden und Querscheiben) zukommt, da dieselben auch nach der Entkalkung noch einen ganz ähnlichen Farbenton erkennen lassen. An den kleinen grauen bis schwarzen Prismen der äußersten Schalenlage von *Anodonta*, unmittelbar unter der Cuticula, läßt sich endlich zeigen, daß die Pigmentierung teils der Kalkmasse der Prismen, teils aber auch der organischen Zwischensubstanz zukommt. Man findet nämlich auch nach Entfernung des Kalkes die gleichen Verschiedenheiten der Helligkeit der Prismenquerschnitte erhalten, allerdings aber in wesentlich geringerer Schärfe ausgeprägt. Es ist dies zugleich ein weiterer und ganz schlagender Beweis dafür, daß die „black cells“, wenigstens in dem eben erwähnten Falle, nicht durch lufthaltige Räume erzeugt werden. Aehnlich wird es sich wohl auch bei den in verschiedenen Nuancen gelblich bis braun gefärbten Prismen verhalten, welche sich allenthalben bei *Anodonta* finden. Sehr häufig erscheint hier die Schale bei jüngeren Exemplaren schön flaschengrün gefärbt. Nach Entkalkung findet man in jedem solchen Falle nicht nur den äußersten Ueberzug der Schale (das Periostracum), sondern auch die Scheidewände der Prismen in gleicher Weise schön gefärbt, so daß die Gesamtfärbung hier sicher nicht auf eine Pigmentierung der Prismen selbst, sondern lediglich auf eine solche der Zwischensubstanz zu beziehen ist.

Während in den bisher genannten Fällen die Schale innerhalb einer mehr oder weniger breiten Randzone lediglich aus dem rein organischen Oberhäutchen (Cuticula, Periostracum) und der darunter gelegenen Prismenschicht besteht, wird diese letztere innen weiterhin von der bisweilen zu großer Mächtigkeit gelangenden Perlmutterschicht überwallt, deren völlig verschiedene

Struktur ein, wie mir scheint, sehr wichtiges Moment für die Beurteilung der Schalenbildung überhaupt darstellt. Denn faßt man die Schale als ein Produkt des Mantels auf, so beweist der Umstand, daß verschiedenen Bezirken der Manteloberfläche entsprechend die Eigenschaften dieses Produktes total andere sind, zur Genüge, daß die Bildung der Schalensubstanz nicht unabhängig vom Tierkörper erfolgt, sondern in engster Beziehung zur Thätigkeit spezifischer lebendiger Zellen steht.

Seit lange ist es bekannt, daß die Perlmuttersubstanz aus übereinander geschichteten dünnen Lamellen besteht. Bei *Pinna nigrina*, wo die Perlmutterlage vom Schlosse aus kaum bis zur Hälfte der Prismenschicht reicht, wird sie nach G. ROSE von „äußerst dünnen, durchsichtigen Blättern gebildet, die teils glatt, teils mehr gerunzelt übereinander liegen. Die Falten liegen in mehr oder weniger parallelen Richtungen nebeneinander“. Auf diesen Umstand führt ROSE und mit ihm fast alle späteren Autoren das sehr charakteristische Aussehen von Flächenschliffen durch die Perlmuttersschicht zurück, welche regelmäßig „ein System feinzackiger Linien zeigen, welche mannigfach wechselnde Figuren bilden, weil die Schlibfebene die Blättchen in ihren Falten oder Wellen schneidet“ (NATHUSIUS).

Dieser Auffassung entspricht auch die Beschreibung, welche (1862) BRONN in seinen Klassen und Ordnungen von der histologischen Struktur der Perlmuttersschicht giebt (Bd. III, 1. Abt., S. 346). Nach ihm besteht dieselbe „aus zahllosen, äußerst dünnen Blättchen, welche vom Schlosse aus um so weiter nach dem gegenüberstehenden Schalenrand reichen, je jünger sie sind, d. h. je weiter zur Zeit ihrer Entstehung dieser Rand schon vom Schlosse entfernt gewesen ist. Ihre Anzahl wächst daher mit dem Alter und der Dicke der Perlmuttersschicht. Ihre Ränder decken sich nicht, sondern liegen treppenartig übereinander, indem jedes spätere Blättchen dieser Art seinen Rand über den des vorangehenden hinauschiebt. Diese Blättchen sind ferner nicht eben, sondern fältelig, in dessen Folge die Ränder keine einfachen, sondern wellige und zackige, ganz unregelmäßige Linien bilden“ (l. c. p. 346).

Mit dem Bilde eines Flächenschliffes durch die Perlmuttersubstanz mit seinen zahlreichen, mehr oder weniger parallel nebeneinander herlaufenden Zickzacklinien ist nun, wie E. EHRENBAUM (9) hervorgehoben hat, das Aussehen eines Querschliffes schwer

in Einklang zu bringen. „Man bemerkt hier regelmäßig als Ausdruck einer lamellären Schichtung Systeme von äußerst zahlreichen, fast ganz gerade und parallel untereinander verlaufenden Linien, die bei ihren geringen Abständen voneinander oft eine solche Feinheit zeigen, daß sie jeder Wiedergabe durch die Zeichnung zu spotten scheinen“ (vergl. Taf. I, Fig. 3) An vielen Stellen sollen die parallelen Linien der Lamellen durch senkrechte Querwände miteinander verbunden sein, wodurch das Ganze ein „auffallend backsteinartiges Aussehen“ erhält.

Durch ein höchst eigenartiges Strukturverhältnis der unmittelbar unter den jüngsten Perlmutterlagen in der Nähe des Schalenrandes gelegenen Prismen ist nun, wie ich glaube, EHRENBAUM zu einer ganz irrümlichen Auffassung des Baues und der Bildungsweise der Perlmutterschicht gekommen. Ich halte mich zu dieser Meinung berechtigt, weil das, was ich bei *Anodonta* sehe, mit dem, was EHRENBAUM von *Mytilus* beschreibt und abbildet, annähernd übereinstimmt.

„Wenn man eine genügend junge und durchsichtige ganz frische Schale (von *Mytilus*) von innen betrachtet, so bemerkt man nach EHRENBAUM mit dem Mikroskop auf der Oberfläche höchst eigentümlich begrenzte Schalenteile, die zwischen und in ihrer Substanz entsprechend begrenzte Räume frei lassen und also keine kontinuierliche Schicht bilden“ (l. c. Fig. 4).

Es sollen nun diese Gebilde dadurch entstehen, „daß — vielleicht abwechselnd — immer nur einzelne Bezirke der secernierenden Epithelzellen (der Manteloberfläche) in Funktion sind“. EHRENBAUM giebt sogar an, es sei ihm bei *Anodonta* (wo er also offenbar analoge Strukturen fand) gelungen, „das Epithel noch im Zusammenhang mit diesen seltsamen Bildungen darzustellen“. „Beim Fortgang des Absonderungsprozesses werden dann auch die anfänglich frei gebliebenen Stellen mit Sekretionsmasse angefüllt. Dadurch ist dann aber gleich von vornherein der Grund zur Septierung jeder einzelnen Lamelle gegeben und man versteht, weshalb dieselben mit Leichtigkeit stets jene Zickzackbegrenzung annehmen, beim Schleifen ebensowohl, wie beim einfachen Zerschneiden.“ Die zahllosen parallelen Zickzacklinien eines Flächenschliffes durch die Perlmuttersubstanz würden demnach nur „durch die im Verhältnis zur Dünne der Schichten unvollkommene Schleifmethode hervorgerufen, wodurch die Ränder alle herausgebrochen werden“. Sie „sind also nicht, wie meist angegeben wird, ein Ausdruck der

welligen Biegungen der Lamellen; denn die Lamellen sind gar nicht gebogen, wie der Querschnitt zeigt, sondern sie verlaufen fast ganz eben in einer Furche“.

So unzweifelhaft richtig dieser letztere Satz ist, so wenig kann ich der Behauptung EHRENBAUM's beistimmen, daß die Perlmuttersubstanz innerhalb jeder einzelnen Lamelle diskontinuierlich abgelagert wird. Ich muß aus diesem Grunde noch etwas näher auf die Beziehungen zwischen Prismen- und Perlmutter-schicht eingehen.

Wenn man eine größere Zahl jüngerer Anodonten-Schalen durchmustert, die noch ausreichend dünn und durchscheinend sind, um nach Abschaben der gefärbten Cuticula unmittelbar eine mikroskopische Untersuchung zu gestatten, so bemerkt man bei Betrachtung des Schalenrandes von innen her in sehr vielen, man kann vielleicht sagen in der Mehrzahl der Fälle, dicht unter den jüngsten Perlmutter-schichten, ein System dunkler, mäandrischer Linien von ziemlicher Breite und dunkler Färbung. So ohne weiteres ist es nicht ganz leicht, sich über die wirkliche Lage derselben zu orientieren, und man könnte sie bei Anwendung schwächerer Systeme ebenso gut für über wie unter der dünnen und durchsichtigen Perlmutterlage befindlich ansehen. Bei stärkerer Vergrößerung freilich überzeugt man sich sofort, daß es sich im gegebenen Falle um eine besondere Struktur der Prismen-schicht handelt. Um diese nun genauer untersuchen zu können, habe ich ein Verfahren angewendet, welches sich mir auch in der Folge als ein Ersatz des langwierigen Schleifens sehr vorteilhaft erwiesen hat, indem es gestattet, in verhältnismäßig kurzer Zeit ganz dünne Lamellen in der Flächenrichtung eines Schalenstückes herzustellen. Es besteht in der Aetzung mit ziemlich starker Salzsäure, und zwar entweder nur von der Außen- oder Innenseite oder von beiden Seiten her, bis die genügende Dünne erreicht ist.

Speziell in dem eben erwähnten Falle wird das zu untersuchende Schalenstückchen von außen her angeätzt, indem man einen Tropfen Salzsäure in ein Uhrschälchen bringt und das gehörig getrocknete Schalenstück so auflegt, daß nur die äußere Oberfläche mit der Säure in Berührung kommt. Man muß natürlich den Säuretropfen oftmals erneuern und jedesmal die entkalkte Schicht durch Schaben mit einem Messer entfernen, bis die Strukturverhältnisse, auf deren Untersuchung es ankommt, hinreichend klar hervortreten. In Fig. 10 ist ein derartiges Präparat mit

möglichster Genauigkeit wiedergegeben. Es handelt sich um ein Stückchen des Schalenrandes von *Anodonta*, von der Innenseite her gesehen, nachdem von außen so viel weggeätzt wurde, daß nur die an die Perlmutter-schicht grenzenden Prismen erhalten blieben. Man sieht, wie sich das gewöhnliche Bild der Prismenquerschnitte vom Rande her nach innen in höchst charakteristischer Weise verändert. Es handelt sich dabei vor allem darum, daß die Kalkmasse der Prismen in immer reichlicherem Maße von organischer Substanz durchsetzt wird. Zunächst entwickeln sich nur von einer oder wenigen Stellen der Peripherie her dünne Septen, oder es bildet sich ein organischer Achsenstrang. Indem weiterhin derartige Bildungen reichlicher auftreten, verlieren die Prismen schließlich vollständig ihren einheitlichen, individuellen Charakter und erscheinen aufgelöst in ein System kompliziert gefalteter Kalklamellen, deren Querschliff ein Bild liefert, welches im kleinen lebhaft an die gefaltete Oberfläche des Großhirns erinnert, wobei die Furchen der organischen Zwischensubstanz, die Windungen aber der Kalkmasse entsprechen. Vergleicht man dieses Bild mit dem, welches EHRENBAUM von der jungen Perlmutter-substanz bei *Mytilus* giebt, so dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß es sich in beiden Fällen um dieselben Strukturen handelt.

Ich muß nochmals ausdrücklich betonen, daß der eben geschilderte eigentümliche Bau der Prismengrenzschicht in den Fällen, wo er überhaupt vorkommt, immer nur auf eine ganz bestimmte Zone in der Nähe des Schalenrandes, unmittelbar unter der jüngsten Perlmutter-schicht beschränkt erscheint und wenigstens bei *Anodonta* niemals über die ganze Schale verbreitet vorkommt.

Es scheint sich dabei hauptsächlich um auskeilende Prismenschichten zu handeln, deren einzelne Elemente überhaupt nicht zu normaler Größe heranwachsen, sondern im jugendlichen Zustande von Perlmutter-substanz überwallt und damit allem weiteren Wachstum entzogen werden.

Untersucht man Flächenschliffe aus anderen, älteren Schalenbezirken von *Anodonta*, welche es gestatten, die Grenz-ebene zwischen Prismen- und Perlmutter-schicht zu überblicken, so bemerkt man, daß an manchen Stellen die Konturen der Prismen wie mit dunklen Knötchen besetzt erscheinen, welche, wie ein Querschliff lehrt, als optische Querschnitte kurzer, stäbchenförmiger Fortsätze anzusehen sind, mittels deren einzelne Prismen sozusagen in der Perlmutter-substanz wurzeln. Auch bei *Melea-*

grina sind derartige, aus organischer Substanz bestehende „Füßchen“ der Prismen von NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN (l. c.) beschrieben und abgebildet worden. Besonders mächtig entwickelt fand ich sie hier an Stellen, wo Prismenlagen in der Perlmutter-schicht auseinander (Taf. I, Fig. 3).

Was nun den Bau dieser letzteren anlangt, so muß vor allem daran festgehalten werden, daß jede einzelne der zahllosen parallel übereinander liegenden Lamellen eben und ungefaltet abgelagert wird und zwar, entgegen der Behauptung von EHRENBAUM, als kontinuierliche Schicht. Das oft beschriebene, charakteristische Bild eines Flächenschliffes durch die Perlmutter-substanz mit seinen zahlreichen parallelen, zierlich gezackten oder wellenförmig geschwungenen Linien (Fig. 11), deren gegenseitige Abstände nach den Rändern des Schliffes zu geringer werden, erklärt sich, wie ich glaube, ganz einfach bei Berücksichtigung des Umstandes, daß die Lamellen der Perlmutter-substanz nicht eine ebene, sondern eine gekrümmte Fläche überziehen. Dazu kommt noch, daß vom Schloßrande, als dem ältesten Schalenteil der Muschel, ausgehend, jede folgende neu gebildete Lamelle merklich über die nächstvorhergehende übergreift. Dementsprechend ist die Perlmutter-schicht in der Wirbel-höhle der Schale am dicksten, am Schalenrande am dünnsten. Das Uebergreifen der Lamellen bzw. ganzer Lamellensysteme erfolgt nun, wie man sich leicht durch Betrachtung der Perlmutter-lage nach Abschleifen der Prismenschicht überzeugen kann, keineswegs in einer dem Schalenrande genau parallelen Linie, sondern es verläuft der Rand der Lamellen vielfach unregelmäßig geschwungen oder gezackt. Es ist klar, daß unter diesen Umständen jeder Flächenschliff durch die Perlmutter-substanz ein System konzentrischer, untereinander paralleler Linien wird darbieten müssen, welche am Rande des Schliffes besonders dicht stehen und teils den Grenzlinien der schräg durchschnittenen Lamellen, teils den natürlichen Rändern derselben entsprechen.

Von besonderer Bedeutung hinsichtlich der Bildungsweise der Perlmutter-substanz, wie Schalenmasse überhaupt erscheint das Bild, welches die innerste, jüngste Perlmutter-schicht bei Untersuchung mit stärkeren Systemen darbietet. Man sieht dann regelmäßig bei Anschleifen der Perlmutter-substanz von außen her an genügend dünnen, durchsichtigen Stellen eine gleichmäßig über die ganze innere Oberfläche verbreitete polygonale Felderung, welche ohne allen Zweifel als Abdruck einer flächen-

haft ausgebreiteten Epithelschicht anzusehen ist, mit der die Perlmuttersubstanz offenbar während ihrer Bildung in so engem und unmittelbarem Zusammenhang stand, daß jede einzelne Zelle in der fertigen, mit Kalk imprägnierten Lamelle einen nach Form und Größe genau entsprechenden Eindruck hinterläßt.

Bekanntlich findet sich eine derartige Reliefzeichnung der Endflächen secernierender Zellen auf der Unterfläche erstarrender Sekrete gar nicht so selten und sind Beispiele namentlich bei den Chitinskeletten der Arthropoden vielfach bekannt. Die Zellenzeichnung der Perlmuttersubstanz hat auch schon EHRENBAUM bei *Mytilus* gesehen. „In einigen Fällen, und regelmäßig bei Anwendung von Aetzmitteln oder auf ganz entkalkten Schliffen bemerkt man, daß die ganze Schlißfläche eine polygonale Felderung zeigt, wobei die Grenzen der Polygone allemal mit den Zickzacklinien zusammenfallen.“ Auch NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN beobachtete bei *Mytilus* sowohl wie bei *Meleagrina* nach Aetzung von Flächenschliffen der Perlmuttersubstanz mit Chromsäure netzförmige Zeichnungen, die nach der beigegebenen Abbildung (Taf. VI, Fig. 37 B) ohne jeden Zweifel mit dem identisch sind, was ich auf der unversehrten Innenfläche von *Anodonta* sehe. Er ist natürlich weit entfernt, diese Zeichnung, obschon er sie als „ein organisches Strukturverhältnis“ betrachtet, mit Zellen irgend in Zusammenhang zu bringen. Aber auch EHRENBAUM scheint an eine direkte Beziehung zu den Zellen des Mantelepithels nicht gedacht zu haben. Er spricht von einer „prismatischen Gliederung der Perlmuttersubstanz, welche auf Flächenansichten in der polygonalen Felderung Ausdruck findet“ und bei *Mytilus* oft so auffallend sein soll, „daß sie die lamelläre Anordnung in den Hintergrund drängt“. „Die hier auftretenden Prismen sind indessen denen der äußeren Substanz (d. h. der Prismenschicht) sehr unähnlich. Sie verlaufen weniger gerade, sondern erscheinen wellig und durcheinander gebogen, so daß das Ganze oft den Eindruck eines Geflechtes macht. Auch stehen diese Prismen nicht immer lotrecht zur Ebene der Lamellen, sondern häufig etwas geneigt“ (EHRENBAUM, l. c. S. 16).

Ich habe bei *Anodonta* etwas Aehnliches nicht finden können, und nur bei einem sehr gelungenen Querschliff der Perlmuttersubstanz von *Meleagrina* aus der v. KÖLLIKER'schen Sammlung finden sich Strukturverhältnisse, welche vielleicht dem entsprechen, was EHRENBAUM beschreibt, obschon es schwer ist, sich darüber

ein sicheres Urteil zu bilden, da der genannte Autor keine Abbildungen gegeben hat.

Ich sehe an dem erwähnten Präparate außer einer sehr deutlichen Horizontalschichtung ein dieselbe schräg, etwa unter einem Winkel von 45° kreuzendes Liniensystem, welches aber so dicht ist, daß die dadurch abgegrenzten Substanzpartien eher den Eindruck von Fasern oder Fibrillen als von Prismen machen. Endlich erscheint jede dieser schräg verlaufenden Fibrillen wieder äußerst zart, senkrecht zur Längsachse quergestreift, so daß offenbar die eigentliche feinste Struktur eine äußerst komplizierte ist. Leider war ich infolge der Dicke des Deckgläschens nicht imstande, das betreffende Präparat mit ganz starken Linsen zu untersuchen.

GÜMBEL macht darauf aufmerksam, daß beim Zerdrücken dünner Blättchen der Perlmutterschicht dieselben in der Regel in „kleine Fragmente von rundlich-eckigen Umrissen und ausgezackten Rändern“ zerfallen, und hebt hervor, daß „dieses Zerfallen in eckige, dünne Schüppchen in hohem Grade für die Perlmutterschicht charakteristisch ist und sich bei keiner anderen Schalenschicht wiederfindet“. Vielleicht hängt diese Eigenschaft mit dem geschilderten zelligen oder richtiger gefelderten Bau zusammen.

II. Die Entstehung der „Prismen“ bei den Najaden (Anodonta).

Sobald man nur erst den höchst eigenartigen, feineren Bau der Prismenschicht gewisser Lamellibranchier-Schalen erkannt hatte, mußte sich, so sollte man denken, sofort die Frage in den Vordergrund drängen, wie solche wunderbare Bildungen, die gewissermaßen in der Mitte stehen zwischen Krystallen und organischen Gebilden, überhaupt entstehen und als was man sie eigentlich aufzufassen habe. Obwohl nun über die Bildungsweise der Molluskenschalen im allgemeinen seit den Zeiten RÉAUMUR'S und MERY'S viel und von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus diskutiert wurde, so ist doch auffallenderweise die Entwicklungsgeschichte der Prismen nur sehr wenig berücksichtigt worden, obschon sie sich, wie gezeigt werden wird, ohne alle Schwierigkeit feststellen läßt, jedenfalls sehr viel leichter als die der viel verwickelteren Strukturen der Gastropoden-Schalen. Sieht man ab von den älteren Zelltheorien BOWERBANK'S und CARPENTER'S,

die sich nur auf Untersuchung der fertigen Schalen stützten und leicht als irrig zu erweisen sind, so bleiben eigentlich nur 2 Arbeiten übrig, in welchen die Frage der Prismenentwicklung überhaupt zur Besprechung gelangt. Es ist das die schon mehrfach citierte Dissertation von EHRENBaum (9) und ferner die Abhandlung von FELIX MÜLLER „Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten“ in SCHNEIDER'S Zool. Beiträgen, Bd. I, 1886. Auf beide werde ich im folgenden wiederholt zurückkommen.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich nur auf Anodonta; bei der weitgehenden Uebereinstimmung, welche jedoch in allen Fällen, wo eine Prismenschicht deutlich entwickelt ist, im Bau derselben besteht, darf man wohl annehmen, daß auch die Bildungsweise derselben wenigstens in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen wird.

Für das Verständnis der Schalenbildung sind natürlich die Beziehungen der Schale zum Weichkörper, vor allem zu den Mantellappen und den Muskeln von entscheidender Bedeutung, und gerade in dieser Hinsicht besitzen wir die eingehendsten Untersuchungen über die Najaden. Die beiden Mantellappen, als deren Produkt im wesentlichen die Schale aufzufassen ist, nehmen ihren Ausgangspunkt vom Rücken des Mantels und wachsen von da abwärts nach vorn und hinten, so daß sie das Tier völlig umhüllen. In der Nachbarschaft des Rückens findet sich daher auch der älteste Teil der Schale, zugleich aber auch der am stärksten gewölbte, der Schalennabel (Umbo). Um denselben ordnen sich annähernd konzentrisch die Anwachsstreifen an, die Linien, welche zeigen, wie allmählich beim Wachstum der Mantellappen auch die Schale eine Vergrößerung erfahren hat. Am Rücken sind die beiden Schalen einander am meisten genähert und in den meisten Fällen durch das „Schloß“ verbunden. Dieses entsteht, indem Vorragungen der einen Schale, die Schloßzähne, charnierartig in Vertiefungen der anderen eingreifen. Während das Schließen der beiden Schalen bei den Lamellibranchiern durch besondere Muskeln bewirkt wird, die in Ein- oder Zweizahl quer durch den Muschelkörper von Schale zu Schale ziehen, wird das Oeffnen der Schale passiv durch ein elastisches Band (Ligamentum) besorgt, welches dorsal und nach außen von dem Unterstützungspunkt des Schlosses angeheftet ist und daher die dorsalen Schalenränder einander nähern, die ventralen in gleichem Maße voneinander entfernen muß, wenn seine Elasticität zur Geltung gelangt. Da die Schließmuskeln an der

Innenfläche der Schale besonders festhaften, verursachen sie hier Eindrücke, welche erhalten bleiben, auch wenn das Tier verwest ist, und selbst bei fossilen Muscheln noch einen sicheren Rückschluß auf Zahl und Beschaffenheit der Schließmuskeln gestatten (R. HERTWIG, Lehrb. d. Zool.).

Dies sind jedoch nicht die einzigen Stellen, wo bei den Najaden die Schale mit dem Weichkörper verbunden ist; betrachtet man die Schale von innen, so läßt sich leicht ein Randbezirk unterscheiden, welcher ein anderes Aussehen hat als der Rest der Schale und gegen diesen durch eine dem Schalenrande parallel verlaufende Linie, die Mantellinie, abgegrenzt ist. Auch sie entspricht Muskulinserktionen und zwar Muskelbündeln des Mantels selbst. Dieser besteht aus Bindegewebe, welches stark von Muskelementen durchsetzt ist, besonders am Rande, wo Längs- und Quermuskeln ihn durchziehen. Dieselben bilden starke Bündel, die sich dicht nebeneinander an dem unteren Teile der Schale parallel dem Schalenrande ansetzen und hier die Mantellinie bedingen. Auch am Ligament findet ein zarter Zusammenhang von Weichteilen mit der Schale statt.

Für die Frage der Schalen- und speciell der Prismenbildung ist jener Zusammenhang der wichtigste, welcher zwischen dem Schalenrande und den Mantellappen besteht. Betrachtet man nach Entfernung aller Weichteile eine Anodonta-Schale von innen, so erkennt man leicht, daß am Rande die noch nicht von Perlmutter überwallte Prismenschicht, sich beständig verdünnend, in einen nur aus organischer Substanz bestehenden blätterigen Saum ausläuft, welcher die sozusagen überragende Fortsetzung des äußeren organischen Ueberzuges der ganzen Schale darstellt. Man pflegt diesen gewöhnlich als Cuticula oder Periostracum zu bezeichnen. Es handelt sich dabei aber, wie gleich hier bemerkt sei, um nichts anderes als um die äußerste kalkfreie Schicht der organischen Grundsubstanz der Schale überhaupt und speciell der Prismenschicht derselben.

Untersucht man ganz vorsichtig vor Entfernung der Mantellappen, so erkennt man leicht, daß das Periostracum sich über den Schalenrand nach innen umschlägt und als ganz feine Membran mit dem Mantelrande verschmilzt. TULLBERG hat die betreffenden Verhältnisse bei *Mytilus*, MOYNIER DE VILLEPOIX bei *Anodonta* genauer untersucht und ich werde mich im folgenden an ihre Darstellung halten. Auch bei *Mytilus* erscheint das

Periostracum über die Schalenränder eingebogen und in einer Falte des Mantelrandes befestigt. Dieser innere umgeschlagene Teil (das „innere Periostracum“) nimmt nach außen, d. h. dem Schalenrande hin, an Dicke beständig zu, und der innerste Teil ist so dünn und zart, daß es TULLBERG nicht gelungen ist, an Querschnitten des Mantelrandes auch bei der stärksten Vergrößerung mit Bestimmtheit seine Grenze zu sehen, die jedoch ohne Zweifel im innersten Teile der Falte liegt, in welche das Periostracum eingesenkt ist (TULLBERG, l. c. Taf. V, Fig. 3 h).

Diese Falte nun, die sich längs des ganzen Mantelsaumes hinzieht, stellt eine spaltförmige Tasche dar, deren Wände allseitig von Epithelzellen ausgekleidet werden (l. c. Taf. V, Fig. 3, und Taf. IV, Fig. 5). Speziell der inneren Fläche der Tasche liegt das Periostracum, sich nach dem Grunde des Spaltes mehr und mehr verjüngend, fest auf und wird offenbar von den umgebenden Zellen ausgeschieden, ähnlich wie die Radula der Schneckenzunge vom Epithel der Radulascheide gebildet wird. Die mit dem Periostracum fest verbundenen Zellen der Innenwand sind ziemlich klein, cylindrisch, mit nicht gerade deutlichen Kernen versehen.

Als bemerkenswert bezeichnet TULLBERG eine eigentümliche Streifung der Zellsubstanz (l. c. Taf. V, Fig. 4). Vom Grunde der Tasche nach der Mündung hin nehmen diese Zellen an Höhe und Breite allmählich ab, während das aufliegende Periostracum in gleicher Richtung dicker wird. Der hauptsächlichste Teil des letzteren scheint nun, wie TULLBERG meint, nicht von diesen mit ihm angeblich fest verwachsenen (? B.) Zellen, sondern von der inneren freien Oberfläche des äußeren Blattes des Mantelsaumes abgesondert zu werden, welches mit sehr langen, cylindrischen Zellen bekleidet ist, die der Innenfläche des „inneren Periostracums“ gleitend aufliegen (l. c. Taf. V, Fig. 3).

Zu einem etwas anderen Ergebnis gelangte EHRENBAUM (1885). Derselbe beschreibt die Zellen, denen der jüngste Teil des inneren Periostracums bei *Mytilus* aufliegt, als deutlich begrenzte Gebilde von wechselnder Höhe „mit gleichmäßig körneligem Inhalt, während sie bei TULLBERG ohne scharfe Abgrenzung gegeneinander, auch vielfach ohne Kern mit ganz streifigem (faserigem) Inhalt erscheinen (EHRENBAUM, l. c. Fig. 3 und 5). TULLBERG läßt den äußeren Teil dieser Zellen selbst sich in Periostracum umwandeln, wie er denn auch für den Hummerpanzer eine gleiche

Metamorphose der chitinogenen Zellensubstanz annimmt, eine Ansicht, die auf HUXLEY zurückgeht, der in seiner berühmten Monographie über den Krebs, wie es scheint zum ersten Mal, von einer „chemischen Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper zu Chitin“ gesprochen und diese Art der Panzerbildung für den Krebs als wahrscheinlich hingestellt hat. Demungeachtet nimmt TULLBERG auch noch eine „Absonderung“ seitens der hohen Epithelzellen der äußeren Wand der Manteltasche an.

EHRENBAUM dagegen betrachtet das Periostracum als ein echtes Cuticularegebilde, d. h. nur durch Absonderung von seiten der die Manteltasche auskleidenden Epithelien erzeugt, eine Ansicht, die man, gestützt auf die anatomische Lagerung der Teile und zahlreiche Analogien der Skelettbildung niederer Tiere, als die bei weitem wahrscheinlichste wird bezeichnen müssen. Auch bei Anodonta steht nach EHRENBAUM das innere Periostracum, welches, wie oben schon erwähnt wurde, nach Verlassen der Mantelfalte noch sehr dünn ist und unter mannigfacher Faltenbildung zwischen Mantel- und Schalenrand verläuft, „in engster Beziehung zu den hier sehr ausgedehnten und zum großen Teil auf die Außenfläche des Mantels gerückten langen Zellen stehend, die das Material zum Dickenwachstum liefern“.

Die Anatomie des Mantelrandes von Anodonta und die Ursprungsverhältnisse des Periostracums aus einer bestimmten Falte desselben sind von MOYNIER DE VILLEPOIX (6) sehr ausführlich und, wie ich mich selbst überzeugt habe, in völlig zutreffender Weise geschildert worden (l. c. p. 495 f.), und ich darf wohl hier auf seine Darstellung verweisen. Als wichtigstes Ergebnis seiner Untersuchungen sei nur erwähnt, daß er entsprechend den 3 verschiedenen Schalenschichten (Periostracum, Prismenschicht und Perlmutterlage) auch 3 verschiedene Zonen des Mantel-epithels unterscheidet, von denen jede durch besondere spezifische Eigentümlichkeiten ihrer Elemente befähigt erscheint, eine gewisse Schalenschicht und zwar nur diese zu erzeugen. Fig. 12, welche ich der Arbeit von MOYNIER entlehne, und die einen Querschnitt durch Mantelrand und Schale einer jungen Anodonta von 10 mm Länge darstellt, zeigt sowohl den Ursprung des Periostracums aus der inneren Mantelfalte, wie auch die Entstehung der Prismen an der Oberfläche der äußeren (oberen) Falte außerordentlich deutlich. Man erkennt an dem Präparate auch sehr schön ein Struktur-

verhältnis, welches ich auch selbst an mehreren Schnitten konstatieren konnte und das für die Bildungsgeschichte der Prismen von großem Interesse ist. Zwischen der Oberfläche des Prismenepithels („*épithélium calcigène*“ MOYNIER) und der jungen Prismenschicht liegt eine amorphe, tinktionsfähige Masse, welche innen ganz deutlich die Abdrücke der unterliegenden Zellkuppen erkennen läßt. Es handelt sich hier zweifellos um ein Sekret der betreffenden Epithelschicht und wahrscheinlich um das Bildungsmaterial für die wachsenden Prismen.

Es seien schließlich noch die Angaben erwähnt, welche neuerdings (10) THIELE über den Mantelrand von *Arca noae* und seine Beziehungen zur Schale gemacht hat. Man erkennt hier, wie der Querschnitt zeigt (l. c. Fig. 7), 3 Falten, die, wie es scheint, zur Bildung verschiedener Schalenschichten in Beziehung stehen. „Die innerste Falte liegt frei, ohne vom Periostracum bedeckt zu sein, welches von einem hohen Epithel zwischen der innersten und mittelsten Falte entspringt. Es scheinen zwei gegenüberliegende Stellen am Grunde dieser Falte dem Periostracum seine erste Entstehung zu geben, hauptsächlich ein Streifen der Mittelfalte, wo man unmittelbar über den Zellen manchmal eine cilienartige Streifung wahrnimmt, die weiter in das Periostracum ausläuft; gegenüber liegen einige durch besondere Höhe ausgezeichnete Zellen, die auch bei der Bildung dieser äußersten Schalenschicht eine Rolle spielen dürften.“ „Am Grunde der innersten Falte liegt ein Haufen subepithelialer Drüsenzellen, deren Ausmündung (l. c. Fig. 7 bei *e*) an dem Periostracum liegt. „Diese Drüse, die sich auch bei *Arca barbata* findet und bei *Pectunculus glycymeris* sehr stark entwickelt ist, bezeichnet THIELE als „Drüse des Periostracums“.

„Es soll damit nicht gesagt sein, daß dieses von der Drüse seinen Ursprung nimmt, aber wohl ist anzunehmen, daß diese bei der Weiterbildung und Verstärkung des Schalenüberzuges eine Rolle spielt.“

RAWITZ, der diese Drüse bei *Arca* nicht kannte, giebt ausdrücklich an, das Periostracum sei „kein Drüsensekret, sondern offenbar ein durch Umwandlung von Epithelzellen in hornige Substanz geliefertes Produkt“, eine Ansicht, die sich der von TULLBERG geäußerten nähert.

Das Epithel an der Außenseite der Mittelfalte von *Arca* zeigt nach THIELE drei verschiedene Formen: „Am Rande der Falte

ist es von mittlerer Höhe und pigmentiert, sodann folgt ein Streifen eines hohen, unpigmentierten Epithels, und proximal nach der äußeren Falte hin wird es allmählich niedriger und enthält etwas gelbbraunes Pigment unter dem Epithel proximalwärts von diesem liegen subepitheliale Drüsenzellen in erheblicher Menge von gleicher Beschaffenheit, wie die Drüse des Periostracums“ (THIELE). „Dieses Epithel ist es, welches dem Schalenrande gegenüberliegt und welches das Flächenwachstum der Schale zustande bringt.“ Während also die innere Fläche der Mittelfalte das Periostracum erzeugt, wird die äußere Schicht der Kalkschale (Prismenschicht) von der äußeren Fläche der Mittelfalte gebildet.

Ich habe diese Angaben so ausführlich mitgeteilt, weil sie die einzigen sind, welche zur Zeit, so weit mir bekannt, über die Beziehungen zwischen Mantelrand und Schale existieren, und ich glaube, daß sie ausreichend sind, um sich ein Urteil über das Wesen derjenigen Prozesse zu bilden, auf welchen das vom Mantelrande und nur von diesem ausgehende Flächenwachstum der Schale der Lamellibranchier beruht. Das, was zuerst und zwar durch eine spezifische Zellthätigkeit entsteht, ist die rein organische Substanz des „inneren Periostracums“. Ob es sich dabei um eine Sekretion der betreffenden Epithelzellen oder um eine teilweise Umwandlung derselben handelt, ob außerdem noch echte Drüsen dabei beteiligt sind oder nicht, alles dies ist im Grunde von minderer Bedeutung. Die Hauptsache ist und bleibt, daß die organische Grundlage der Schale nicht, wie NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN meinte, dem sich neuerdings auch F. MÜLLER (11) anschloß, ein organisiertes, lebendiges, mit selbständigem Wachstum (durch Intussusception) begabtes Gebilde ist, sondern ein Zellprodukt von gleicher Art, wie alle die unendlich mannigfaltigen Cuticularbildungen wirbelloser Tiere.

Wie gestalten sich nun die allerersten Anfänge der Prismen, und welcher Art sind die Beziehungen zwischen Periostracum und Prismenschicht? Indem sich das Periostracum mehr und mehr, offenbar durch Anlagerung immer neuer Substanzschichten (Apposition) verdickt und sich dabei vom Orte seiner ersten Entstehung, dem Grunde der Manteltasche, immer weiter entfernt, erleidet es gerade, wie die aus der Radulatasche herauswachsende Radula der Schneckenzunge, unter dem Einflusse immer anderer Zellschichten (mit denen es vorübergehend in Berührung kommt) jene merkwürdigen Veränderungen, durch welche es Schritt für Schritt zur organischen Grundlage der Prismenschicht wird.

Ich habe die betreffenden Verhältnisse nur bei *Anodonta* untersucht, glaube jedoch, daß das hier Ermittelte auch für die Prismenentwicklung in anderen Fällen gelten wird. *Anodonta* ist insofern vielleicht kein ganz günstiges Objekt, als hier das Periostracum gerade in der Gegend des Schalenrandes reichliche Faltenbildungen aufweist, welchem Umstande jener hauptsächlich sein eigentümlich blättriges Gefüge verdankt. Infolgedessen finden sich, wenn man das Periostracum entfaltet denkt, Prismenanfänge in verschiedenen Zonen entwickelt, und man kann durch vorsichtiges Aufblättern des Schalenrandes leicht eine ganze Anzahl von Lamellen gewinnen, von denen jede einzelne dieselbe Reihenfolge der Bildungsstadien darbietet.

Wie schon F. MÜLLER (l. c.) bemerkt, läßt sowohl bei *Mytilus* wie bei den Najaden (*Anodonta*) das Periostracum, wenn man vom Mantelrande ausgeht, anfangs keinerlei Struktur erkennen. „In einiger Entfernung vom Mantelrande aber bemerkt man (in Flächenansicht), allerdings nur bei starker Vergrößerung und sehr scharfer Einstellung, kleine, helle, regellos zerstreute Punkte, welche äußerst feine Poren vermuten ließen. . . . Bei durchfallendem Lichte zeigen jene Pünktchen eine matt-bläuliche Farbe.“ Nach MÜLLER liegen sie (bei *Anodonta*) „innerhalb des Periostracums und zwar dicht unter der Oberfläche“. Ueber ihre Bedeutung konnte MÜLLER zu keinem Urteil kommen, bringt sie aber keinesfalls in Beziehung zur Bildung der Prismen.

Zu einer wesentlich anderen Auffassung offenbar derselben Strukturverhältnisse des inneren Periostracums gelangte MOYNIER DE VILLEPOIX (6), dessen Beobachtungen ich in fast allen Fällen bestätigen konnte. Bei einer jungen *Anodonta* von 21 mm Länge fand er die ganze Innenfläche des noch ganz zarten Periostracums zwischen Mantelrand und dem äußersten Ende (bezw. Anfang) der Kalkschicht (Prismenschicht) bedeckt mit „petits globules jaunâtres et réfringents entourés d'une sorte d'auréole plus pâle que le reste de la membrane, qui semble à cet endroit creusée en une cupule dont le globule occupe le fond. Sur les parties de la préparation repliées par le hasard, de manière à présenter ces formations de profil, on voit ces globules faire une légère saillie à la surface de la membrane“.

Die Zahl dieser Gebilde schien in Abhängigkeit zu stehen von dem Ernährungszustande der Tiere und namentlich auch vom Kalkgehalte des Wassers. MOYNIER scheint gleichwohl diese Körperchen, die demnach Auflagerungen auf der Innenfläche des Peri-

ostracums darstellen, nicht für die allerfrühesten Jugendzustände der Prismen zu halten, die er erst jenseits in eine ältere Zone des Periostracums verlegt. „Un peu en arrière des ponctuations dont j'ai déjà parlé et au point correspondant exactement à l'extrême bord de la coquille, apparaissent sur le périostracum des cavités arrondies ou irrégulièrement sinueuses à contours nets, et dont le contenu jaunâtre et fortement réfringent donne à l'œil l'impression d'une substance colloïde. A mesure qu'elles s'éloignent du bord de la coquille, ces cavités augmentent en nombre. De plus en plus serrées, elles finissent par se rapprocher jusqu' au contact. Leurs contours deviennent alors nettement polygonaux. Quant à l'aspect de leur contenu, il change aussi peu à peu: dans les cavités les plus rapprochées du bord, on ne voit qu'une matière colloïdale jaunâtre et réfringente sans aucune trace de cristallisation. Peu à peu les cavités en s'éloignant du bord, prennent un double contour plus ou moins sinueux, indice d'un commencement de séparation moléculaire qui s'accroît de plus en plus par la formation de couches concentriques. En même temps, la membrane limitante de la cavité devient de plus en plus distincte et forme des replis dirigés vers l'intérieur; son contenu devient granuleux. Finalement, les cavités de plus en plus rapprochées se soudent les unes aux autres de façon à constituer un réseau polygonal. . . Ces phénomènes montrent, qu'il se fait là une véritable dissociation d'un mélange ou d'une combinaison d'un sel calcaire avec une matière albuminoïde se séparant peu à peu sous la forme de membranes et constituant l'alvéole de conchyoline à l'intérieur de laquelle cristallise le calcaire“ (MOYNIER DE VILLEPOIX).

Die allerjüngsten Entwicklungsstadien der Prismen, welche man sich bei Anodonta leicht durch Untersuchung der gelb oder grünlich gefärbten durchsichtigen Lamellen des äußersten Schalenrandes zur Anschauung bringen kann, beschreibt auch MÜLLER als „rundliche Gebilde, Hohlräumchen, welche kohlen-sauren Kalk enthalten“.

„Wir sehen auf der Flächenansicht diese Räume unregelmäßig verteilt. Sie werden immer größer und größer, doch zeigen sich zwischen den größeren immer noch wieder kleinere Räume. Die Gestaltung ist eine mannigfache. Bald sind die Räume vollständig rundlich, bald zeigen namentlich die größeren vielfach eingebuchtete Formen. Die Scheidewände zweier Räume sind oft teilweise durchbrochen, an anderen Stellen sieht man mehrere Räume zu einer

komplizierten Form vereinigt. Inmitten aller dieser Räume läßt sich mit größter Deutlichkeit eine fast immer nahezu konzentrische Schichtung erkennen. Die allerkleinsten zeigen nur einen kleinen konzentrischen Ring, je größer die Räume, desto größer die Zahl der Ringe. In den komplizierten Formen, wo mehrere Räume miteinander verbunden sind, kann man auch mehrere Ringsysteme erkennen. Die rundliche Gestalt der Räume geht nach den Wirbeln hin immer mehr in eine polyëdrische über, und die organische Substanz bildet nur noch dünne Scheidewände oder ist manchmal inselartig von einem Kalkraum umschlossen. Die innere Schichtung nimmt auch an den Formänderungen teil, so daß ein polyëdrischer Raum im Centrum noch die ringförmigen Schichten zeigt, die aber nach außen hin allmählich polyëdrisch werden“ (F. MÜLLER).

Ich habe diesen Schilderungen MÜLLER's und MOYNIER's kaum etwas Nennenswertes zuzufügen, will aber nicht unerwähnt lassen, daß die Abbildung, welche der erstere seiner Abhandlung beifügt (l. c. Fig. 18), nicht als eine ganz naturgetreue gelten kann. Fig. 13 und 14 sind nach tadellosen Präparaten von *Anodonta* gezeichnet und geben die Verhältnisse der Prismenentwicklung mit möglichster Treue wieder. Bei solchen Flächenansichten ist es nicht ganz leicht, sich darüber zu vergewissern, wo eigentlich jene „rundlichen Gebilde“, die den ersten Anfang der Prismenbildung bezeichnen, liegen, ob es sich um kleine, ringsum geschlossene Höhlungen in der Substanz des Periostracums handelt, wie MÜLLER annimmt, oder nur um flache Vertiefungen an der Innenseite der ursprünglich ganz homogenen und glatten Membran oder endlich etwa nur um eine Auflagerung runder, kleiner Kalkscheibchen. F. MÜLLER (l. c. S. 233) giebt an, daß sich „auf Querschnitten durch den Schalenrand die Jugendzustände der Prismen als kleine, rundliche Räume in mitten des Periostracums zeigen“. „Sie lagern oft zu zweien übereinander und werden nach den Wirbeln hin größer“ (l. c. Fig. 17).

Für MÜLLER bildet dieser Befund einen der wichtigsten Gründe für die von ihm vertretene Ansicht, daß, wie das Periostracum selbst, so auch die in ihm sich bildenden Prismen nicht als das Produkt einer Absonderung seitens gewisser Epithelzellen des Mantelrandes angesehen werden können, sondern durch Intussusception entstehen und wachsen. Nicht sofort werden die Prismen in ihrer späteren krystallinischen Gestalt angelegt, sondern ihre Jugendzustände seien rundliche, rings von organischer Substanz umgebene

Hohlräume. Erst in der Folge erhalten diese eine „unregelmäßig polyëdrische Gestalt, wenn sie durch die Kalkeinlagerung so weit vergrößert sind, daß die organische Substanz nur noch verhältnismäßig dünne Scheidewände zwischen ihnen bildet und sie sich gegenseitig durch Druck beeinflussen. . . . Schließlich werden die Kalkräume nur noch von ganz dünnen Scheidewänden organischer Substanz umschlossen, ihre Ecken schärfen sich immer mehr zu und ihre Gestalt wird ausgeprägter und bestimmter. Eigentliche Prismen stellen sie aber nicht dar, sondern nur polyëdrische Formen, die sich oft unter spitzen Winkeln ineinander keilen, wie jeder Querschliif oder Querschnitt ergibt“ (F. MÜLLER).

Schon lange vor F. MÜLLER hatte NATHUSIUS, gleichfalls gestützt auf Untersuchungen an *Anodonta*, ganz ähnliche Anschauungen ausgesprochen, obschon er die jüngsten Entwicklungsstadien der Prismen überhaupt nicht beobachtet hat, sondern nur Querschnitte der entkalkten Schale in der Nähe des Randes untersuchte. Er behauptet, „daß die Wabenschicht (d. h. Prismenschicht) von innen heraus organisch aus den Schichten der Conchiolinmembran (d. h. des Periostracums) erwächst“, und daß „eine innere Entwicklung in der Wabenschicht verfolgt werden kann, daß, während in den Jugendzuständen die Conchiolinmembranen prävalieren, sie später immer mehr in den Hintergrund treten, während die kalkigen Massen, welche das Conchiolingerüst erfüllen, in allen Dimensionen zunehmen, woraus natürlich ein eigentliches innerliches Wachstum schon gebildeter Schalen-teile erfolgen muß“. Es ist schwer begreiflich, wie sich ein sonst vortrefflicher Beobachter durch eine vorgefaßte Meinung zu derartigen, gänzlich unbegründeten Schlußfolgerungen verleiten lassen konnte, von deren Unhaltbarkeit ihn ein einziger Blick auf eine, junge Prismenanlagen enthaltende Lamelle des Schalenrandes von *Anodonta* hätte überzeugen können.

Die allerjüngsten Prismenanlagen bilden hier stets sehr kleine, durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen von der umgebenden organischen Grundsubstanz sich deutlich abhebende, runde Gebilde, welche bei hoher Einstellung hell, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen und zunächst völlig homogen aussehen. Sehr bald bemerkt man dann, daß sie unter gleichzeitiger Vergrößerung konzentrisch geschichtet werden. Es hebt sich ein stärker lichtbrechender Kern von einem blasserem Ringsaume ab,

wenn der Durchmesser des ganzen Gebildes etwa dem eines menschlichen roten Blutkörperchens entspricht. Bei weiterer Vergrößerung bildet sich nun, wenn der erste Randsaum eine gewisse Größe erreicht hat, ein neuer aus, und man überzeugt sich bei Betrachtung des Präparates von der äußeren, d. h. der Schalenoberfläche entsprechenden Seite her, leicht, daß der kleine Kern eines jeden solchen jungen Prismas in einem höheren, also dem Beschauer näheren Niveau liegt als die peripheren konzentrischen Schichten, von denen wieder die äußerste jeweils am weitesten von der Oberfläche (der schließlichen Außenfläche) des Periostracums entfernt liegt. Jeder Ringsaum erscheint anfangs als ein ganz schmaler, etwas hellerer Rand, welcher dann allmählich an Breite mehr und mehr zunimmt, wobei naturgemäß die ursprünglich durch ziemlich große Zwischenräume voneinander getrennten Prismenanlagen sich einander immer mehr nähern und die organische Zwischensubstanz entsprechend verdrängt wird. Erst wenn eine gewisse, keineswegs konstante Breite des ersten Randsaumes erreicht ist, beginnt sich ein zweiter und eventuell dritter zu bilden. Sind die jungen Prismen einander inzwischen bis zur Berührung nahegerückt, so beginnen sie sich bei weiterem Dickenwachstum gegenseitig polygonal abzuplatten. Von nun ab wächst das Prisma nicht mehr in die Dicke, sondern nur noch in die Länge. Während die jüngsten Prismenanlagen ausnahmslos rund sind, nehmen sie an vielen Stellen noch vor der Berührung eine etwas unregelmäßige Form an und erscheinen dann in Flächenansicht oval oder zeigen vielfach gebogene und geschwungene Konturen. Seltener kommt es zu tieferen Einkerbungen des Randes, der dann bisweilen schon auf einer relativ frühen Entwicklungsstufe ein fein gezacktes oder gezähneltes Aussehen gewinnt. Im Verlaufe des weiteren Dickenwachstums entstehen aus diesen Formen jene schon oben erwähnten, oft tief eingekerbten, kanellierten Prismen, denen man bei *Anodonta* nicht selten begegnet. Außerordentlich häufig beobachtet man eine mehr oder weniger vollkommene Verschmelzung benachbarter Prismenanlagen und zwar in den verschiedensten Altersstadien. Es geschieht dies regelmäßig, wenn 2 noch in die Dicke wachsende junge Prismen so nahe zu liegen kommen, daß sie sich zunächst nur an einem Punkte berühren. Durch weitere Kalkablagerung entsteht dann eine flächenhafte Berührung, und man erhält vielfach Bilder, welche lebhaft an sich teilende Zellen erinnern (Fig. 13 u. 14).

Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die einzelnen,

ursprünglich gleich großen jungen Prismenanlagen weiterhin sehr verschieden rasch wachsen, so daß in geringer Entfernung vom äußersten Rande der Prismenschicht größere und kleinere Elemente bunt durcheinander gemischt sind. Haben sich die einzelnen Prismen erst einmal lückenlos zusammengeschlossen und ist daher ein weiteres Dickenwachstum derselben unmöglich, so kann natürlich das Flächenbild der ganzen Schicht keinerlei Veränderungen mehr erfahren, und alle diejenigen Elemente, welche vor ihrer Einkeilung zwischen andere nicht zu normaler Dicke gelangten, können nur noch in die Länge wachsen. Daß aber auch dieses vielfach begrenzt ist und früher oder später erlischt, zeigen die zahlreichen sich auskeilenden Formen.

Weitere Aufschlüsse über die Art der Prismenbildung liefert die Untersuchung entkalkter Präparate, welche vor allem sehr eindringlich lehrt, welch außerordentlich wichtige Rolle dabei die organische Grundsubstanz (das Conchiolin) spielt. Hat man eine Randlamelle einer Anodonten-Schale mit schön entwickelten Prismenanlagen aller Altersstadien zur Verfügung, so beobachtet man nach Entkalkung mit Essigsäure ein Bild, wie es Fig. 14a und b wiedergeben. Man sieht noch alle Strukturverhältnisse des ursprünglichen Präparates, nur gewissermaßen schärfer, ich möchte sagen schematisch ausgeprägt. Insbesondere erscheint die konzentrische Schichtung der jungen Prismen in der Flächenansicht außerordentlich deutlich und schon bei den allerjüngsten Anlagen insofern angedeutet, als dieselben bei einer gewissen Einstellung im Centrum ein Pünktchen erkennen lassen, welches vor Entfernung des Kalkes nicht sichtbar ist und offenbar den allerersten Beginn der Ablagerung markiert. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß, während vor der Entkalkung die jüngsten Prismenformen bei hoher Einstellung heller, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen, sich dies nach Entfernung des Kalkes gerade umgekehrt verhält. Sehr deutlich läßt sich auch wieder die Thatsache konstatieren, daß in jedem Falle, wo bereits mehrere konzentrische Ringe entwickelt sind, dieselben niemals bei einer bestimmten Einstellung gleich deutlich erscheinen und daher auch nicht in einer und derselben Ebene gelegen sein können. Stets liegt bei Betrachtung von der Außenseite der Schale her der innerste kleinste Kreis dem Beschauer zunächst, und man muß den Tubus um so tiefer senken, einen je weiter nach außen gelegenen Ring man scharf sehen will. An nicht entkalkten Prä-

paraten lassen sich in geradem Aufblick von oben selten mehr als 4 konzentrische Ringe erkennen, deren gegenseitiger Abstand nach außen hin immer kleiner wird; nach Behandlung mit Säuren dagegen bemerkt man in der Regel auch an älteren Prismenanlagen bei tiefer Einstellung in der Peripherie ein System sehr dicht zusammenliegender konzentrischer Kreise, welche unzweifelhaft den zuletzt gebildeten jüngsten Schichten entsprechen. Bei hoher Einstellung macht es ganz den Eindruck, als ob der ursprünglich kalkerfüllte Raum der Prismenanlage mit einem runden Loch an der Oberfläche des Periostracums endete. Dieser sehr hell erscheinende Fleck ist bei den einzelnen Prismen von sehr verschiedener Größe, bisweilen nur als kleines Pünktchen das Centrum markierend, manchmal auch excentrisch gelegen, umfaßt er in anderen Fällen einen großen Teil der Fläche des größten Querschnittes. Im allgemeinen nimmt der Durchmesser in der Richtung vom Rande der jungen Prismenschicht nach innen hin zu, so daß es den Anschein gewinnt, als ob das scheinbare Loch in der der Schalenoberfläche zugewendeten Spitze des Prismas, welches offenbar der allerersten Anlage desselben entspricht, sich noch nachträglich beim Wachstum vergrößerte. Es ist nun nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß es sich erstlich nicht um wirkliche Durchbohrungen des Periostracums handelt, und daß andererseits die Größenzunahme nur eine scheinbare ist. In Bezug auf den ersteren Punkt genügt es, mit dem Rasiermesser einen dünnen Span des äußeren Periostracums abzuspalten und mikroskopisch zu untersuchen. Bessere Bilder der „Cuticula“ erhält man noch, wenn ein Bruchstück der Schale mit Säure behandelt wird, es lassen sich dann stellenweise größere Fetzen der Oberhaut ablösen. In jedem Falle erhält man ein Bild, welches dem einer jungen entkalkten Prismenanlage vom Schalenrande fast vollkommen entspricht, wie es ja selbstverständlich ist, wenn die Prismen nur während einer kurzen Zeit in die Dicke, dann aber nur noch in die Länge wachsen. Das kegelförmige Ende jedes einzelnen Prismas erscheint in beiden Fällen nach Entfernung des Kalkes als Abdruck im Basrelief und die der Oberfläche zugewandte, abgestumpfte Spitze erscheint, von der Fläche gesehen, heller als die Umgebung, weil das Periostracum hier nicht durch Auflagerung neuer Schichten organischer Substanz verdickt wurde. Daß es sich aber nicht um ein Loch handelt, ergibt sich besonders deutlich in Fällen, wo das Periostracum intensiver grün pigmentiert ist, man erkennt dann immer deutlich die grünliche Färbung der

über den hellen Fleck der ursprünglichen Prismenanlage hinziehenden Verschlößmembran.

Untersucht man bloß die äußerste Lage organischer Substanz, welche als eigentliche Cuticula die Schalenaußenfläche überzieht, so erkennt man am entkalkten Präparate in Flächenansicht stets sehr deutlich die ersten Anfänge der konzentrischen Schichtung.

Es scheint daher, daß der erste Beginn der Entwicklung eines Prismas wenigstens bei Anodonta nicht innerhalb eines allseitig geschlossenen Hohlraumes des Periostracums erfolgt, wie dies F. MÜLLER annimmt, sondern daß jedes Prisma ein Gebilde darstellt, welches durch successive Auflagerung neuer Substanzschichten, also durch *Apposition* wächst.

Versucht man sich auf Grund der vorstehend mitgeteilten Befunde ein Bild des ganzen Vorganges zu machen, so muß vor allem daran festgehalten werden, daß jede Berechtigung zu einer Trennung der organischen Grundsubstanz der Prismenschicht vom sog. äußeren Periostracum (Cuticula, äußerer organischer Schalenüberzug) fehlt. Die ursprünglich außerordentlich dünne Conchiolinhaut, welche als inneres Periostracum aus einer Mantelfalte hervorkommt, verdickt sich durch Auflagerung neuer Substanzschichten mehr und mehr, bleibt aber zunächst noch rein organisch. Erst an der Umbiegungsstelle am Schalenrande beginnt an einzelnen, ziemlich weit voneinander entfernten Punkten die Auflagerung oder wie man wohl auch sagen kann, da ja gewiß immer gleichzeitig organische Substanz abgeschieden wird, Einlagerung von Kalk in Form äußerst kleiner runder Scheibchen und damit die *Prismenbildung*. Ob jedes solche Scheibchen als das Produkt je einer bestimmten Epithelzelle des Mantelrandes anzusehen ist, darf wohl als zweifelhaft gelten, und auch MOYNIER hat in dieser Beziehung Zweifel geäußert (l. c. p. 624). Er gelangt zu der Ansicht, daß „les formations calcaires du test paraissent débiter par le dépôt, à la surface du périostracum, de petites masses de matière albuminoïde sécrétées par l'épithélium. Il est permis de supposer que ces masses servent de centre d'attraction aux éléments de mucus et déterminent la cristallisation de calcaire et la séparation de la matière organique“.

Die Löslichkeit der Scheibchen in Essigsäure schon bei ihrem ersten Auftreten macht diese Auffassung um so unwahrscheinlicher, als, wie später gezeigt werden wird, der Hauptbestandteil dieser Gebilde Calciumphosphat ist, dem sich erst später kohlensaurer Kalk in immer reicherm Maße beimischt. Das

weitere Wachstum erfolgt nun in der Weise, daß von innen her successive weitere derartige Kalkplättchen von rundlicher Form abgelagert werden, die miteinander in unmittelbarer Berührung stehen und von denen jedes folgende größer ist als das nächstvorhergehende, bis endlich das Zusammenstoßen der sich gegenseitig abplattenden Prismen ein weiteres Wachstum in die Dicke unmöglich macht. Da dieser Moment im allgemeinen bald erreicht ist, so stellt der älteste nach außen gewendete Teil jedes Prismas einen ganz flachen, oben abgestumpften Kegel dar, dessen Spitze unmittelbar unter der äußeren Fläche des Periostracums liegt und dessen Mantelfläche entsprechend den Rändern der übereinander gelagerten, ungleich großen Kalkplättchen riefenförmig eingekerbt erscheint. Hat man den Kalk entfernt, so bleibt ein entsprechender negativer Abdruck, sozusagen eine Matrize des äußeren Prismenendes in der Conchiolinmasse des Periostracums zurück und erscheint hier, von der Fläche gesehen, als ein System konzentrischer Kreise. In Bezug auf das weitere (Längen-)Wachstum der Prismen sei nur noch bemerkt, daß es sich dabei, wie namentlich die merkwürdigen optischen Eigenschaften der Prismensubstanz erkennen lassen, um eine Art von Krystallisationsprozeß zu handeln scheint, in dem Sinne, daß jede einmal gebildete Prismenanlage sich durch Anlagerung immer neuer Teilchen anorganischer Substanz nach Maßgabe des zur Verfügung stehenden Raumes vergrößert, wobei die Teilchen wie in einem wirklichen Krystall nach bestimmten Gesetzen sich zusammenordnen. Man sieht leicht, daß es sich dabei gar nicht notwendig um eine stetig formende Mitwirkung lebendiger Zellen handeln muß, wie sie bei vielen aus Chitin bestehenden Cuticulargebilden zu konstatieren ist, sondern es genügt offenbar, wenn nur von Seite des Mantelepithels fortdauernd oder in gewissen Intervallen organische und anorganische Substanz in einem richtigen Mischungsverhältnis, d. h. also ein Sekret, geliefert wird, welches Material sowohl zur Bildung der Prismen, wie zur Herstellung eines verbindenden organischen Kittes (der Zwischen-substanz) enthält.

Zweifellos ist das Organische das zuerst Gebildete, nicht aber, wie v. GÜMBEL meint, auch das Formbestimmende. Vom ersten Beginn bis zur vollständigen Entwicklung wird vielmehr die Form der Prismen bedingt durch die gesetzmäßige Aneinanderlagerung der Kalkteilchen und die gegenseitige Beziehung benachbarter Elemente; also durch einen Krystallisationsprozeß innerhalb einer weichen organischen Grundsubstanz. Es ergibt sich aus dem Vor-

hergehenden zugleich, wie wenig Berechtigung es hat, den organischen Ueberzug der Schalen (das äußere Periostracum) als eine Bildung *sui generis* von der organischen Grundsubstanz der Prismenschicht zu trennen, die Prismen selbst aber als Kalkgebilde aufzufassen, welche sich innerhalb geschlossener Höhlungen der Grundsubstanz entwickeln.

In Bezug auf die Bildungsweise der Perlmuttersubstanz kann es schon mit Rücksicht auf den oben geschilderten feineren Bau derselben gar nicht zweifelhaft sein, daß das gesamte Mantel-epithel, mit Ausnahme einer Randzone, welche die prismenbildenden Zellen umfaßt, aktiv beteiligt ist und zwar direkt formgebend, indem jede einzelne Zelle einen der Fläche ihres freien Endes entsprechenden Bezirk der betreffenden Perlmutterlamelle bildet. Jede einzelne Lamelle ist daher als eine Ausscheidung, als ein Sekretionsprodukt des Mantel-epithels anzusehen, in ganz demselben Sinne wie etwa die Chitincuticula bei Arthropoden.

III. Die physikalischen, insbesondere optischen Eigenschaften der Prismen und Perlmutter-schicht.

In naher Beziehung zur Frage nach der Bildungsweise der Molluskenschalen steht die andere nach den physikalischen und chemischen Eigenschaften des in denselben abgelagerten Kalkes.

Der erste, welcher die Schalen der Schnecken und Muscheln mit Rücksicht auf die Struktur des Kalkes genauer untersuchte, war Graf BOURNON (1808), der diesen Untersuchungen einen besonderen Abschnitt in seinem großen Werke über den Kalkspat und Aragonit widmete. Er beschreibt ausführlich die Struktur der Schalen von vielen Uni- und Bivalven und kommt zu dem Resultate, daß sie sämtlich aus Kalkspat bestehen, dessen Spaltungsflächen auf dem Bruch derselben oft noch so deutlich zu erkennen seien, daß er von dem Kalkspat in der anorganischen Natur nicht zu unterscheiden sei. Die Mollusken sonderten demnach zwar freiwillig den CaCO_3 ab, aber, einmal abgesondert, krystallisire er den Krystallisationsgesetzen des Kalkspates gemäß, wie in der anorganischen Natur. Graf BOURNON untersuchte auch das spezifische Gewicht und die Härte der Conchylien und fand jenes im Mittel 2,779, im allge-

meinen also etwas höher als beim Kalkspat. Ebenso fand er auch die Härte etwas höher. Demungeachtet sah er darin keinen Grund, den CaCO_3 der Schalen nicht für Kalkspat zu halten, und schob die Ursache irrtümlicherweise auf die eigentümliche Struktur. Ueber das specifische Gewicht der Molluskenschalen machte später auch DE LA BÈCHE (1814) einige Bestimmungen, die er bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über das specifische Gewicht der auf der Oberfläche der Erde verbreiteten Substanzen anstellte, um daran einen Anhalt für das mittlere specifische Gewicht der Erde zu haben. [Eine von ihm gegebene Tabelle findet sich in ROSE's Arbeit (5) abgedruckt, l. c. S. 67.] Auch er fand das specifische Gewicht der Schalensubstanz in der Regel höher als das des carrarischen Marmors und sich dem des Aragonits nähernd, ohne aber diese Untersuchungen, die zu ganz anderem Zwecke angestellt waren, in Bezug auf die Beschaffenheit des CaCO_3 der Muschelschalen weiter zu verfolgen. Durch dieses hohe specifische Gewicht, sowie durch eine Bemerkung von BREWSTER, daß die Perlmutter wie der Aragonit 2 Achsen doppelter Strahlenbrechung habe, aufmerksam gemacht, stellte NECKER (1839) eine Untersuchung über die Härte der Muschelschalen an, um zu sehen, ob sie wie der Aragonit auch darin den Kalkspat überträfen. Er fand diese Vermutung bei einem großen Teil der Muschelschalen bestätigt und giebt nun über die, welche er untersucht und die mehr oder weniger stark den isländischen Doppelspat ritzen, eine Tabelle (vergl. Abdruck bei G. ROSE l. c. S. 67 f.). NECKER schließt nun aus diesen wie aus den früheren Untersuchungen, daß wohl der größte Teil der Conchylien aus Aragonit besteht. Gegen diese Folgerungen NECKER's hat ROSE später mit Recht den Einwand geltend gemacht, daß einerseits der Kalkspat auf den verschiedenen Flächen verschieden hart ist, während andererseits auch eine und dieselbe rhomboëdrische Spaltungsfläche, in den verschiedenen Richtungen geritzt, sich als verschieden hart erweist, und zwar in der Richtung der schiefen Diagonale von der Endecke zur Seitenecke viel härter als in der horizontalen Diagonale, und in dieser härter als in der schiefen Diagonale, von der Seitenecke zur Endecke geritzt. In der letzten Richtung kann man nach ROSE (l. c. S. 76) schon mit einer Ecke eines Kalkspat-rhomboëders die Spaltungsfläche ritzen, schwach selbst in der zweiten, doch nicht in der ersten. Aragonit ritzt aber den Kalkspat auch in dieser Richtung. Die Schale von *Ostrea edulis* ritzt dagegen den Kalkspat zwar in der dritten Richtung, aber

schon nicht in der zweiten, daher man aus dem Umstande, daß die Auster den Kalkspat nur in der angegebenen Richtung ritzt, nicht mit NECKER schließen darf, daß sie aus Aragonit bestehe. Wenn aber Schalen die Spaltungsfläche des Kalkspates in der schiefen Diagonale von oben nach unten ritzen, so können sie nicht aus Kalkspat bestehen (G. ROSE).

Daß das spezifische Gewicht der Conchylien nach den Untersuchungen von DE LA BÈCHE noch immer nicht das spezifische Gewicht des Aragonits erreicht, liege nur an dem Gehalte der Conchylien an organischer Substanz, deren spezifisches Gewicht gewiß sehr gering wäre und daher um so mehr das spezifische Gewicht der Schalen verringern müsse, in je größerer Menge sie in ihnen enthalten wäre. Indessen könnte vielleicht auch Kalkspat zum Teil in die Zusammensetzung gewisser Muscheln eingehen und könnten speciell die beiden Schichten, aus welchen manche Muschelschalen bestehen, wie z. B. bei den Anadonten und Unionen, derart verschieden sein, daß die eine aus Kalkspat, die andere aus Aragonit besteht. Ein weiterer Fortschritt wurde durch eine Untersuchung von LEYDOLT (1856) herbeigeführt. In einem Anhang seiner interessanten Abhandlung über die Struktur und Zusammensetzung des Aragonits untersucht er auch den Zustand des CaCO_3 in den kalkigen Teilen der wirbellosen Tiere und zwar mittelst der Methode des Anätzens mit Säure. Man erhält so ganz bestimmte Eindrücke, die bei Kalkspat und Aragonit ganz verschieden sind. Da dies aber nur dann möglich ist, wenn die untersuchten Stücke durchsichtig sind, so machte er bei den undurchsichtigen Abgüsse von Hausenblase, die alle Eindrücke genau wiedergeben und, unter dem Mikroskop betrachtet, dieselben Dienste thun wie die durchsichtigen geätzten Stücke. Die Eindrücke (Aetzfiguren) sind auf einer senkrecht zur Hauptachse geschliffenen und geätzten Fläche beim Kalkspat rhomboëdrisch, beim Aragonit rhombisch; in beiden Fällen haben sie eine ganz bestimmte Lage. So gelangte er zu der Ansicht, daß die Prismenschicht der Schale von Pinna Kalkspat sei und jedes Prisma ein Krystallindividuum enthalte, dessen Hauptachse mit der Achse des Prismas zusammenfällt, während die Nebenachsen in den einzelnen Prismen („Zellen“ CARPENTER'S) eine verschiedene Lage haben. „Dadurch ist es erklärbar“, fährt er fort, „daß beim Zerbrechen der oft bedeutend dicken Schale von Pinna keine Teilbarkeit wahrgenommen werden kann, indem dieselbe immer nur innerhalb des

Raumes der ganz dünnen Zellen (d. h. Prismen) wahrgenommen werden kann.“ Bei der Perlmutter-schicht, besonders am Schlosse erhielt LEYDOLT durch Aetzung Eindrücke von Rhomben und 6 Ecken, die in ihren Winkeln ganz den Gestalten des Aragonits entsprechen, und schloß daraus, daß diese Lage der Pinna-schale Aragonit sei. LEYDOLT folgert aus diesen Beobach-tungen, zu denen sich noch einige optische Erscheinungen hinzu-gesellten, daß der CaCO_3 bei den Mollusken wie über-haupt bei den wirbellosen Tieren teils dem Kalkspat, teils dem Aragonit angehöre, daß bei einigen Ge-bilden bloß Kalkspat, bei anderen Kalkspat und Ara-gonit und zwar bald der eine, bald der andere in größerer Menge vorhanden sei. Bei den meisten Muscheln, welche keinen Perlmutterglanz haben, bestehe er aus Kalkspat, bei *Meleagrina* größtenteils aus Aragonit, bei *Pinna*, *Malleus* der äußere größere Teil aus Kalkspat, der innere kleinere, perl-mutterglänzende aus Aragonit. Daß Aragonit in den Schalen der Mollusken vorkommt, scheint wohl hiernach festgestellt zu sein, aber die vielen Widersprüche in den Angaben und die Wichtigkeit dieser Thatsache, besonders das Zusammen-vorkommen von Kalkspat und Aragonit in einer und derselben Schale waren Veranlassung, daß G. ROSE in einer ausgezeichneten Arbeit die ganze Frage nochmals einer eingehenden Prüfung unterzog. In Uebereinstimmung mit LEYDOLT konstatiert er, daß die Prismen bei *Pinna* aus Kalkspat bestehen und jedes einem be-sonderen Krystallindividuum entspricht, dessen Achse der Achse des Prismas parallel ist.

Schon 1828 bemerkte LEOP. v. BUCH in einer Abhandlung über die Struktur fossiler und recenter Muschelschalen Folgendes (Abhandlungen der Berliner Akademie, 1828): „Wenn man fossile Austernschalen untersucht, deren Schalen gewöhnlich besonders dick sind, so findet man ohne Mühe Lamellen von solcher Stärke, daß der Bruch des Profiles sich leicht untersuchen läßt. Jederzeit sieht man ihn faserig, in dicken, gleichlaufenden Fasern, welche rechtwinklig auf der Fläche der Lamelle stehen. Austern aus der Kreide am See von Borre bei Martignes unweit Marseille zeigen diese Bildung ganz deutlich. Betrachtet man sie nun von oben im Sonnenlichte, so entdeckt man bei einigen Wendungen die sehr kleinen glänzenden Flächen, welche die Faser umgeben und gegen diese bedeutend geneigt sind und welche nichts anderes sein können als nur die des Kalkspat-Rhomboëders, dessen Hauptachse mit der Achse der Faser zusammenfällt.“

„Man darf nicht glauben, daß diese vielleicht nur fossilen Austernschalen, nicht denen eigentümlich sei, wie sie noch jetzt im Ocean gebildet werden, und wohl von einem späteren mineralischen Prozeß abhängig sein mögen. Wenn auch nicht in jeder, so findet man doch in den meisten Austernschalen Lamellen, welche dick genug sind, um die auf der Fläche rechtwinkligen Fasern auf das allerdeutlichste erkennen zu lassen, und ich zweifle nicht, daß man nicht auch bei starker Vergrößerung und sehr hellem Lichte die geneigten Flächen des Kalkspat-Rhomboëders auffinden würde.“

„So wird also jede Lamelle einer Austernschale zu der geraden Endfläche einer 6-seitigen Säule, und die Fasern, wenn man sie bemerkt, sind die Seitenflächen dieser Säule, durch welche vielleicht der Wirkungskreis jener Sekretionsorgane bezeichnet wird. Was nun die Auster gelehrt hat, wird man leicht auch von anderen Schalthieren glauben, welche kohlen saure Kalkerde ausscheiden, um sich daraus ihr Gehäuse zu bilden. Auch giebt es viele Schalen, welche zu ähnlichen Betrachtungen, wie die Austernschale, Veranlassung geben, welche vielleicht erlauben, sie noch deutlicher auseinanderzusetzen. Die faserige Struktur der Schale von *Inoceramus* hat die Aufmerksamkeit auf diese Muschel gerichtet lange vorher, ehe ihre wahre Form und Gestalt bekannt war. Ebenso faserig erscheint *Pinna*, *Pachymia gigas* und die Schale des *Nautilus aturi* und viele andere.“ (L. v. BUCH.)

Betrachtet man den Querbruch von einem Stück der Schale von *Pinna* mit der Lupe und beizt dasselbe etwas, so kann man nach G. ROSE (5) die gegen die Achse geneigten, rhomboëdrischen Spaltungsflächen erkennen und sehen, daß sie in jedem Prisma eine verschiedene Lage haben, die Kalkspatindividuen also, wenn sie auch mit ihren Hauptachsen parallel stehen, mit ihren Nebenachsen in jedem Prisma eine verschiedene Lage haben. Von ganz besonderer Bedeutung sind die Aetzfiguren, welchen G. ROSE ein eingehendes Studium widmete. Am wichtigsten sind die der geraden Endfläche. „Hier entstehen beim Kalkspat durch Aetzen mit HCl immer vertiefte gleichseitige Dreiecke, deren Seiten stets den Kombinationskanten der geraden Endfläche mit der Fläche des Hauptrhomboëders, oder was dasselbe ist, mit dem ersten 6-seitigen Prisma parallel gehen und in deren Mitte sich die Endecken des Hauptrhomboëders erheben, so daß also die Spaltungsflächen dadurch sichtbar werden. Beim Aetzen der geraden Endfläche des Aragonits erhält man lauter Streifen, die der kurzen Diagonale des rechtwinkligen Querschnittes des Prismas von 116°

parallel gehen. Es sind Längsprismen, die sich nach den Enden in Rhombenoktaëder ausspitzen, wodurch verschiedene, oft ganz rhombische Figuren entstehen“ (G. ROSE). Hat man nun kleine Platten der Schale von *Pinna* rechtwinklig zur Prismenschicht angeschliffen und untersucht dieselben nach kurzer (30—60 Sek.) Aetzung mit nur wenig verdünnter Säure, sei es direkt (bei dünnen Stücken), sei es nach Abdrücken in Hausenblase, so sieht man in jedem Prisma die rhomboëdrischen Eindrücke, wie auf der geraden Endfläche des Kalkspatprismas, und zwar in jedem Prisma in verschiedener Stellung (vergl. ROSE, l. c. Taf. I, Fig. 3).

Ein ganz wesentlich anderes Resultat ergab nun die Untersuchung der Perlmutter-schicht bei *Pinna*, über deren Struktur schon oben gehandelt wurde. „Wenn man eine geschliffene Platte von der Perlmutter von *Pinna* oder von *Avicula margaritifera*, die ganz dieselbe Struktur hat, mit HCl ätzt, so sieht man, wie in Fig. 8 (ROSE, l. c. Taf. I) krumme, ungefähr parallele, etwas unebene Linien, welche die Durchschnittslinien der dünnen Schichten mit der Schnittfläche sind.“ LEYDOLT erhielt unter gleichen Umständen an manchen Stellen symmetrische Sechsecke, welche später G. ROSE bei *Pinna nigra* auf der inneren Seite der Perlmutterlage, kurz vor ihrem Ende, wo sie sich an der Prismenschicht auskeilt, auch ohne Aetzung fand. Es unterliegt nach G. ROSE keinem Zweifel, daß die Sechsecke symmetrische Sechsecke sind, entsprechend dem Querschnitt des Aragonits durch die Kombination des vertikalen Prismas von 116° mit der Längsfläche. Es ergibt sich somit, daß bei *Pinna* die äußere Prismenschicht aus Kalkspat und die innere Perlmutterlage aus Aragonit besteht.

Man wird GÜMBEL (8) beistimmen müssen, wenn er in einem offenen Brief an DAMES bemerkt, daß alle bisher beigebrachten Gründe für die Kalkspat- oder Aragonitnatur des die Molluskenschalen bildenden Kalkes nicht so ganz überzeugend sind, so daß man sich „des Gefühls einer gewissen Unsicherheit“ nicht entschlagen kann. Bei allen Bestimmungen des spezifischen Gewichtes muß vor allem berücksichtigt werden, daß namentlich bei den Schalen der Lamellibranchier die Kalkmasse von reichlichen Mengen organischer Substanz (Conchiolin) durchsetzt ist, wodurch das spezifische Gewicht der Schale notwendig verringert werden muß. Demungeachtet schwanken die Werte zwischen 2,65 und 2,9, also thatsächlich zwischen dem des Kalkspats und des Aragonits. Dies kann, wie GÜMBEL bemerkt, auch nicht durch

den Umstand erklärt werden, daß neben kohlen-saurem Kalk in der Schalensubstanz stets auch Calciumphosphat, wiewohl nur in geringer Menge, vorkommt. In 100 Teilen des feuerbeständigen Rückstandes der Schalen fand C. SCHMIDT (12) bei Anodonta 99,45 CaCO_3 und nur 0,55 Calciumphosphat. EHRENBAUM (l. c.) führt an, daß die Hauptmasse der Muschelschalen, soweit es sich um anorganische Substanz handelt, aus CaCO_3 mit wenig MgCO_3 — im ganzen 88—96 Proz. — besteht; der Rest besteht aus Alkalien, Erden und Eisen, welche meist an Phosphorsäure gebunden sind, und oft kommt eine nicht unbeträchtliche Menge von Kieselerde und Thonerde vor. Als wichtig für spätere Erörterungen sei gleich hier erwähnt, daß nach RASPAIL und PREVOST die Muschelschalen in der ersten Zeit ihrer Entwicklung nur oder fast nur aus Calciumphosphat bestehen (cit. in BRONN, Klassen und Ordnungen, Weichtiere, Bd. III, 1, 1862, S. 410). GÜMBEL hält es daher aus den angeführten Gründen nicht für ausgeschlossen, „daß ein weiterer, noch dichter Zustand des Kalkkarbonats (als Aragonit) sich an der Zusammensetzung der Molluskenschalen beteiligt“.

Ganz neuerdings machte nun in der That Miss AGNES KELLY (vergl. „Natur“, 1900, vom 5. Juli) der Mineralogischen Gesellschaft in London Mitteilung über eine neue Modifikation des kohlen-sauren Kalkes, die sie „Conchit“ zu benennen vorschlägt. Diese Substanz bildet nach ihr das Material verschiedener Kalksekretionen und die Grundlage der Molluskenschalen, in denen es bisher als Aragonit galt. Es setzt auch den bekannten Karlsbader Erbenstein zusammen und entsteht auch als Kesselstein. Ueber das spezifische Gewicht finde ich a. a. O. keine Angabe, dagegen wird noch angeführt, daß das genannte Mineral negativ einachsigt ist, wie Kalkspat, aber keine Spaltbarkeit und Zwillingsbildung zeigt. Beim Erhitzen verwandelt es sich wie Aragonit in Kalkspat, doch geschieht dies schon bei einer niederen Temperatur¹⁾.

Gegen die anscheinend ganz einwandfreien Resultate der Aetzversuche von LEYDOLT und G. ROSE hat NATHUSIUS-KÖNIGSBORN Einwände erhoben, indem es ihm wenigstens bei *Meleagrina* nicht gelungen ist, durch Aetzung mit Salpeter-

1) Ganz neuerdings (Centralblatt f. Mineralogie, Geologie u. Paläontologie, 1901, Nr. 5) hat R. BRAUNS Gründe beigebracht, die die Identität von Conchit und Aragonit kaum bezweifeln lassen.

säure oder Chromsäure Andeutungen einer krystallinischen Struktur zu finden; dagegen konnte er durch Aetzung von Flächen-schliffen der Prismenschicht von *Pinna* in der von ROSE empfohlenen Weise (kurze Einwirkung ziemlich konzentrierter Säure) zwar niemals „auch nur die entferntesten Spuren von krystallinischer Bildung“ finden, „wohl aber zeigt sich auf den Querschnitten der von den Septen eingeschlossenen Prismen auf den gelungensten Stellen ein zartes Netz oder Maschenwerk, das sich bei hoher Einstellung hell auf dunklem Grunde, bei tiefer Einstellung als ein System dunkler Linien auf hellem Grunde darstellt“ (NATHUSIUS, l. c. Taf. XIII, Fig. 66 A). NATHUSIUS ist der Meinung, daß bei der Erosion der Kalksubstanz durch die Säure organische Membranen, welche die erstere durchziehen, unzerstört bleiben und so die netzförmige Zeichnung als Relief auf der Erosionsfläche bilden. Demungeachtet will er die Möglichkeit nicht bestreiten, daß unter Umständen „wirklich Krystallgestalten durch Aetzung bloßgelegt“ werden können, um so mehr, als er in der Prismenschicht von *Meleagrina* „bestimmte Andeutungen einer die organische Struktur durchsetzenden krystallinischen Struktur“ gefunden zu haben glaubt.

Fast ebenso skeptisch äußert sich auch v. GÜMBEL. Bei sehr zahlreichen, an recenten Schalen unternommenen Aetzversuchen konnte er sich in keiner Weise von dem Vorhandensein solcher Aetzfiguren, die sich auf Kalkspat oder Aragonit deuten ließen, mit voller Sicherheit überzeugen. Ueberall trat „die eigentümliche feinere, zellenähnliche Struktur der organischen Häutchen und Membranen“ hindernd in den Weg, „welche vielfach die Formen von Aetzfiguren nachahmen“. Auf der queren Schlißfläche senkrecht zur Achse der Prismen sah v. GÜMBEL nach der Aetzung meist sechsseitige, netzförmige Grübchen hervortreten.

Ich habe selbst nur gelegentlich einige wenige Aetzversuche an den Prismen von *Anodonta* gemacht, bin aber hier nicht zu überzeugenden Resultaten gelangt. Ebenso wenig wie es mir hier gelang, Aetzfiguren zu erzielen, welche für den Kalkspat charakteristisch sind, vermochte ich an der Perlmutter-schicht jene des Aragonits hervorzubringen. Ich bin weit entfernt, an der Richtigkeit der diesbezüglichen Angaben G. ROSE's auch nur im geringsten zu zweifeln, zumal die beigegebenen Abbildungen die Krystallnatur der beobachteten Oberflächenzeichnungen, wie mir scheint, ganz unzweifelhaft darthun. Bei *Anodonta* sehe ich aber sowohl an der unversehrten Innenfläche der Perlmuttersubstanz, wie

auch an zur Oberfläche parallel geführten Schlifften nach Säureätzung immer nur die oben beschriebene Zellenzeichnung, die mit Aragonitkrystallen sicher gar nichts zu thun hat. Ich befinde mich hier durchaus in Uebereinstimmung mit v. GÜMBEL, welcher ebenfalls schon bemerkte, daß bei schwachem Anätzen eines Flächenschliffes durch die Perlmutter-schicht neben der charakteristischen der lamellären Schichtung entsprechenden Parallelstreifung „eine feinzellige Struktur zum Vorschein kommt, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit Aetzfiguren des Aragonits besitzt“, ohne jedoch deren strenge Regelmäßigkeit wahrnehmen zu lassen; auch fand er diese Struktur schon vor der Anätzung angedeutet. „Soweit mein Sehvermögen reicht, konnte ich mich“, sagt v. GÜMBEL, „auch an der Perlmutter-schicht von dem Auftreten der Aetzfiguren des Aragonits nicht überzeugen.“ Ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt scheint nach G. ROSE *Pinna semiunda* zu sein, deren Schale so dünn und durchscheinend ist, daß man ein Bruchstück davon ohne weiteres beobachten kann. „Hier sind nach ROSE fast überall die innersten Blätter der Perlmutterlage in einzelne Sechsecke zerfallen.“ Ich war leider nicht in der Lage, diese Muschel selbst untersuchen zu können, und kann daher auch nicht sagen, ob es sich hier wirklich um krystallinische Bildungen handelt, wie ROSE meint oder, was mir nach der beigegebenen Abbildung ROSE's fast wahrscheinlicher vorkommt, um eine organisch verursachte Struktur ähnlich wie bei *Anodonta*.

Dasjenige Mittel, welches geeignet ist, den sichersten Aufschluß über die feinere Struktur des Kalkes in den Schalen der Mollusken zu geben, nämlich die Untersuchung der optischen Eigenschaften, hat bisher auffallenderweise nur in sehr beschränktem Maße Anwendung gefunden, und ich habe daher auch von vornherein mein Augenmerk darauf gerichtet, diese Lücke wenigstens einigermaßen auszufüllen. Die wichtigsten Dienste hat mir diese Methode bei der Untersuchung des feineren Baues und der Entwicklung der Gastropodenschalen geleistet, indessen lieferte auch die optische Prüfung der Prismenschicht bei Lamellibranchiern einige beachtenswerte Resultate.

Hier habe ich zunächst einer Angabe v. GÜMBEL's zu gedenken, die, wenn sie sich bewahrheitete, der optischen Untersuchung, wenigstens der Lamellibranchier-Schalen, nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereiten würde. v. GÜMBEL behauptet nämlich, daß die auf das sorgfältigste entkalkte organische Grundsubstanz (das Conchiolin) „schon an sich ohne die Kalkzwischen-

lagen“ doppelbrechend und zwar optisch zweiachsig sich verhält; dies soll ebensowohl von den dünnen organischen Lamellen der Perlmuttersubstanz gelten, wie für die verhältnismäßig dicken Scheidewände der Prismen, ferner für die „meist lederartigen, braunen Epidermalhäute“ (d. h. das Periostracum) und die Substanz des Schloßbandes (Ligament). Als besonders geeignete Objekte empfiehlt v. GÜMBEL die zarten, glasartig durchsichtigen Deckel junger, eben aus dem Muttertier hervorgekommener Exemplare von *Paludina vivipara*. „Ebenso geeignet sind die perlmutterartig schimmernden, entkalkten Häutchen von *Nautilus*, dann die dünnen, durchsichtigen Oberflächen-Membranen von *Strombus gigas*, die aber auch inmitten der Muschel-schalen eingebettet vorkommen“ (l. c. S. 395).

Es würde dies kaum besonders überraschen können, da es ja längst bekannt ist, daß die meisten organischen Skeletsubstanzen der Pflanzen sowohl wie der Tiere mehr oder weniger stark doppelbrechend sind (Cellulose, Chitin, Horn, Knorpel). Die von v. GÜMBEL als besonders günstig bezeichneten Objekte habe ich selbst nicht untersucht, sondern mich auf die Prüfung der entkalkten Schalensubstanz von *Anodonta* beschränkt. Hier vermochte ich aber unter den gleich zu erwähnenden Bedingungen Anisotropie in irgend merklichem Grade nicht nachzuweisen. Weder dünne Lamellen der äußersten rein organischen Schicht (des Periostracums) der Schale, noch auch vorsichtig entkalkte Schiffe durch die Prismenschicht, senkrecht oder parallel zur Achse der einzelnen Elemente, ließen bei Untersuchung in Glycerin oder Balsam doppeltbrechende Eigenschaften erkennen; zwischen gekreuzten Nicols blieben die Präparate bei jeder Lage dunkel.

Ich durfte daher auch sicher sein, daß das optische Verhalten der entsprechenden Objekte vor der Entkalkung, entgegen der Annahme v. GÜMBEL's, durch Anisotropie der organischen Grundsubstanz nicht merklich beeinflußt wird. Ich will selbstverständlich durchaus nicht behaupten, daß Conchiolinpräparate immer und unter allen Umständen sich optisch neutral verhalten, und darf man wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß hier ähnliche Verhältnisse obwalten, wie beispielsweise auch beim Chitin. Schon VALENTIN (13) führt eine ganze Reihe von Beispielen an, welche zeigen, wie sehr verschieden das Vermögen der Doppelbrechung an verschiedenen chitinenen Teilen entwickelt ist (l. c. S. 237 f.), und V. v. EBNER (14) bemerkt (l. c. S. 209), daß man

„an Chitinhäuten von Insekten, welche keine komplizierte Skulptur besitzen, in der Regel negative Doppelbrechung an Falten und Querschnitten mit Beziehung auf die Flächennormale als Achse findet, während die reine Flächenansicht fast neutral oder nur schwach doppelbrechend wirkt“.

Auch jene dünnen, meist gelb oder grünlich gefärbten Conchiolinlamellen, in welchen sich die Prismenschicht am Schalenrande von *Anodonta* zu entwickeln beginnt, zeigen keine Spur von Doppelbrechung und bleiben daher zwischen gekreuzten Nicols in jeder Lage dunkel. Um so deutlicher treten dann aber die optischen Eigenschaften der jungen Prismen hervor, von denen man an jedem solchen Präparate alle möglichen Entwicklungsstufen nebeneinander vor sich hat. Während die kleinen, runden Scheibchen, die den allerjüngsten Prismenanlagen entsprechen, zunächst noch einfachbrechend sind, wie die Grundsubstanz selbst, beginnen sie nach Anlagerung der nächsten Schichten sehr bald auf dem dunklen Grunde des Gesichtsfeldes leuchtend hervorzutreten. Immer ist es der „Kern“, also die älteste Schicht, welche diese Eigenschaft zuerst annimmt, und es kann eine solche Prismenanlage, von der Fläche gesehen, im gewöhnlichen Lichte schon 2—3 konzentrische Kreise (Verdickungsschichten) aufweisen, ehe der Kern doppeltbrechend wird; häufig sind die Prismen sogar schon zu beträchtlicher Größe herangewachsen, ehe überhaupt nur eine Spur von Anisotropie hervortritt. Dann macht sich aber auch sofort eine höchst charakteristische Eigentümlichkeit bemerkbar, welche in der Folge alle jungen Prismen auszeichnet, nämlich das Auftreten eines schwarzen Kreuzes, welches die Fläche des optischen Querschnittes in 4 zunächst nur ganz schwach, weiterhin aber hell leuchtende Quadranten teilt. Das zierliche Bild, welches infolgedessen jede solche junge Prismenkolonie zwischen gekreuzten Nicols darbietet, soll Fig. 15 vergegenwärtigen. Es ergibt sich hieraus unmittelbar die wichtige Folgerung, daß alle jungen Prismen eine sphäritische Struktur ähnlich wie Stärkekörner besitzen. Es ist diese Thatsache keineswegs neu, sondern sie war schon VALENTIN genau bekannt. In seinem außerordentlich reichhaltigen Werk über die Untersuchung der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Lichte erwähnt er (S. 209) das eigentümliche Bild, welches „eine hinreichend dünne Platte“ der äußersten Schalenschicht von *Anodonta* bei starker Vergrößerung im Polarisationsmikroskope zeigt. „Man sieht dann die polygonalen Zeichnungen, welche durch die von

CARPENTER abgebildeten Kalkprismen erzeugt werden. Jede einzelne von ihnen zeigt in der günstigsten Azimutalstellung ein dunkles Kreuz, wie eine senkrecht auf die Achse geschnittene Kalkspatplatte. Es schwindet in der Regel oder wird undeutlich, wenn man das Präparat in seiner Ebene dreht, weil der nach Zufall geführte Schliff die optische Achse nicht gerade senkrecht zu durchschneiden pflegt. $\frac{1}{4}$ Glimmerplättchen liefert die 2 der negativen Beschaffenheit entsprechenden Punkte in jedem Polygone. Dünne Präparate lassen selbst isochromatische Ringe ohne und noch häufiger mit der Einschaltung von Konvergenzlinsen erkennen“ (l. c. S. 210).

Die genauere Untersuchung zeigt nun bald, daß VALENTIN hier offenbar zwei ganz verschiedene Erscheinungen miteinander verwechselt hat, nämlich einmal das allbekannte Auftreten eines schwarzen Kreuzes im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes, wie es für cylindrische, kugelige oder scheibenförmige Objekte mit konzentrisch gruppierten anisotropen Elementen charakteristisch ist (Stärkekörner, Sphärokrystalle), und andererseits das schwarze Kreuz und die isochromatischen Ringe des Achsenbildes, wie es dünne, senkrecht zur optischen Achse geschnittene Platten einachsiger Krystalle im konvergenten Lichte zeigen.

Beide optischen Phänomene lassen sich nun in der That an den Prismen der Lamellibranchierschalen ohne jede Schwierigkeit nachweisen, aber es verhalten sich die Prismen verschiedener Arten in dieser Beziehung ganz verschieden, und schließen sich im gegebenen Falle beide optischen Wirkungen gegenseitig aus. Es war oben schon davon die Rede, daß die aus einer mehr oder weniger großen Zahl übereinander geschichteter Kalkscheibchen bestehenden jungen Prismen bei *Anodonta*, von der Fläche gesehen, zwischen gekreuzten Nicols ausnahmslos ein schwarzes Kreuz erkennen lassen, welches beweist, daß hier die doppeltbrechenden Elemente in radialen Reihen um den Mittelpunkt (bezw. die Achse) gruppiert liegen. Die Schenkel des Kreuzes fallen stets in die Polarisations Ebenen der beiden Nicols und bleiben natürlich beim Drehen des Präparates in der Ebene des Objektisches unverändert in ihrer Lage. Eine Ringzeichnung macht sich nur insofern bemerkbar, als an Prismen, die schon aus 3 oder mehr übereinander geschichteten, an Größe von außen nach innen zunehmenden rundlichen Plättchen bestehen, der überragende Rand jedes folgenden durch eine dunkle Linie markiert

erscheint. Es sind diese Ringe also einfach Schichtensäume. Je mehr nun ein Prisma in die Länge wächst, desto mehr verliert es natürlich in der Richtung der Achse an Durchsichtigkeit, und desto undeutlicher wird auch bei Betrachtung von der Schalenoberfläche her die Kreuzfigur im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes. Daß aber die ursprünglichen optischen Eigenschaften der der Schalenoberfläche zugewendeten, in die Cuticula (Periostracum) sozusagen eingegrabenen Prismenenden auch bei den ältesten Elementen, deren Wachstum völlig abgeschlossen ist, unverändert geblieben sind, zeigt jedes beliebige Schalenstück, welches von der Innenseite her so weit angeschliffen (resp. angeätzt) wurde, daß nur noch die ältesten, unmittelbar unter der äußersten kalkfreien Schicht des Periostracums gelegenen Prismenenden erhalten sind. Die Sphäritenkreuze sind dann an sämtlichen Elementen auf das schönste zu erkennen. Auf die theoretische Erklärung des in Rede stehenden optischen Verhaltens aller jungen, sowie der zuerst angelegten äußersten Enden sämtlicher voll entwickelten Prismen im polarisierten Lichte braucht hier um so weniger eingegangen zu werden, als sich eine ausgezeichnete Darstellung der einschlägigen Verhältnisse im „Mikroskop“ von NÄGELI und SCHWENDENER, II. Aufl. S. 339 ff. findet, die alle möglichen hierher gehörigen Fälle berücksichtigt.

Als wichtigste Folgerung ergibt sich, daß die Substanz der Prismen, soweit sie das geschilderte Verhalten darbietet, eine ganz bestimmte innere Struktur besitzt, indem doppeltbrechende Elemente in radialen Reihen centrisch um die Achse (resp. den Mittelpunkt der Plättchen) angeordnet sind. Alle Radien einer Querschnittsfläche sind optisch hinsichtlich der Lage ihrer Schwingungsebenen und der Größe der wirksamen Elasticitäten als gleichwertig anzusehen und verhalten sich so „als ob der nämliche Radius im Kreise herumgeführt würde“. Es ist dies die Struktur, wie sie Sphärokrystallen mit anisotropen Elementen allgemein zukommt.

Untersucht man einen nicht zu dünnen Flächenschliff durch die Schale von *Anodonta* oder *Unio*, bei welchem man in der Richtung von innen nach außen durch die äußeren Prismenenden längs der Achse hindurchsehen kann, so erhält man zwischen gekreuzten Nicols ein sehr charakteristisches Bild. Am besten benutzt man Schalenstückchen vom Rande, etwas oberhalb der Grenze der Perlmutter-schicht, welche nach Entfernung des Periostracums

von innen her angeschliffen oder angeätzt werden, bis die Perlmutter-schicht eben entfernt oder nur eine ganz dünne Lamelle derselben noch erhalten ist. Nach Einschluß in Balsam gewähren solche Präparate ein ganz verschiedenes Bild, je nachdem man bei Betrachtung von der Innenseite her auf die an die Perlmutter-schicht angrenzenden Querschnittsflächen der Prismen eingestellt oder durch Senken des Tubus die optischen Querschnitte der abgekehrten äußeren Prismenenden sich zur Anschauung bringt. Ersteren Falls erscheinen im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes die Prismenflächen bei *Anodonta* und *Unio* gleichmäßig hell ohne Kreuzfigur, letzteren Falls tauchen dagegen in der Tiefe der Prismen ganz deutlich die Sphäritenkreuze mit den Schichtungsringen auf. Auf den ersten Blick hat es also den Anschein, als ob die in einer besonderen Struktur begründeten Bedingungen für die Entstehung der Kreuze nur innerhalb eines sehr kleinen und zwar des ältesten Abschnittes der Prismen gegeben seien. Indessen läßt sich leicht zeigen, daß dem nicht so ist, daß vielmehr jeder beliebige Querschnitt eines Prismas das Sphäritenkreuz in gleicher Deutlichkeit zeigt wie die ursprüngliche Anlage, vorausgesetzt, daß die Dicke des Schliffes ein gewisse Grenze nicht überschreitet. Schleift man ein Schalenstück von *Anodonta* oder *Unio* von beiden Seiten her so an, daß innen nur eine äußerst dünne Lamelle von Perlmutter-substanz erhalten bleibt, von den Prismen aber nur eine dünne Platte des Fußteiles unmittelbar über der Perlmutter-schicht, so treten in derselben die Kreuze auf das allerschönste hervor. Dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn durch den Schliff eine dünne Lamelle aus der Mitte oder in einem beliebigen anderen Niveau der Prismenschicht isoliert wurde (Fig. 16).

Daraus ergibt sich also mit Notwendigkeit die Schlußfolgerung, daß jedes einzelne Prisma bei *Anodonta* (und ebenso bei *Unio*) in seiner ganzen Ausdehnung sphäritische Struktur besitzt und daß es gewissermaßen aufgefaßt werden kann als eine Säule aus übereinandergeschichteten scheibenförmigen Sphärokrystallen. Es wird unter diesen Umständen begreiflich, daß das Kreuz im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes nur dann deutlich hervortritt, wenn eine aus der Kontinuität des Prismas herausgeschnittene Platte nicht zu dick ist.

Mit diesen aus dem optischen Verhalten abgeleiteten Folge-

rungen stimmt nun auch die sichtbare Struktur ganz dünner Quer- oder Schrägschnitte der Prismen vollkommen überein. Der Zufall liefert nicht selten Präparate, bei welchen über einer äußerst dünnen Lamelle der Perlmutter-schicht die Prismen so weit abgeschliffen sind, daß nur noch bei günstiger Beleuchtung die Insertionsstellen derselben durch ihre besondere Struktur erkennbar sind. Man überzeugt sich dann ganz deutlich von dem radiärstrahligen, feinfaserigen Gefüge der Prismensubstanz, wobei vielfach am Rande der einzelnen, sozusagen nur angedeuteten Prismenfelder etwas gröber krystallinische Gebilde bemerkbar werden.

Noch viel schärfer ausgeprägt als bei *Anodonta* fand ich diese Faser- oder Nadelstruktur bei einem in gleicher Weise gewonnenen Präparat von *Unio*, welche Prismenenden in der nächsten Nähe der Perlmutter-schicht in verschiedenem Grade schräg geschnitten zeigte.

Aus später zu erwähnenden Gründen lege ich auf den hier gelieferten Nachweis einer durchgehenden sphärokrystallinischen Struktur der Prismen der Najaden großes Gewicht und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil es, wie gleich gezeigt werden soll, ganz ebenso gestaltete und im gewöhnlichen Lichte ganz gleich aussehende Prismen anderer Muscheln giebt, deren Struktur, wie die optische Untersuchung lehrt, eine völlig verschiedene ist.

Die einzige Angabe, welche ich bezüglich des sphäritischen Baues der jungen Prismen von *Anodonta* in der Litteratur gefunden habe, rührt her von MOYNIER DE VILLEPOIX (6), welcher in seiner ausgezeichneten und sehr ausführlichen Arbeit, die mir leider erst nach Abschluß der vorliegenden Untersuchung bekannt wurde, unter anderem auch Versuche über Schalenregeneration bei *Anodonta* mitteilt, aus welchen sich sehr wichtige Folgerungen bezüglich der Bildungsweise des Periostracums, sowie auch der Prismen ergeben.

Es wurden beträchtliche Stücke am Rande oder an der Seite der Schale weggebrochen, so daß der unversehrte Mantel bloßlag. Die Oeffnung wurde entweder mit einem Holzplättchen oder durch ein untergeschobenes Lederstückchen verschlossen, bisweilen aber auch ganz frei gelassen. Die operierten Tiere wurden dann entweder in ein Bassin gebracht, welches von dem Bache gespeist wurde, aus dem die Tiere stammten, oder sie wurden in gänzlich kalkfreiem Wasser gehalten und in diesem Falle mit Diatomeen aus kalkfreiem Wasser gefüttert. Nach 4 Monaten (Februar bis

Juni) waren in allen Fällen die Defekte verschlossen durch neugebildete Schalensubstanz. Handelte es sich um Neubildung des Schalenrandes, so fand sich zunächst das vielfach gefaltete innere Periostracum in ganz normaler Weise regeneriert und an seiner äußeren Fläche („sur sa face externe [par rapport à l'animal]“) bedeckt mit Gruppen von Krystallen „en houppes ou en sabliers, quelque fois isolés et en forme de navette ou de prismes mal définis“.

Diese Krystalle bestehen nicht aus kohlen-saurem Kalk, sie lösen sich in Säuren ohne Gasentwicklung, wobei ein Rückstand in Form der Krystalle übrig bleibt, der den Reaktionen (MILLON's Reagenz) zufolge, aus einer eiweißartigen Substanz besteht. M. glaubt, daß es sich dabei um eine Ausscheidung seitens der benachbarten Epithelzellen handelt, und daß diese Krystalle ein Reservematerial darstellen. Weiterhin erscheinen dann verschiedene Entwicklungsstadien der Kalkprismen, die MOYNIER mit folgenden Worten beschreibt: „Des masses irrégulières à contours définis mais non rigoureusement géométriques, circulaires, elliptiques ou obscurément polygonales, d'abord transparentes, puis granuleuses. Clairsemées au début de la formation, elles se rapprochent graduellement, jusqu'au contact. Une partie de ces masses est sans action sur la lumière polarisée, l'autre au contraire, après le croisement des nicols, brille d'un vif éclat dans le champ obscur de la préparation. Un peu plus loin, les masses en question se rapprochant prennent une forme nettement polygonale. Plus en arrière enfin, les membranes de séparation de ces polygones se replient vers l'intérieur en convergeant vers le centre, mais sans atteindre. Sous un fort grossissement on voit que ces replis séparent des cristaux irradiés autour d'un centre réfringent et que l'ensemble, dans le quel on constate la présence des zones concentriques tres minces donne, à la lumière polarisée, la croix noire caractéristique, autour de laquelle se forment, en outre, des irisations concentriques.“

In der v. KÖLLIKER'schen Sammlung befindet sich auch ein Präparat, welches als junge, in Bildung begriffene Austernschale bezeichnet ist. Obschon ich über das Alter des Tieres, von dem das Schalenstück herrührt, nichts angeben kann, der Bau der Austernschale auch in vielen Punkten sehr von dem anderer Muschelschalen und speciell der hier näher behandelten

abweicht, so möchte ich doch nicht unerwähnt lassen, daß es sich hier um geradezu prachtvolle, riesig große Sphäriten handelt, welche nur teilweise in geschlossener Schicht, zumeist aber noch vereinzelt in einer gelblich gefärbten organischen Grundsubstanz (Conchiolinhaut) liegen. Sie besitzen die Form großer, konzentrisch geschichteter Rosetten, die fast ausnahmslos aus zwei fächerförmigen, mit breiter Basis aneinander stoßenden Hälften bestehen (Fig. 17). Die Aehnlichkeit mit einem Fächer wird noch dadurch verstärkt, daß ein breiter Rand der Sphäriten durch radiär angeordnete Krystallplättchen gebildet wird, welche, wie die einzelnen Fiedern eines Fächers, nach außen hin breiter werden und stumpf abgerundet enden. Nach dem Centrum zu ist die radiär-faserige Struktur immer weniger deutlich ausgeprägt.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigt jedes solche sphäro-krySTALLINISCHE Kalkgebilde ein schwarzes Kreuz, während die zwischenliegenden hellen Quadranten in prachtvollen Farbenringen glänzen, so daß ein solches Präparat sicher eines der schönsten Bilder aus dem an überraschenden Farbeffekten so reichen Gebiete der Polarisationserscheinungen liefert.

Es handelt sich hier sicher entweder um ein Stück des jüngsten noch im Wachstum begriffenen Schalenrandes einer schon älteren oder um ein Schalenstück einer noch im Embryonalstadium begriffenen Auster. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls zeigt sich, daß als Vorläufer aller weiteren Strukturelemente der Schale auch in diesem Falle Sphäriten in einer organischen Grundmasse auftreten.

Dank der großen Liebesswürdigkeit Sr. Excellenz des Herrn Geheimrates v. KÖLLIKER war ich in den Stand gesetzt, eine ganze Anzahl von Flächenschliffen durch die Prismenschicht von *Pinna*, sowie auch noch von *Perna ehippium*, einer *Crenatula* (spec.?) und einer *Avicula* (spec.?) in Bezug auf ihr optisches Verhalten zu untersuchen. Es ergab sich dabei das sehr überraschende Resultat, daß in allen diesen Fällen die Prismen nicht sphäritisch gebaut sind, sondern die Eigenschaften echter Kalkspatkrystalle darbieten, wie dies auch schon von anderer Seite für die Prismen gewisser Lamellibranchier-Schalen behauptet wurde.

Am eingehendsten hat sich über diesen Punkt neuerdings EHRENBAUM (l. c.) geäußert. Er hält es für unzweifelhaft, „daß der Kalk bei *Mytilus* ebenso wie bei allen anderen Schalen krystallinisch, in gewissen Teilen sogar krystallisiert

ist“ (Prismen von *Pinna*). An Querschliffen durch die Prismenschicht von *Mytilus* rechtwinklig zum Schalenrande hat schon v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN und später TULLBERG gewisse Linien beschrieben, welche besonders nach Aetzung mit Essigsäure hervortreten sollen und von TULLBERG „als krystallinische Flächen“ in dem kohlsauren Kalke der Prismen gedeutet werden, welcher daher hier „gewissermaßen krystallisiert“ auftritt. EHRENBAUM fügt noch hinzu, daß es ihm gelungen sei, innerhalb der blauen Substanz „drei verschiedene Spaltungsrichtungen“ aufzufinden, „von denen die eine untergeordnete mit der Längsachse der Kalknadeln zusammenfällt, während die beiden anderen regelmäßig wiederkehrende Winkel damit bilden“. Bezüglich der Prismen von *Pinna* wurde schon früher der hauptsächlich auf Grund von Aetzversuchen gewonnenen Anschauung von G. ROSE und LEYDOLT gedacht, wonach jedes der großen säuligen Prismen als ein Krystallindividuum zu betrachten sei mit konstant gelagerter Hauptachse. EHRENBAUM fügte dann später die wichtige Thatsache hinzu, „daß Querschliffe dieser Säulen im konvergenten polarisierten Lichte in der That das charakteristische einfache, dunkle Kreuz der optisch einachsigen Mineralien mit unverkennbarer Deutlichkeit zeigen“ (l. c. S. 13), und er hält sich zu dem Analogieschlusse berechtigt, gleiche optische Eigenschaften auch bei den kleinen Prismen (Nadeln) von *Mytilus* anzunehmen, obschon die Kleinheit der Elemente eine genaue Untersuchung kaum möglich erscheinen läßt, da jedes das Bild des anderen stört. Dagegen gelang es EHRENBAUM, hier durch Maceration ganze Bündel oder auch einzelne Kalknadeln zu isolieren und festzustellen, „daß sie sich im polarisierten Lichte vollkommen wie hexagonale Krystallindividuen verhalten“. Beim Drehen des polarisierenden Nicols fallen die Auslöschungsrichtungen immer genau mit der Längsachse der Nadeln zusammen.

Es ist nicht schwer, sich von der Richtigkeit der Angaben EHRENBAUM's hinsichtlich des Achsenbildes in den Prismen von *Pinna* im konvergenten polarisierten Lichte zu überzeugen, und besonders bei Benützung eines sogen. „Achsenbild-Okulares“ macht die Beobachtung nicht die geringsten Schwierigkeiten.

Untersucht man einen Flächenschliff durch die Prismenschicht einer der zuletzt genannten Muscheln in gewöhnlicher Weise

zwischen gekreuzten Nicols, so erhält man ein Bild, welches auch, abgesehen von dem Fehlen der Sphäritenkreuze, ganz wesentlich von dem abweicht, welches ein entsprechender Schliff durch die Prismenschicht der Najaden darbietet.

Was vor allem auffällt, ist die sehr verschiedene Helligkeit der einzelnen polygonalen Prismenquerschnitte, die zwischen tiefem Schwarz und voller Lichtstärke wechselt. Dreht man das Präparat um seine Achse in der Ebene des Objektisches, so überzeugt man sich sofort, daß die große Mehrzahl der ganz dunklen Felder sich aufhellt und bei einer ganzen Umdrehung in 4 Stellungen im Maximum hell, bei anderen 4 Stellungen aber schwarz erscheint. Es ist dies ausnahmslos dann der Fall, wenn ein Querschnitt zwischen gekreuzten Nicols überhaupt nicht ganz schwarz erscheint, sondern nur grau in verschiedenen Tönen. Von den unter diesen Umständen ganz schwarzen Feldern giebt es immer einige, wiewohl meist nur in geringer Zahl, welche in jeder Lage dunkel bleiben. Unter den mir zur Verfügung stehenden Schliffen finden sich zwei von Pinna, die in diesem Sinne gewissermaßen als Gegenstücke gelten können, indem bei dem einen fast sämtliche Felder im dunklen Gesichtsfelde nahezu gleich hell erscheinen und auch beim Drehen des Objektisches in keiner Lage schwarz werden, sondern sich nur in geringem Grade 4mal verdunkeln, während das andere Präparat ein gerade Gegenteiliges Verhalten zeigt, indem fast sämtliche Prismenquerschnitte zwischen gekreuzten Nicols tiefschwarz erscheinen und bei Drehung auch so bleiben. In dem erstgenannten Präparat, welches eine ziemlich dicke, senkrecht zur Längsachse der Prismen geschliffene Platte ist, finden sich eine ganze Anzahl von Querschnittsfeldern, welche bei Drehung des Objektisches sich überhaupt nicht in merklichem Grade verdunkeln. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß diese Erscheinung einfach darauf beruht, daß namentlich bei Benützung des ABBE'schen Beleuchtungsapparates die die doppeltbrechende Platte durchsetzenden Strahlen nicht wirklich parallel durchtreten, so daß bei der sehr starken Anisotropie des Kalkspates die Doppelbrechung der zur Achse geneigten Strahlen notwendig zu einer Aufhellung des Gesichtsfeldes bei gekreuzten Nicols führen muß. In der That genügt schon die Entfernung des Kondensors, um auch in einem Falle, wie bei dem oben erwähnten Präparat, wo vorher die Helligkeit der Prismenfelder beim Drehen des Objektisches fast

oder ganz unverändert bleibt, sofort das für Präparate von *Pinna* sonst charakteristische Bild einer Mosaik von hellen und tiefdunklen Feldern hervorzurufen, von denen die große Mehrzahl beim Drehen des Präparates in der Ebene des Tisches 4mal hell und 4mal dunkel erscheint, und nur wenige im dunklen Gesichtsfelde bei jeder Lage dauernd dunkel bleiben. Der erwähnte Schliff, welcher dieses letztere Verhalten an fast allen Querschnitten erkennen läßt, zeichnet sich durch große Dünne aus und scheint, nach der geringen Größe der Querschnitte zu schließen, aus einem der Schalenoberfläche nahe gelegenen Niveau der Prismenschicht zu stammen. Ganz ebenso wie bei *Pinna* verhalten sich in Hinsicht auf die verschiedene Helligkeit in einem Flächenschliff zwischen gekreuzten Nicols auch die Prismenfelder bei *Perna ehippium*, *Avicula* und *Crenatula*. Ueberall erscheint im Gegensatz zu den Najaden eine Mosaik heller und dunkler Querschnitte, deren relative Anordnung natürlich bei jeder neuen Lage des Präparates in der Ebene des Objektisches wechselt. Die gleichen Eigenschaften finden sich endlich auch an einem Flächenschliffe durch eine fossile *Aptychus*-Schale und sind hier infolge der außergewöhnlichen Größe der einzelnen Querschnittsfelder nur um so auffallender.

Erst nachträglich wurde ich darauf aufmerksam, daß bereits v. EBNER (15) bei Untersuchung der Spicula von Kalkschwämmen durch die Erscheinung überrascht wurde, daß dieselben unter Umständen bei jeder Lage zwischen gekreuzten Nicols hell bleiben (l. c. S. 64 f.): „Nimmt man dickere Objekte, z. B. die kolossalen Dreistrahler von *Leucaltis solida* oder die dicken Stabnadeln von *Leucandra aspera*, und bringt sie in eine Stellung, in welcher die optische Achse senkrecht oder nahezu senkrecht steht, so sieht man dieselben stets sehr hell leuchten im dunklen Gesichtsfelde in jedem Azimute.“ v. EBNER konstatierte auch schon, daß senkrecht zur Achse geschliffene Kalkspatplatten oder kleine, mit der Achse vertikal gestellte Kalkspatkrystalle, zwischen gekreuzten Nicols im parallelen Lichte untersucht, genau das gleiche Verhalten erkennen lassen und erklärt die Erscheinung ganz richtig dadurch, daß es selbst ohne Kondensor immer Lichtkegel, nicht parallele Lichtstrahlen sind, welche das Objekt beleuchten. „Daß man unter diesen Umständen trotzdem kein schwarzes Kreuz — entsprechend den Polarisations Ebenen der Nicols, in welchen ja kein Licht durch das Objekt geht — sehen kann, wird man begreifen, wenn man bedenkt, daß ja nicht das Bild der Blendungsöffnung zur Beobach-

tung kommt, sondern das Objekt selbst, das Punkt für Punkt in gleicher Weise Licht aussendet“ (v. EBNER). „Daß die genannte Erscheinung bei den Kalkschwammnadeln (ebenso den Prismen der betreffenden Muscheln B.) und am Kalkspate zur Beobachtung kommt, liegt an der außerordentlich starken Doppelbrechung dieser Objekte; es ist begreiflich, daß bei einer geringen Differenz der Brechungsquotienten eine schwache Neigung der das Objekt durchleuchtenden Strahlen keinen merklichen Effekt erzielen kann; ebenso ist es begreiflich, daß die Erscheinung umso mehr zurücktritt, je dünner das Objekt, je kleiner mithin der Gangunterschied der im Objekt polarisierten Strahlen wird.“

Auch v. GÜMBEL wurde offenbar durch dieselbe Erscheinung irregeführt, wie aus der folgenden Bemerkung sich ergibt (l. c. S. 396): „Wäre der Kalk (der Prismen von *Pinna* und *Avicula*) in Form des Kalkspates ausgebildet, so dürfte man nach Analogie der Crinoidensäulen doch wohl annehmen, daß, wie dies auch aus den von G. ROSE an seinen Aetzfiguren gezeichneten Rhomboëdernen zu entnehmen wäre, die Längsrichtung der Waben oder Röhrchen (Prismen) der optischen Achse entsprechen würde. Bringt man indes die Querschnitte solcher Wabenschichten unter den Polarisationsapparat, so bleiben bei recenten Schalen fast sämtliche Waben auch bei gekreuzten Nicols hell, nur einzelne verdunkeln sich schwach, und sehr vereinzelt werden ganz dunkel. Bei der großen Menge von querdurchschnittenen Prismen, welche man in einem Durchschnitte beobachten kann, läßt sich dies doch wohl nicht davon ableiten, daß der Schnitt nicht vollkommen senkrecht zu der optischen Achse geführt ist.“

Wenn man mit G. ROSE und LEYDOLT jedes der *Pinna*-Prismen für ein Krystallindividuum mit konstant gelagerter Hauptachse ansehen will und wenn man sich andererseits der Thatsache erinnert, daß bei säulig entwickelten Kalkspatprismen die optische Achse mit der krystallographischen zusammenfällt, so würde man in der That zunächst wohl ein anderes optisches Verhalten der senkrecht zur geometrischen Achse durchschnittenen Prismen erwarten müssen, als es sich bei Anwendung des polarisierten Lichtes wirklich findet. Bei wenigstens annähernd paralleler Durchstrahlung in der Richtung der Achse hätten die Querschnittsflächen zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage des Präparates gleichmäßig dunkel bleiben müssen. Dies ist aber thatsächlich nur ganz ausnahmsweise der Fall, während die weitaus größte Mehrzahl der Felder, sich wie anisotrope Krystall-

platten verhalten, deren optische Achse irgend einen Winkel mit den einfallenden Lichtstrahlen bildet, d. h. bei Drehung des Objektisches in 4 Stellungen hell und in 4 anderen dunkel erscheinen. Man sieht sich daher zu dem Schluß gedrängt, daß bei *Pinna* und den anderen genannten Seemuscheln die innerhalb der Prismenschicht parallel nebeneinander liegenden Säulen zwar in Bezug auf ihre geometrischen Hauptachsen gleichgerichtet sind, nicht aber in Bezug auf ihre optischen Achsen, welche letztere vielmehr mit jenen Winkel von wechselnder Größe bilden. Nur selten fällt wie in einem wirklichen Kalkspatprisma die krystallographische Hauptachse mit der optischen Achse zusammen. Immer jedoch sind die beiden Schwingungsrichtungen wie in einem echten Krystall durch das ganze Prisma gleichgerichtet.

Hiermit stimmt auch das Bild überein, welches ein parallel den Prismenachsen geführter Querschnitt der äußeren Schalenlage von *Pinna* zwischen gekreuzten Nicols darbietet. Während die große Mehrzahl der Prismen dunkel erscheint, wenn die geometrische Längsachse mit der Polarisationssebene des einen oder anderen Nicols zusammenfällt, giebt es doch fast in jedem Schlicke einzeln oder gruppenweise zusammenstehende Elemente, welche unter gleichen Umständen in wechselndem Grade hell erscheinen, bei denen also wieder zwar die räumliche Lage mit der der anderen übereinstimmt, nicht ebenso aber die optische Orientierung.

Ein etwas dicker, sonst aber tadelloser Querschleiff der Schale von *Meleagrina margaritifera* zeigt wieder die schon oben erwähnte Erscheinung, daß fast alle Prismen bei jeder Lage im dunklen Gesichtsfeld hell bleiben; die Erklärung ist natürlich hier dieselbe wie in jenem Falle beim Flächenschleiff.

Es stand mir auch ein Präparat zur Verfügung, welches, in Balsam eingeschlossen, prachtvolle, nach einer mir unbekanntem Methode völlig isolierte Prismen von *Pinna* enthielt; eines derselben ist in Fig. 5 abgebildet.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigte sich nun, daß nur ein Teil der Prismen das Maximum der Dunkelheit dann erreichte, wenn die geometrische Längsachse mit der Polarisationssebene des einen oder anderen Nicols zusammenfiel, viele andere blieben unter diesen Umständen mehr oder weniger hell, indem ihre optische Achse mit der Längsachse der Prismen einen mehr oder weniger großen Winkel bildet.

Um nun den Charakter der Doppelbrechung zu bestimmen — ob ein- oder zweiachsig, positiv oder negativ — benutzt man mit Vorteil die Untersuchung im konvergenten Licht, um die Art des Achsenbildes festzustellen. Ich bediente mich, wie schon erwähnt, eines Achsenbildokulars von Zeiss in Verbindung mit dem Objektivsystem D. (Bringt man eine optisch einachsige planparallele Krystallplatte so auf den Objektisch, daß ihre optische Achse senkrecht zur Ebene des Tisches steht, so besteht bekanntlich das Achsenbild im konvergenten Licht aus einem System von farbigen Ringen, die von einem dunklen Kreuz durchsetzt werden; bei Drehung der Krystallplatte ändert sich nichts an diesem charakteristischen Bilde. Ganz übereinstimmend verhalten sich nun auch dünne Querschnitte der Prismen von Pinna.) Zwischen gekreuzten Nicols erkennt man an jeder beliebigen Stelle eines senkrecht zur Achse der Prismen gerichteten Flächenschliffes wenigstens Andeutungen der schwarzen Achsenkreuze und besonders auch der isochromatischen Ringsysteme. Da jedoch, wie schon erwähnt, die optische Achse der Prismen nur selten mit der krystallographischen Hauptachse zusammenfällt, auch die optischen Wirkungen benachbarter Elemente sich gegenseitig stören, so muß man selbst an einem sonst tadellosen Präparat immerhin etwas suchen, bis man Stellen findet, an welchen das Kreuz mit den Ringen in voller Deutlichkeit zu erkennen ist. Beim Drehen des Objektisches bleibt das Bild ganz unverändert, es handelt sich daher um eine optisch einachsige Substanz (Kalkspat), deren negativer Charakter außerdem leicht festzustellen ist. Entsprechend dem Umstande, daß die optische Achse der einzelnen Prismen in der Regel mehr oder weniger von der Vertikallage abweicht, fällt auch nur ausnahmsweise die Mitte des Achsenkreuzes mit dem Centrum des Gesichtsfeldes zusammen und liegt vielfach ganz nahe am Rande desselben. Man sieht dann das Achsenbild am deutlichsten, wenn man excentrisch in passender Richtung durch das Okular blickt. In einigen Fällen wollte es mir scheinen, als ob das Achsenbild nicht einer ein-, sondern einer zweiachsigen Substanz zugehörte (Aragonit), indem beim Drehen des Objektisches das schwarze Kreuz sich anscheinend in 2 hyperbolische Büschel auflöste. Indessen möchte ich hierauf um so weniger Gewicht legen, als bei dem unmittelbaren Nebeneinandersein zahlreicher optisch wirksamer Elemente ein Irrtum nur zu leicht möglich ist. Ganz ausgezeichnet schön ließ sich das Achsenbild einachsiger Krystalle an den sehr großen Querschnitten der prismatischen Elemente einer fossilen *Aptychus*-Schale erkennen.

Es kann auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen nicht zweifelhaft sein, daß die Prismen der genannten Seemuscheln in der That, wie dies schon G. ROSE und LEYDOLT¹⁾ annahmen, typischen Krystallcharakter besitzen, indem jedes einzelne Prisma wenigstens in optischer Hinsicht sich wie ein Kalkspatkrystall verhält, obschon in seine Zusammensetzung neben anorganischer nachweislich auch reichliche Mengen organischer Substanz eingehen. Es besteht daher, wie man sofort sieht, zwischen diesen Prismen und den von v. EBNER so eingehend untersuchten Nadeln der Kalkschwämme einerseits, den oft so überaus komplizierten Skeletelementen der Echinodermen andererseits eine ganz auffallende Uebereinstimmung. Während aber in jenem Falle die schön entwickelte Prismenform ganz naturgemäß die Vermutung erweckt, daß es sich auch wirklich um Krystalle handelt und die sphäritische Struktur der Najaden-Prismen einen ganz unerwarteten Befund bildet, verhält es sich gerade umgekehrt bei den Skeletelementen der Calcispongien und Echinodermen, deren zum Teil höchst sonderbare Formen an alles andere eher denken ließen als an Krystalle. In allen diesen Fällen muß man aber, wie schon v. EBNER hervorhob, stets im Auge behalten, „daß neben der Krystallstruktur noch eine eigentümliche Verteilung verschiedener Bestandteile vorhanden ist, welche bei Krystallen, die sich unabhängig von lebender Substanz bilden, nicht vorkommt.“ Die Bezeichnung „Biokrystalle“, welche seiner Zeit HAECKEL, freilich auf Grund unzutreffender Voraussetzungen, für die Spicula der Kalkschwämme vorgeschlagen hat, erscheint daher auch für unsere Prismen durchaus zutreffend, um so mehr als sich herausstellte, daß es sich in morphologischer Hinsicht sozusagen um Pseudokrystalle handelt, deren optisch nachweisbare Krystallstruktur in keiner festen Beziehung zur geometrischen Form steht. Es kommt weiter dazu, daß es sich nach Aussage der chemischen Analyse zwar vorwiegend, aber nicht ausschließlich um kohlensauren Kalk handelt, sondern vielmehr um ein Gemenge von Calciumkarbonat und Phosphat in wechselndem Verhältnis, um Mischkrystalle, deren äußere Form,

1) LEYDOLT hatte sich bereits bemüht, an geschliffenen Plättchen der Schale von *Pinna* ein Polarisationsbild der Prismen zu erhalten; doch blieben seine Versuche resultatlos, „indem die Kalksubstanz nicht den nötigen Grad von Durchsichtigkeit besitzt“.

wenn überhaupt, nur zum kleinsten Teil vom Krystallisationsprozesse abhängt, indem die Flächenbegrenzung im wesentlichen durch die gegenseitige Abplattung nahe beieinander stehender, ursprünglich rundlicher (cylindrischer) Gebilde bedingt wird. Auch ist ja der so deutlich geschichtete Bau mit der Annahme echter Krystalle nicht verträglich.

Einer merkwürdigen Unsicherheit begegnet man in der Literatur bezüglich der optischen Eigenschaften der Perlmuttersubstanz, obschon dieselben verhältnismäßig oft untersucht wurden.

Schon im Jahre 1814 hat BREWSTER die Perlmutter optisch untersucht und der Substanz unter anderem auch die Fähigkeit zugeschrieben, das Licht in einer ganz besonderen Weise zu polarisieren („a new species of polarisation“), wodurch sie gewissermaßen einen Uebergang bilde zwischen krystallisierten und nicht krystallisierten, polarisierenden Körpern. Das Besondere erblickt BREWSTER in dem Umstande, daß Lichtstrahlen, welche von einer Perlmutterplatte unter einem Winkel von 60° reflektiert werden, in derselben Weise polarisiert sind wie das von einer gewöhnlichen Glasplatte reflektierte Licht; dagegen sei das durchgelassene Licht nicht wie in diesem Falle senkrecht zum zurückgeworfenen polarisiert, sondern im gleichen Sinne wie dieses („the polarisation having no reference to any fixed line in the plate“) und vollständig (wholly). Später (1856) hat dann LEYDOLT einige Bemerkungen über das Verhalten dünn geschliffener Plättchen von mehreren Muschelschalen im polarisierten Lichte gemacht und dabei die optische Zweiachsigkeit der Schalensubstanz von *Meleagrina margaritifera* konstatiert. Es wird aus dem Wortlaut nicht klar, ob er bloß die Perlmutter-schicht oder auch die Prismenlage meint, indem er sich auf die kurze Bemerkung beschränkt, daß „bei Plättchen der Perlmuttermuschel und anderer, welche ein ähnliches Farbenspiel zeigten, deutlich zwei Ringsysteme mit einem dunklen Streifen, wie bei optisch zweiachsigen Krystallen“, im AMICI'schen Polarisationsmikroskop erscheinen. Später folgt dann noch die zusammenfassende Angabe, daß „die Schale der meisten Muscheln, welche keinen Perlmutterglanz haben, bloß aus rhomboëdrischem, bei *Meleagrina* größtentheils aus prismatischem, bei *Pinna* der äußere größere aus rhomboëdrischem, der innere kleinere perlmutterglänzende (Anteil) aus prismatischem Kalk besteht“.

Daß der Perlmuttersubstanz doppelbrechende Eigenschaften zukommen, hat auch v. KÖLLIKER (1860) bei verschiedenen Muscheln und Gasteropoden-Schalen konstatiert, indem er an Flächenschliffen beobachtete, daß Pilzfäden, die nicht selten die Schalensubstanz durchwuchern, bei einer gewissen Einstellung doppelt erscheinen. „Verfolgte man die ohne Ausnahme schief durch den Schliff verlaufenden Röhrchen in verschiedenen Tiefen, so ergab sich leicht, daß ein und derselbe Pilzfaden in den oberflächlichen Schichten des Schliffes einfach war, in den tieferen Lagen dagegen doppelt wurde, in der Art, daß die zwei Bilder immer mehr auseinandertraten, je mehr man den tiefsten Schichten sich näherte. Wendete man den Schliff um, so ergab sich das Umgekehrte, was mithin entschieden darthut, daß nicht eine Teilung der Pilzfäden, sondern nur Doppelbilder derselben vorlagen.“ Bei Anwendung eines NICOL'schen Prismas zeigte sich, „daß beim Drehen desselben bald das eine Doppelbild, bald das andere verschwand, während bei einer mittleren Stellung beide sichtbar waren, was mithin beweist, daß die Lichtschwingungen der beiden Bilder nur in bestimmten Ebenen sich fortpflanzen oder polarisiert sind, wie dies bei den von doppelbrechenden Medien erhaltenen Bildern der Fall ist“. Offenbar ohne Kenntnis der Arbeit von LEYDOLT läßt KÖLLIKER die Frage nach der ein- oder zweiachsigen Natur der Perlmuttersubstanz unentschieden.

Ziemlich gleichzeitig (1861) hebt auch VALENTIN (l. c. S. 180) hervor, daß eine dünne, an der Oberfläche schillernde Perlmutterplatte in der nahe vor das Auge gehaltenen Turmalinzange „die Ringe des einen Poles mit der sie durchsetzenden Hyperbel“ giebt „wie eine Aragonit- oder Glimmerplatte“. An einer späteren Stelle (l. c. S. 188) macht VALENTIN noch die Bemerkung, daß es ihm auch bei Anwendung eines von DOVE und PLÜCKER angegebenen Verfahrens zur Prüfung auf Ein- oder Zweiachsigkeit gelungen sei, „in einem Schalenschliff von *Unio margaritifera* nachzuweisen, daß er nicht aus Kalkspat, sondern aus Aragonit bestand“. Nach VALENTIN gäbe es aber auch irisierende Perlmutterpräparate, „welche die Polarisationsfiguren einachsiger Krystalle vollständig oder annähernd darbieten und in dem letzteren Falle Kreuz und Ringe zeigen, welche in wenig abstehende Hyperbeln und Ovale bei $\pm 45^\circ$ übergehen“ (*Pinna nobilis*, *Turbo marmoratus*, *Trochus niloticus*, *Haliotis striata*). Andere Präparate (*Meleagris margaritifera*, *Nautilus*

flammatus und käufliche Perlmutter) lieferten entschieden zweiachsige Bilder (VALENTIN, l. c. S. 210, Fig. 70).

„Von der Oberfläche losgesprengte Splitter einer Doppelperle von Meleagris lieferten nach VALENTIN unter $\pm 45^\circ$ sehr kleine, regelmäßige, ovale Ringe mit Hyperbeln, die jedoch schon innerhalb des ersten Ringes aufhörten. Das bei 0° und 90° sehr scharf auftretende Kreuz hatte einen mindestens 3—4 mal so breiten Arm senkrecht auf der Verbindungslinie der Pole, als dieser entsprechend.“

BREWSTER, der als der eigentliche Entdecker der zweiachsigen Doppelbrechung der Perlmuttersubstanz zu bezeichnen ist, hat auch bereits Bestimmungen des Achsenwinkels gemacht (Philosoph. Transact., 1818, p. 230) und denselben $11^\circ 28'$ gefunden. Bei einer ungefähren Messung fand VALENTIN in einer Perlmutterplatte den äußeren Achsenwinkel zu $27\text{—}28^\circ$. Der Aragonit besitzt nach DES CLOIZEAUX $30^\circ 50'$ als äußeren und $17^\circ 50'$ als theoretischen und $18^\circ 12'$ als beobachteten inneren Achsenwinkel (für Gelb). (DIPPEL giebt in einer ganz neuen Arbeit den Achsenwinkel des Aragonits zu $18^\circ 18'$, den der Perlmuttersubstanz dagegen zu etwa 12° an.) Die Abweichung zwischen beiden ist, wie man sieht, nicht unwesentlich und wird von VALENTIN so gedeutet, daß möglicherweise „die optischen Achsen der übereinander liegenden Blätter der Perlmutter sich unter verschiedenen Winkeln schneiden und man daher hier die gleiche Abnahme des Achsenwinkels hat wie bei einem System von Glimmerplättchen, deren Achsen schief gegeneinander gestellt werden“. Jedenfalls wechselt der scheinbare Achsenwinkel in Perlmutterplatten, die von verschiedenen Mollusken stammen.

Die besten Polarisationsbilder liefern nach VALENTIN Perlmutterpräparate, „wenn ihre Oberfläche bei dünnen Blättern stark irisiert und bei dickeren Platten in weißen und bläulichen Farben glänzt. Die Präparate mit matten Oberflächen dagegen, die in einer anderen Richtung als der der Irisation geschnitten sind, liefern gar keine Polarisationsfiguren oder geben sie höchstens in der Nachbarschaft abgesplitteter Kanten“.

Aus neuerer Zeit ist mir nur noch eine Bemerkung von EHRENBAUM (l. c.) bekannt, welcher ganz mit Unrecht bezweifelt, „daß die LEYDOLT'schen Resultate für die Perlmutter in der gewünschten Weise verwertet werden können, zumal da es sich bei der Perlmutter gar nicht so wie bei der Säulenschicht von Pinna um wirklich krystallisierte, sondern vielmehr um krystallinische

Bildungen zu handeln scheint“. Hätte sich EHRENBAUM, der VALENTIN'S Arbeiten offenbar gar nicht kannte, die Mühe genommen, auch nur ein einziges Präparat der Perlmuttersubstanz mit dem Polarisationsmikroskop genauer zu untersuchen, so würde er sich ohne alle Schwierigkeit von der vollkommenen Richtigkeit der Angaben LEYDOLT'S bezüglich der Beschaffenheit des Achsenbildes überzeugt haben. Was aber die krystallinische Natur der Perlmutter betrifft, so liegt hier, wie mir scheint, wenigstens in manchen Fällen mehr Berechtigung vor, von „Krystallen“ in mineralogisch-krystallographischem Sinne zu reden, als bei den Prismen der Säulenschicht. Man denke nur an die von ROSE bei Pinna auf der Innenseite der Perlmutter beobachteten 6—8-seitigen Tafeln, deren Krystallnatur auch EHRENBAUM nicht bezweifelt.

Im direkten Gegensatz zu der hier vertretenen und durch die besonderen optischen Eigenschaften wohl hinreichend gerechtfertigten Ansicht betrachtet MOYNIER DE VILLEPOIX den Kalk der Perlmuttersubstanz als amorph. „La prédominance de la conchyoline n'exclut pas la présence du carbonate de chaux en abondance dans cette conche (Perlmutter Schicht von Anodonta), mais ce dernier n'y présente plus de forme cristalline apparente; il y est déposé à l'état amorphe entre des feuillettes de la conchyoline et probablement même impregné cette dernière“ (MOYNIER, l. c. p. 480).

Mit Hilfe des schon erwähnten Achsenbildokulars habe ich an jedem genügend dünnen Flächenschliff der Perlmutter unserer Najaden das so überaus charakteristische Achsenbild zweiachsiger Körper gesehen. Ich brauche mich auf eine nähere Beschreibung desselben nicht einzulassen und erwähne nur noch, daß ganz neuerdings auch DIPPPEL wieder das Achsenbild der Perlmuttersubstanz beobachtet hat (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVII, Heft 2, 1900). „Ein auf der einen Fläche eben geschliffenes, sehr dünnes Perlmutterblättchen (Achsenwinkel etwa 12°) giebt einmal unter 0° , dann unter 45° orientiert, Bilder, welche etwa denen einer sehr dünnen Salpeterplatte zu vergleichen sind (l. c. Fig. 10 u. 11), während die lemniscatischen Kurven infolge der nicht ganz ebenen anderen Fläche etwas verzerrt erscheinen“ (l. c. S. 155).

Da, wie oben schon bemerkt wurde, v. GÜMBEL gerade die entkalkten Lamellen der Perlmuttersubstanz für besonders günstige Objekte erklärte, um die von ihm behauptete zweiachsige Doppelbrechung der organischen Grundsubstanz der Molluskenschalen zu

beobachten, so habe ich nicht unterlassen, mehrfach gute Flächendünnschliffe durch die Perlmutterlage von *Unio* und *Anodonta* unter dem Deckglase mit Essigsäure langsam zu entkalken. Dabei sind mir einige Strukturverhältnisse aufgefallen, die ich nachträglich noch erwähnen möchte.

Als erster Erfolg der Säurewirkung macht sich immer, wie schon EHRENBAUM gesehen hat, eine außerordentlich deutliche Zellenzeichnung (polygonale Felderung) bemerkbar, auch wenn vorher außer der gewöhnlichen auf jeder Schlieffläche sichtbaren etwas welligen Parallelstreifung keine Andeutung der Felderung erkennbar war. Man kann sich gerade an solchen Präparaten leicht überzeugen, daß der Zellenzeichnung in der That eine Art von prismatischer Struktur der Perlmuttersubstanz zu Grunde liegt, indem sich durch Heben und Senken des Tubus die Grenzen jedes Feldchens eine Strecke weit in die Tiefe verfolgen lassen. Ist der Kalk vollständig entfernt, so sieht man an der Oberfläche nur mehr ein System paralleler Fasern, während bei tieferer Einstellung die Zellenzeichnung noch ganz deutlich hervortritt.

Betrachtet man nun einen solchen entkalkten Flächenschliff, der vorher prachtvolle Achsenbilder gab, zwischen gekreuzten Nicols, so zeigt sich bei keiner Lage auch nur die geringste Spur von Doppelbrechung, und das Gesichtsfeld bleibt vollkommen dunkel. Daß natürlich unter diesen Umständen auch von einem Achsenbild nicht die Rede sein kann, versteht sich von selbst, und ich kann mir die ganz detaillierten Angaben v. GÜMBEL's nur so erklären, daß seine Präparate nicht völlig entkalkt waren, wozu auch bei ganz dünnen Schliffen immer mehrere Stunden erforderlich sind. Bei den von ihm unter Beihilfe von Professor GROTH vorgenommenen Bestimmungen des Achsenwinkels ergab sich eine große Variabilität desselben. GROTH fand, „daß die ihm übergebenen entkalkten Membranen verschiedener Mollusken-Schalen sehr verschiedene Stärke der Doppelbrechung (auch das spricht für unvollständige Entkalkung, B.) und zwar an verschiedenen Stellen verschiedene Achsenwinkel zu erkennen geben, und daß letztere stellenweise so groß sind, daß die Achsen gar nicht mehr in das ungefähr 90° umfassende Gesichtsfeld kommen. (Der scheinbare Achsenwinkel also größer als 90°). Am besten bestimmbar erwies sich der Achsenwinkel an den Deckeln von *Paludina vivipara* zu 12° . . . Die Achsenebene steht tangential zu den konzentrischen Anwachsstreifen dieser Deckel“. Leider war ich nicht in der Lage, solche Deckel unter-

suchen zu können, und kann daher nur für die Prismen und Perlmuttergrundsubstanz der geprüften Muscheln das Fehlen anisotroper Eigenschaften mit Sicherheit behaupten.

Bemerkt sei noch, daß nach v. GÜMBEL die gleichen optischen Erscheinungen (Zweiachsigkeit) auch an den Perlmutter-schichten versteinerner Schalen hervortreten, was offenbar darauf hinweist, daß die Natur des Kalkes bei dem Versteinierungsprozesse keinerlei Veränderungen erfahren hat. So ließ sich beispielsweise die optische Doppelachsigkeit in der Perlmutterlage von *Nucula margaritacea* und *Mytilus aquitanicus* „so bestimmt beobachten, wie bei recenten Arten“. Analoge Beobachtungen hatte schon lange vorher VALENTIN (l. c. S. 212) gemacht. Manche Präparate der fossilen *Pinna nobilis* aus der Tertiärformation in Piemont „erschieden einachsig und andere entschieden zweiachsig mit wechselnder Größe des Achsenwinkels“.

IV. Der feinere Bau der Gastropodenschalen.

Wenn schon die in den vorhergehenden Abschnitten geschilderte Struktur der Lamellibranchierschalen sich als überaus kompliziert erweist — und es wurden nur die allereinfachsten Typen besprochen — so gilt dies doch noch in ungleich höherem Maße von den Gehäusen der Gastropoden, die wie in der äußeren Form, so auch bezüglich des feineren Baues anscheinend fundamental von jenen verschieden sind. In der That wurde vielfach angenommen, daß zwischen dem Schalenbau der Lamellibranchier und der Gastropoden durchgreifende Unterschiede bestehen, indessen finden sich, wie man jetzt weiß, Uebergänge der mannigfachsten Art, und giebt es Muscheln, deren Schalen wenigstens in gewissen Teilen ausgesprochene Gastropodenstruktur erkennen lassen (so z. B. *Cardium edule*, *Mya arenaria*). Immerhin darf man aber wohl von einer typischen Schalenstruktur der Gastropoden sprechen, da sie in diesem Falle die Regel, dort aber bei den Muscheln die Ausnahme bildet.

Das Charakteristische des Baues läßt sich wieder am besten an einem Beispiele klar machen, wo die Verhältnisse noch relativ einfach liegen und der Untersuchung so gut wie gar keine Schwierigkeiten entgegenstehen. Beides ist bei unseren gewöhnlichen größeren Land- und Süßwasserschnecken der Fall, und es soll daher auch

dem Folgenden die Schilderung des Schalenbaues von *Helix pomatia* und *Lymnaeus stagnalis* zu Grunde gelegt werden.

Bei Durchsicht der Litteratur habe ich merkwürdigerweise fast gar keine Angaben über den so äußerst charakteristischen feineren Bau der Schalen unserer Land- und Süßwassermollusken finden können, so daß ich mich fast ganz auf eigene Untersuchung angewiesen sah. Das Wenige, was bisher von SEMPER und insbesondere von LEYDIG über die Struktur der Pulmonatenschalen ermittelt worden ist, soll im folgenden zunächst vorausgeschickt werden.

A. Die Schalenstruktur von *Helix* und *Lymnaeus*.

Nach SEMPER (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, S. 346) besteht die Schale aller Pulmonaten aus einer organischen Grundmasse (Conchyolin ?) und darin eingelagertem CaCO_3 . Dieser soll in allen Fällen eine entschieden krystallinische Struktur zeigen, die allerdings oft verdeckt ist. Doch läßt sie sich immer dadurch nachweisen, daß man die Schale einige Zeit in verdünnter Essigsäure liegen läßt und dann zerbricht, wobei die Bruchflächen immer den rhomboëdrischen Flächendurchgang des CaCO_3 zeigen. Besonders deutlich tritt das krystallinische Gefüge an der inneren Schale von *Limax* und *Arion* hervor, bei welchen schon GEGENBAUR dieses Verhalten erwähnt. Bei *Limax* zeigt die untere Fläche der kompakten Schale schon dem bloßen Auge bemerkbare Erhebungen, welche sich unter der Lupe als hervorragende Krystallspitzen manifestieren. Bei *Arion* besteht die Schale aus vielen kleinen, lose bei einander liegenden Kalkkörnchen, die unter dem Mikroskop sich sämtlich als Krystalle erweisen sollen. In der Regel sind es 6-seitige, an beiden Seiten zugespitzte Prismen, doch findet man außerdem noch alle möglichen Krystallformen des Kalkes, die mitunter sehr rein und scharf ausgeprägt sind.

Nach LEYDIG (Arch. f. Naturgesch., Jg. 42, Bd. I, 1876, S. 249) sind die Kalkkonkremente bei *Arion* „oval, spitzweckig, gern zu mehreren zusammengewachsen, und stellen wohl auch eckige Platten dar; ihre Oberfläche zeigt wegen der Zusammensetzung des Steines aus kleinsten Teilchen, ein mattes Wesen“. Der Gattung *Limax* kommt ein Kalkschälchen zu, das nach LEYDIG's Untersuchungen bei den einzelnen Arten Unterschiede in der Form und auch im Bau darbietet. Bei *Limax agrestis* hat es die Gestalt eines

flachen Schildchens, dessen Randsaum unverkalkt bleibt (l. c. Fig. 1). Weiter nach der Mitte hin finden sich Kalkablagerungen und zwar in doppelter Weise: „Einmal in Form von kugelig-schaligen Massen (Fig. 3b, 1c), welche besonders gegen den Umfang der Schale sich ausbilden . . . zweitens beginnt in der Nähe des Wirbels eine Kalkplatte (Fig. 1b, Fig. 9), welche mit strahliger Zerlegung, etwa wie ein Gefäßbaum gegen die Peripherie vorschreitet und aus krystallinischen Plättchen besteht, die sich zu größeren Tafeln zusammenlegen und wie ein Mauerwerk aneinander schließen, mit feinsten Lücken dazwischen. Schon die ersten oder feinsten Kalkablagerungen scheinen von krystallinischer Art zu sein (Rhomböeder) und nur zu größeren Formen heranzuwachsen“ (LEYDIG). Einen höchst bemerkenswerten Bau besitzt das Kalkschälchen von *Limax marginatus* MÜLL. (*Limax arborum* BOUCH.). „Es ist ein dicker Stein oder Porzellanklumpchen von kurzkegeliger Form (Fig. 5 und 6), nach oben gewölbt, nach unten nur an der Basis unregelmäßig vertieft mit konzentrischer und radiärer Streifung. Diese dicke Beschaffenheit des Schälchens ist entstanden durch massiges An- und Uebereinanderlagern der rhombödrischen Kalkplättchen. Dieselben nehmen sich bei geringer Vergrößerung und durchfallendem Lichte (Fig. 7) wie mit äußerst feinen Strichelchen durchzogen aus; stark vergrößert, erscheint das einzelne Plättchen aus dicht zusammenliegenden kleinsten krystallinischen Teilchen gebildet.“ Stets liegt die Schale der nackten Lungenschnecken in einer Höhle des Mantels, die nach SEMPER beim Embryo schon in einem sehr frühen Stadium auftritt und dann noch von Epithel ausgekleidet erscheint, während sie beim ausgekrochenen Tier von einer dichten Muskellage begrenzt wird, welche kein Epithel trägt (? B.). LEYDIG (l. c.) beschreibt die Schalenhöhle bei *Limax cinereo-niger* als einen weiten Raum, den das Schälchen nicht entfernt ausfüllt. „Dort, wo es dem Boden aufsitzt, zieht ein leichter, nach hinten mehr entwickelter Falz herum, zur Aufnahme des Randes des Schälchens; am festesten haftet es noch am Wirbel. Histologisch besteht nach LEYDIG das Dach der Höhle (Schild) aus dem äußeren Epithel und der Lederhaut samt den drüsigen und muskulösen Elementen. Eine Epithelauskleidung der Innenwand der Schalenhöhle konnte auch LEYDIG nicht finden. In Bezug auf die Entstehung nimmt LEYDIG an, daß zunächst die Kalkschale und später erst die organische Grundlage gebildet werde, was mit Rücksicht auf alle anderen Erfahrungen über Schalenbildung wohl

als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. An Embryonen von *Limax variegatus* (MÜLL.), deren Schalenbildung eben begonnen hatte, „war dies mit dem Auftreten der Kalkmasse geschehen, welche in der Form von etwa 1 Dutzend größerer und kleinerer Kalkstücke innerhalb eines hellen Raumes des Mantels lag. In einem weiteren Stadium hatte die Zahl der Kalkstücke so zugenommen, daß sie als eine weißglitzernde Masse aus dem weichen, graugallertigen Körper hervorschwamm. Bei noch älteren Embryonen erschienen die Kalkstücke bereits zu einem Schälchen zusammengeflossen, aber auch jetzt war noch nichts von der häutigen Grundlage sichtbar“ (? B.).

Auch über den Bau der äußeren Schalen der einheimischen Land- und Süßwasser-Gastropoden verdanken wir LEYDIG einige Angaben, so ziemlich das einzige, was darüber überhaupt bekannt ist. Von besonderer Wichtigkeit ist auch hier wieder die Angabe, daß der Kalk in den Schalen der Schnecken teilweise rein krystallinisch abgelagert sich findet. An den durchscheinenden, frisch untersuchten Schalen unserer *Lymnæen* oder auch von *Bullæa* vermag man nach LEYDIG die „krystallinischen Zeichnungen“, wenn auch etwas verwaschen, direkt zu sehen. Auch die sehr durchsichtige Schale von *Hyalina cellaria* läßt im frischen Zustande leicht „eine feinstreifige Schräglage der krystallinischen Schicht unterscheiden und darunter eine grob krystallinische, in der Quere des Gewindes verlaufende innerste Schicht. Im allgemeinen erweisen sich die Schalen der einheimischen Gastropoden nach LEYDIG aus 3 Schichten zusammengesetzt:

- 1) einer homogenen Cuticula,
- 2) der Kalkschicht (krystallinisch),
- 3) einer homogenen blättrigen Substanz.

Von diesen Schichten sollen auch 1) und 3) kalkhaltig sein. Bringt man die Schale von *Bulimus radiatus* für einige Tage in starke Essigsäure, so bleibt schließlich nur die horngelbe Cuticula zurück und ebenso die farblose, homogen lamellöse Substanz. Die Kalklage aber ist geschwunden.

Nach kürzerer Einwirkung der Säure (über Nacht) erscheint die Schale matt, kreideweiß und brüchig. Die Cuticula läßt sich leicht abheben. Die übrige Schalensubstanz zeigt mikroskopisch „Züge von spießigen Kalkteilen, die, unter sich von Stelle zu Stelle zusammenfließend, Zwischenräume übrig lassen. Das so entstehende Netz, im Längsdurchmesser mit spiralgem Zuge, ist

dunkel und zeigt feinste Kalknadeln. Die Zwischensubstanz ist hell und besteht aus größeren, senkrecht gestellten Kalkkrystallen“ (LEYDIG). Bei *Helix thymorum*, wo sich 2 krystallinische Kalklager kreuzen, gesellt sich hierzu nach außen noch eine Kalksubstanz, welche aus feinen Körnchen besteht und der Schale das intensive Weiß verleiht.

LONGE und MER unterscheiden wie LEYDIG an der Schale von *Helix* 3 Schichten: eine rein organische Cuticula und 2 kalkführende Lagen, von denen die äußere wieder aus 2 Schichten besteht, einer oberen, der Cuticula an Dicke etwa entsprechenden, unregelmäßig gestreiften und einer unteren dickeren, die sich angeblich aus vertikalen Prismen zusammensetzt. Beide Schichten zusammen entsprechen LEYDIG's „Kalkschicht“ und sind Träger der eigentümlichen Schalenfärbung. Die darauffolgende innerste Lage (entsprechend LEYDIG's „homogener, blättriger Substanz“) soll wieder aus mehreren Schichten mit der Achsenrichtung unter fast rechtem Winkel wechselnder, horizontaler Prismen bestehen.

Da weder LEYDIG noch LONGE und MER Abbildungen gegeben haben, so ist es recht schwer, um nicht zu sagen unmöglich, sich ein klares Bild von dem, was beschrieben wird, zu machen, und man könnte namentlich auf Grund der Schilderung der letztgenannten französischen Autoren leicht zu der Vermutung gelangen, daß das Gefüge der Schalensubstanz bei *Helix* der Prismenstruktur vieler Muscheln entspräche. Es scheint, daß sich auf Grund der grundlegenden Arbeit G. ROSE's (5) die Ansicht eingebürgert hat, daß auch der Gastropodenschale eine „prismatische“ Struktur zukommt, und auf den ersten Blick scheint in der That diese Meinung vollberechtigt, wenn man bloß den sehr komplizierten Fall berücksichtigt, welchen ROSE seiner Erörterung des Baues der Gastropodenschale zu Grunde gelegt hat. Die Sache gestaltet sich aber ganz wesentlich anders, wenn man die unvergleichlich einfacheren, im Prinzip aber gleich gebauten dünnchaligen Schnecken untersucht, bei welchen, wie gleich vorgreifend bemerkt sei, von Prismen oder auch nur prismenähnlichen Gebilden gar keine Rede sein kann. Man gelangt am bequemsten und am raschesten zu einer befriedigenden Einsicht in die wesentlichsten elementaren Strukturverhältnisse des Kalkgehäuses der Gastropoden, wenn man ein Stückchen der Schale irgend einer ganz jungen *Helix*-Art oder von *Lymnaeus* ohne alle weitere Vorbereitung nach Einschluß in Glycerin oder Balsam von der Fläche her bei nicht zu schwacher

Vergrößerung betrachtet. Am geeignetsten sind Stellen nicht weit vom Schalenrande, deren Durchsichtigkeit im jugendlichen Alter so groß ist, daß selbst die Anwendung der stärksten Systeme zulässig erscheint. Ganz außerordentlich fördernd erweist sich wieder die Untersuchung im polarisierten Licht, ja man darf sagen, daß es ohne dieses Hilfsmittel hier noch viel weniger möglich sein würde, die feineren Strukturverhältnisse der Schale aufzuklären, als es bei den Muscheln der Fall ist. Ich verdanke es ganz ausschließlich dieser Methode, wenn es mir, wie ich glaube, gelungen ist, hier einen Schritt weiter zu kommen und wenigstens im Prinzip den Bau der Gastropodenschalen festzustellen. Für die erste Orientierung kann ich am meisten jüngere, im Wachstum begriffene Lymnäen oder ganz junge Exemplare von *Helix* empfehlen und zwar Stellen in der Nähe des wachsenden Randes, wo die Schale außer der Cuticula (Periostracum) nur aus einer einzigen von innen her aufgelagerten Kalkschicht besteht, deren Elemente, einmal fertig gebildet, sich in der Folge nicht mehr verändern. Da sich jedoch bei fortschreitendem Dickenwachstum immer neue Schichten überlagern, so lassen sich von älteren Schalen nur durch Schleifen annähernd so gute Bilder gewinnen, wie sie der junge wachsende Schalenrand ohne weitere Vorbereitung bietet.

Bei Anwendung gewöhnlichen Lichtes ist es nicht ganz leicht, sich von der eigentlichen Form und Anordnung der die primäre, äußerste Kalkschicht zusammensetzenden Elemente eine klare Vorstellung zu verschaffen.

Bei mittlerer Vergrößerung (Zeiß C) erscheint die ganze Fläche bedeckt mit kleinen, nadelförmigen, spießigen Gebilden, die, dicht nebeneinander gelagert, ganz deutlich eine bestimmte Gruppierung erkennen lassen. Die Längsachsen der Nadelchen liegen sämtlich parallel der Mittellinie der Spiralwindungen und stehen daher senkrecht zum Schalenrande. Bei genauem Zusehen kann man schon so erkennen, daß innerhalb dieser Kalkschicht hellere und etwas dunklere Zonen oder Streifen abwechseln, welche, dem Schalenrande parallel verlaufend, offenbar als „Anwachsstreifen“ zu betrachten sind. Es handelt sich hierbei nicht etwa um sozusagen rhythmische Unterbrechungen der Kalkabsonderung, sondern im wesentlichen nur um etwas verschiedene optische Eigenschaften der Nadelchen innerhalb der einzelnen konzentrischen Zonen. Das Bild gewinnt ganz außerordentlich an Klarheit, wenn man im polarisierten Lichte untersucht. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man die vorher dunkleren Zonen hell aufleuchten, wenn die Achsen

der Nadeln mit den Polarisations Ebenen der Nicols einen Winkel von 45° bilden. Untersucht man dann bei schwacher Vergrößerung, so ist das mikroskopische Bild ein überaus zierliches (Fig. 18), man erhält den Eindruck, als wäre die Schale dicht besetzt mit kleinen leuchtenden Stacheln, welche sich vom dunklen Gesichtsfeld auf das schärfste abheben. Dadurch, daß dieselben innerhalb gewisser, dem Schalenrande paralleler Zonen anscheinend dicht zusammengedrängt, zwischendurch aber mehr vereinzelt stehen, kommt jene unter diesen Umständen äußerst scharf ausgeprägte Reihenfolge von hellleuchtenden und dunkleren, stellenweise fast ganz schwarzen Bändern oder Streifen zu Stande, die im gewöhnlichen Lichte sicher ganz übersehen würden, wenn nicht schon vorher die Aufmerksamkeit durch die glänzende Polarisationserscheinung darauf hingelenkt wäre. Bringt man bei gekreuzten Nicols die Nadeln durch Drehung des Objektisches in eine solche Lage, daß ihre Achse mit der Polarisations Ebene des einen oder anderen Prismas zusammenfällt, so erscheinen sie dunkel oder heben sich nur schwächer vom Grunde ab. Es gleicht sich dann der Unterschied zwischen den vordem hellen und dunklen Streifen fast ganz aus.

Wendet man nun stärkere Systeme an, so läßt sich schon in gewöhnlichem Lichte sofort feststellen, daß es sich nicht um einfache, glatte Kalknadeln handelt, sondern um Gebilde, deren Form ich kaum besser zu charakterisieren wüßte als durch die Bezeichnung „stalaktitenähnlich“. Am deutlichsten tritt dies hervor, wenn die Längsachse der spießigen Elemente mit dem horizontalen Durchmesser des Gesichtsfeldes zusammenfällt (d. h. von rechts nach links verläuft); am ungünstigsten ist dagegen die Lage des Präparates senkrecht zur vorigen. Der Unterschied prägt sich vor allem darin aus, daß ersteren Falles die langen, schmalen, vielfach untereinander anastomosierenden Stalaktiten bei hoher Einstellung von dunklen, bei tiefer aber von auffallend hellen, ziemlich breiten Linien begrenzt erscheinen, womit ein entgegengesetzter Helligkeitsunterschied der von diesen umschlossenen Räume natürlich Hand in Hand geht. Im polarisierten Lichte zeigt sich nun, daß es nur jene scheinbaren Zwischenräume (Konturlinien) sind, welche bei geeigneter Lage des Präparates im dunklen Gesichtsfelde hell aufleuchten, während die zwischenliegenden Gebilde bei jeder Stellung dunkel bleiben. Es ist ohne weiteres klar, daß auch jene zwischen gekreuzten Nicols hell-

glänzenden vielfach anastomosierenden und zierlich verzweigten anisotropen Linien einem Netz stalaktitenförmiger, nur viel zarterer Kalkgebilde entsprechen, welches die anscheinend nicht doppeltbrechenden größeren Stalaktiten sozusagen umschließt (Fig. 19).

Bei *Lymnaeus* gestalten sich die Verhältnisse insofern etwas abweichend, als hier die anisotropen Teile auf Kosten der isotropen viel mächtiger entwickelt sind als bei *Helix*. Stellenweise verschmelzen sie dort zu breiten, kragenförmigen Gebilden, von deren Rande erst die schmalen Stalaktiten entspringen, oder es kommt dadurch, daß ganze Reihen nebeneinander liegender Elemente völlig miteinander verwachsen, zur Bildung breiter, ganz homogener, anisotroper Platten, innerhalb deren Masse nur hier und da noch einfachbrechende spindel- oder stäbchenförmige Körper liegen.

Man überzeugt sich nun auch leicht, daß die freilich nicht sehr hervorstechende optische Verschiedenheit der oben erwähnten „Anwachsstreifen“ bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte im wesentlichen nur auf der größeren oder geringeren Entwicklung des anisotropen Stalaktitennetzes beruht, indem dessen Elemente um so stärker lichtbrechend sind und daher bei gewisser Einstellung um so heller glänzend hervortreten, in je höherem Grade sie auch doppeltbrechend sind. Innerhalb derjenigen Zonen, welche im gewöhnlichen Lichte heller — man wird vielleicht richtiger sagen homogener — erscheinen, macht sich auch stets ein viel geringerer Unterschied im Brechungsvermögen der „umsäumenden“ und der „umschlossenen“ Stalaktiten bemerkbar.

Die Gliederung der primären stalaktitischen Kalkschicht in dem Schalenrande parallele „Anwachsstreifen“ ist nun aber keineswegs die einzige, sondern bei den meisten *Helix*-Arten sind die Stalaktiten auch sehr deutlich in Längszügen gruppiert, so daß namentlich wieder im polarisierten Lichte neben der Querstreifung auch eine oft sehr scharf ausgeprägte Längsstreifung hervortritt (Fig. 18). Bisweilen kommt es, wie z. B. bei jungen Exemplaren von *Helix hortensis* (und *nemoralis*), zu einer sehr zierlichen Gruppenbildung der Stalaktiten, indem die zwischen gekreuzten Nicols hellen Querbänder (Anwachsstreifen) an allen den Stellen, wo sie von den Längszügen schräg durchsetzt werden, dunkel erscheinen. Zum guten Teil hängt die Längsstreifung damit zusammen, daß die organische Grundlage (Cuticula) der Schale, an deren Innenfläche die Ablagerung der primären Kalkschicht erfolgt, nicht eine vollkommen ebene Membran darstellt, sondern zierlich gerippt erscheint; schon NATHUSIUS-KÖNIGSBORN hat diese eng bei einander

stehenden, dem Verlauf der Spiralwindungen parallelen Wülste, welche an der Außenseite der Cuticula vorspringen, richtig beschrieben, und ich habe mich bei ganz jungen Exemplaren von *Helix pomatia* überzeugt, daß die im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes hellen Längszüge der primären Stalaktitenlage vollkommen dem Verlauf jener Rippen entsprechen.

Genau dieselbe Struktur, welche soeben in Bezug auf die an der Innenfläche des jungen, wachsenden Schalenrandes zuerst abgelagerte Kalkschicht geschildert wurde, kommt natürlich auch der äußersten Lage älterer Schalenteile zu, doch stehen hier der Untersuchung viel größere Schwierigkeiten entgegen, da sich durch Neuauflagerung von Kalk die Schale sehr bald bis zu vollkommener Undurchsichtigkeit verdickt und dann nur durch vorsichtiges Abschleifen von innen her der mikroskopischen Untersuchung zugänglich gemacht werden kann.

Die Neubildung einer zweiten Kalkschicht beginnt stets in einiger Entfernung vom Schalenrande und führt zur Entstehung einer durchaus gleich gebauten Stalaktitenlage, die sich von der primären nur in dem einen Punkte unterscheidet, daß die Achsenrichtung der einzelnen Elemente sich mit jener der erstangelegten Stalaktiten ziemlich genau rechtwinklig kreuzt. Dadurch gewinnt das Flächenbild natürlich auf den ersten Blick etwas sehr Verwirrendes, und es ist auch hier für ein richtiges Verständnis der Struktur von wesentlichem Vorteil, sich an ganz jugendliche, noch hinreichend durchsichtige Gehäuse zu wenden. Man erkennt dann ohne weiteres, daß von „vertikalen Prismen“, welche LANGE und MER in der zweiten (inneren) Lage der „Kalkschicht“ beschreiben, gar keine Rede sein kann, und es ist mir nicht recht verständlich, wie die genannten Autoren überhaupt zu einer solchen Ansicht gelangt sind.

Eine anscheinend ganz verschiedene Struktur kommt der innersten Schicht des Gehäuses von *Helix* zu (LEYDIG'S „homogen blättriger Substanz“). Schon makroskopisch zeichnet sich die innere Schalenfläche durch ihre spiegelglatte, glänzende Beschaffenheit aus, sowie durch einen eigentümlichen bläulichen, opalartigen Schimmer, der namentlich bei jüngeren Exemplaren von *H. pomatia* sehr deutlich hervortritt. Bei Lupenvergrößerung erkennt man eine feine, gestichelte Zeichnung, über deren Zustandekommen erst die mikroskopische Untersuchung Aufschluß giebt. Beobachtet man in auffallendem Lichte auf dunkler Unterlage, so erscheint bei einer gewissen Lage des Präparates die ganze Fläche

in zierlichster Weise gestreift, indem parallele Züge langgestreckter, bandförmiger und beiderseits zugespitzter Gebilde, unterbrochen von entsprechend gestalteten dunklen Zwischenräumen, in zartem Blau schimmernd hervortreten. Um den nötigen Fokalabstand zu gewinnen, muß man schwächere Systeme (Zeiß A oder C) benützen. Wird das Präparat so gestellt, daß die Längsachse der leuchtenden Bänder senkrecht zu jener Lage derselben steht, bei welcher die Helligkeit am größten war, so verschwindet die vordem so scharf ausgeprägte Bänderung fast ganz, und alles sieht ziemlich gleichmäßig dunkel aus. Es bleibt noch zu erwähnen, daß die einzelnen Bänderzüge nicht ganz isoliert verlaufen, sondern vielfach netzförmig durch schräge Anastomosen miteinander verknüpft sind. Geht man von derjenigen Lage des Präparates aus, bei welcher die Bänderung am hellsten erscheint — (es ist dies immer dann der Fall, wenn die Streifen dem senkrechten Durchmesser des Gesichtsfeldes parallel verlaufen) — und dreht nun um 180° , so überzeugt man sich leicht, daß dann trotz scheinbarer Gleichheit des Bildes dennoch insofern ein vollkommener Gegensatz besteht, als in beiden Lagen verschiedene Teile des Präparates hell erscheinen. Die Bänder, welche im einen Falle leuchtend hell hervortreten, erscheinen im anderen als dunkle Zwischenräume und umgekehrt.

Fertigt man nun ein Präparat an, welches nach Wegätzen oder Abschleifen der äußeren, bei *H. pomatia* stets mehr oder weniger braun gefärbten Schalenschicht die innerste farblose, opalisierende Bänderlage isoliert, im durchfallenden Lichte zu untersuchen gestattet, so tritt die geflechtartige Struktur derselben noch deutlicher hervor als bei Beleuchtung von oben. Ist das Präparat richtig orientiert — (die Längsachsen der Bänder liegen dann in der Reflexionsebene des Spiegels) — so erscheinen die einzelnen, nebeneinander laufenden Bänderzüge keineswegs gleichmäßig hell, sondern regelmäßig abwechselnd dunkler und heller, ein Verhalten, welches, ins Extreme gesteigert, bei Untersuchung im polarisierten Lichte hervortritt. Zwischen gekreuzten Nicols entsteht bei Schräglage des Präparates, wobei die Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt stehen, ein außerordentlich zierliches Bild, indem je zwei helleuchtende Züge durch einen vollkommen dunklen Zwischenraum getrennt erscheinen (Fig. 20). Bei Drehung des Objektisches verdunkeln sich die hellen Bänder, ohne aber

in allen Fällen vollkommen unsichtbar zu werden. In der Regel behalten sie auch in günstigster Lage, d. h. bei einer vom horizontalen oder vertikalen Durchmesser des Gesichtsfeldes nicht sehr abweichenden Stellung einen schwachen Lichtschimmer bei. Die einen verhalten sich dauernd wie eine isotrope, die anderen wie eine anisotrope Substanz. Da es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß beiderlei Gebilde im wesentlichen aus kohlensaurem Kalk bestehen, so kann der erwähnte optische Unterschied natürlich nur in einer besonderen Struktur bezw. in einer besonderen Lage und Anordnung der kleinsten Teilchen gesucht werden. Durch Wegätzen der äußeren Stalaktitenschichten mittelst Säure kann man unter Umständen ganz außerordentlich dünne Lamellen der innersten Schalenschicht gewinnen. Wendet man dann ganz starke Vergrößerungen an (Zeiß F oder Immersionslinsen), so läßt sich bei günstiger Beleuchtung hier und da ganz unzweifelhaft eine feine, der Achse der Bänder parallele Längsstreifung erkennen, die, wie mir scheinen wollte, an jenen Elementen deutlicher ausgeprägt ist, welche zwischen gekreuzten Nicols hell erscheinen. Es macht ganz den Eindruck, als ob jedes „Band“ wieder aus feinsten Kalkfäserchen zusammengesetzt wäre; und wenn dies auch vielleicht im vorliegenden Falle noch bezweifelt werden könnte, so werden wir später doch ganz analoge Strukturen zu besprechen haben, wo jeder Zweifel an dem Vorhandensein eines faserigen Baues ausgeschlossen erscheint. Da sich nun jedes einzelne Kalkfäserchen, dessen krystallinische Natur wohl als sicher gelten darf, optisch wie ein Kalkspatprisma verhalten wird, so würde sich das oben geschilderte Verhalten eines Flächenschliffes durch die Bänderschicht im polarisierten Lichte in einfachster Weise erklären, wenn man annehmen dürfte, daß die Achsen der Kalkfäserchen in je zwei benachbarten Elementen senkrecht aufeinander stehen, so daß die Richtung der Faserung in den stets dunkel bleibenden Bändern der Achse des Mikroskopes parallel verlief und im Flächenschliffe an den betreffenden Stellen nur Faserquerschnitte vorlägen. Es muß aber ausdrücklich betont werden, daß sich auch bei Anwendung von Immersionssystemen keinerlei Andeutungen für das Vorhandensein einer solchen Struktur gewinnen lassen.

Es hängt die eben angeregte Frage aufs innigste mit der weiteren zusammen, welche Gestalt den im Flächen-

schliff als Bänder erscheinenden Kalkgebilden in Wirklichkeit überhaupt zukommt.

Um diese Frage zu entscheiden, würde es, wie man leicht sieht, notwendig sein, dünne, senkrecht zur Schalenfläche gerichtete Querschliffe zu untersuchen. Meine Bemühungen, solche in hinreichender Feinheit herzustellen, haben leider bis jetzt zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Trotz Einbettung der Schalenstückchen splintern dieselben fast immer beim Schleifen, ehe die notwendige Dünne erreicht ist. Glücklicherweise läßt sich aber die Frage an anderen dickeren Gastropodenschalen mit ganz analoger Struktur ohne alle Schwierigkeit entscheiden.

Aber auch bei *Helix* ist an jedem Querbruch der Schale schon mit der Lupe zu erkennen, daß die innere, farblose Bänderschicht selbst an ziemlich jungen Gehäusen schon eine beträchtliche Dicke besitzt und in der Regel mächtiger entwickelt erscheint als die braun gefärbte äußere Stalaktitenschicht. Zerbricht man Schalenstücke, so findet man hier und da Stellen am Rande, wo die gefärbte Außenschicht abgesprengt ist, so daß die weiße innere Lage bloßliegt; von der Fläche gesehen, erscheint dann die Bänderung beiderseits ganz deutlich ausgeprägt, und man kann sich in der Regel auch leicht überzeugen, daß beim Senken des Tubus die Grenzlinien der einzelnen Bänder unverändert ihre Lage behalten. Es handelt sich also sicher nicht um ganz dünne, flache „Bänder“, sondern vielmehr um parallel nebeneinander liegende schmale „Platten“, deren Dicke der Breite der an der Schaleninnenseite hervortretenden Bänder entspricht, deren Flächen zur Schalenfläche senkrecht stehen und deren Höhe im allgemeinen der Dicke der farblosen Innenschicht gleichkommt.

Dies letztere gilt freilich nur für jüngere Schalenteile, da sich später noch eine zweite farblose Lamelle von innen her aufлагert, wodurch natürlich die Festigkeit der Schale entsprechend erhöht wird. Die Struktur derselben ist eine ganz analoge wie die der erstangelegten Bänderschicht, nur kreuzen sich, von der Fläche gesehen, die Bänderzüge in beiden Schichten wieder wie bei den aufeinander folgenden Stalaktitenschichten nahezu unter einem rechten Winkel.

Wirft man einen vergleichenden Blick auf die Figg. 19 und 20, so wird es nicht schwer fallen zu erkennen, daß in allen wesent-

lichen Punkten eine völlige Uebereinstimmung im Bau der äußeren „stalaktitischen“ oder, wie man vielleicht noch bezeichnender sagen würde „flaserigen“ Kalkschichten und der inneren „Bänder“- oder richtiger Blätterschicht der *Helix*-Schale besteht, und daß es sich eigentlich nur um allerdings sehr erhebliche Größenunterschiede der einzelnen Elemente handelt.

B. Die Schalenstruktur einiger mariner Gastropodenformen.

Die Dünne der Schalen unserer Land- und Süßwasserschnecken macht es unmöglich, tiefer in die, wie man sieht, äußerst komplizierte Struktur einzudringen, und man sieht sich daher notwendig darauf angewiesen, dickschaligere Formen zum Vergleich heranzuziehen. Ich wurde dazu hauptsächlich veranlaßt durch eine Figur bei NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (Taf. IV, Fig. 22 B), welche einen Flächenschliff durch die inneren Schalenschichten von *Strombus* darstellt, dessen Struktur auf den ersten Blick dem Flächenbilde der inneren Bänderschicht von *Helix* zum Verwechseln gleicht. Ich habe daraufhin eine ganze Anzahl von Gastropodenschalen (Arten der Gattungen *Murex*, *Conus*, *Oliva*) in Flächenschliffen untersucht, welche teils äußeren, teils inneren, teils auch mittleren Schichten der Schale entsprechen, und stets dieselbe Bänderstruktur gefunden, so daß sie als geradezu typisch für diese Schalen gelten darf. Verschiedenheiten machen sich nur in Bezug auf die Breite der Bänder, sowie deren Richtung in verschiedenen Schichten geltend.

Hier war nun ausreichend Gelegenheit gegeben, sich über Lage und Form der auf der Fläche als zugespitzte und verzweigte Bänder hervortretenden Kalkgebilde ohne Schwierigkeit auf Schliffen zu orientieren, welche senkrecht zur Schalenfläche in verschiedener Richtung zur Achse der Bänder geführt wurden.

Verhältnismäßig einfach gestaltet sich der Bau der Schale bei *Murex*. Betrachtet man ein Schalenstückchen von innen her bei auffallendem Lichte, so erkennt man sofort, daß hier die abwechselnd dunklen und hellen Bänder in der Richtung der Spiralwindungen, parallel der Mittellinie derselben, verlaufen; dasselbe gilt andererseits auch für die äußere Schalenfläche, so daß also die Bänderung innen und außen die gleiche Richtung hat. Auch

bei *Helix* fällt die Achsenrichtung der Stalaktiten in der erst-angelegten, äußersten Schalenschicht, sowie jene der langgestreckten Bänder der innersten Lage älterer Schalenteile mit der Richtung der Spiralwindungen des Gehäuses zusammen und steht demnach zum Schalenrande senkrecht. Schleift man nun ein Stückchen der Schale von *Murex* von außen oder innen her an, so ändert sich zunächst nichts an dem charakteristischen Bilde, und man kann ziemlich weit gehen, ehe eine Aenderung eintritt. Untersucht man hierauf einen Querschliff, welcher so gelegt wurde, daß seine Ebene die Längsachse der Bänder senkrecht schneidet, so erhält man das zierliche Bild, wie es Fig. 20 von *Mitra* darstellt. Es ist zunächst gar nicht erforderlich, einen durchsichtigen dünnen Querschliff anzufertigen, sondern es genügt zur ersten Orientierung vollkommen die Beobachtung einer glatt gefeilten und geschliffenen Fläche im auffallenden Lichte. Sucht man dann die geeignetste Lage der Schlißfläche auf, so erscheint dieselbe beiderseits (innen und außen) gesäumt von einem ziemlich breiten, der Quere nach abwechselnd dunkel und hell gebänderten Rande, wobei die Höhe der einzelnen nebeneinander geschichteten optisch differenten Lagen durchaus der Breite der dunklen und hellen Bänder des Flächenbildes entspricht. Es kann daher keinem Zweifel unterworfen sein, daß jedes an der Außen- resp. Innenfläche der Schale sichtbare Band in Wirklichkeit nur die Schmalseite einer dünnen, auf der Kante stehenden Platte darstellt, die in außerordentlich großer Zahl, wie die Blätter eines Buches nebeneinander liegend, außen und innen eine zusammenhängende Lage bilden.

Jeder durch diese beiden Schichten parallel zur Schalenfläche gelegte Schliff zeigt nun ohne weiteres, daß die den Längsschnitten der auf der Kante stehenden Plättchen entsprechenden Bänder nicht auf längere Strecken parallel begrenzt erscheinen, sondern vielfach spitz auskeilen und durch schräge Anastomosen miteinander geflechtartig verbunden sind; es sind demnach, wenn man sich das Flächenbild sozusagen ins Körperliche übersetzt, die einzelnen Platten gewissermaßen ineinander gesteckt und verkeilt, wodurch natürlich die Festigkeit des ganzen Gefüges außerordentlich gesteigert wird.

Ein ganz verschiedenes Aussehen zeigt die von den beiden eben besprochenen Schichten (der „äußeren und inneren

Blätterschicht“) begrenzte mittlere Kalkschicht auf einem in der oben angegebenen Richtung (senkrecht zur langen Achse der Plättchen) angelegten Querschliff der Schale. Man sieht hier im auffallenden Lichte keine Spur einer Bänderzeichnung, doch treten Andeutungen eines blättrigen Baues an vielen Stellen hervor, nur kehren die Plättchen offenbar dem Beschauer ihre Breitseite zu, wodurch die Schlißfläche hier und da ein eigentümlich schuppiges Aussehen gewinnt. Dies Bild würde sich offenbar in einfachster Weise erklären, wenn wir auch dieser relativ dicken Mittelschicht der Schale eine gleiche Struktur zuschreiben dürften wie der sie außen und innen begrenzenden Blätterschicht; nur müßte dann offenbar die Lage der mit den Breitseiten sich berührenden, wieder auf der Kante und zwar senkrecht zur Schalenfläche stehenden Plättchen eine derartige sein, daß die Richtung ihrer langen Achse sich mit jener der Elemente der äußeren und inneren Blätterschicht rechtwinklig kreuzt. Daß sich dies nun wirklich so verhält, zeigt auf den ersten Blick eine Schlißfläche, welche, senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet, einen Querschnitt oder eigentlich richtiger Längsschnitt derselben bloßlegt, dessen Ebene der Längsrichtung (Mittellinie) der Spiralwindungen parallel verläuft (Fig. 22). Man sieht dann sozusagen das Gegenstück zu dem vorhin geschilderten Querschnittsbilde, indem nun die Mittelschicht in der Richtung der Verbindungslinie beider Schalenflächen schön gebändert erscheint, während die äußere und innere Blätterschicht hier genau dasselbe Aussehen zeigt wie jene auf dem Querschnitt.

Damit steht natürlich auch das Bild eines Flächenschliffes in Übereinstimmung, wenn durch einen solchen die mittlere Schicht der Schale bloßgelegt wurde. Die abwechselnd helle und dunklere Bänderung verläuft hier nicht, wie auf Flächenschliffen durch die äußere oder innere Blätterlage, parallel zur Mittellinie der Spiralwindungen, also in der Richtung derselben, sondern stets senkrecht dazu, also parallel zum Schalenrande bzw. den Anwachsstreifen. Im übrigen unterscheidet sich die Struktur der „mittleren Blätterschicht“ in keiner Weise von jener der beiden Grenzschichten, so daß die Schale von *Murex* als aus drei ihrem Bau nach gleichwertigen Kalklagen zusammengesetzt erscheint, von denen jede einzelne offenbar vollkommen den beiden inneren Blätterlagen von *Helix* entspricht.

Sind schon die eben erörterten Strukturverhältnisse geeignet,

unser Erstaunen hervorzurufen, namentlich auch in Hinblick auf die unverkennbare Zweckmäßigkeit des ganzen komplizierten Baues mit Rücksicht auf die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Gehäuse, so wächst die Bewunderung vor der Feinheit der hier offenbar vorliegenden Anpassungen an mechanische Verhältnisse noch sehr erheblich, wenn man die allerfeinste Struktur der einzelnen neben- und übereinander geschichteten Kalklamellen berücksichtigt.

Zu diesem Zwecke ist es durchaus erforderlich, ganz dünne Schalenschliffe im durchfallenden Lichte bei starker Vergrößerung zu untersuchen. Außer mehreren, von mir selbst angefertigten Präparaten standen mir dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Geh.-Rat v. KÖLLIKER und Geh.-Rat BRANDT in Kiel mehrere ganz ausgezeichnet schöne Schliffe von Gastropodenschalen zur Verfügung, für deren Ueberlassung ich den genannten Herren auch hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

Ich will der folgenden Schilderung einen wundervollen Längsschliff durch die Spindelachse der Schale von *Mitra cucumrina* zu Grunde legen, der, von MÖLLER in Wedel angefertigt, sich in der Kieler Sammlung befindet. Die Schalenwand erscheint hier im Querschnitt senkrecht zur Mittellinie der Spiralwindungen getroffen und zeigt, wie man sofort sieht (Fig. 23), einen Bau, welcher mit dem oben geschilderten der Schale von *Murex* vollkommen übereinstimmt. Außen und innen bilden die querdurchschnittenen, die Schale begrenzenden Blätterschichten einen zierlich quergebänderten Rand, während die Mittelschicht unter diesen Umständen (im durchfallenden Lichte) eine sehr eigentümliche Struktur erkennen läßt. Schon bei schwacher Vergrößerung (Zeiß A oder C) erscheint die ganze Fläche von sich kreuzenden Streifen-systemen durchzogen, die gegen die äußere und innere Begrenzungslinie des Schliffes unter einem Winkel von etwa 45° geneigt sind, und sich selbst ziemlich genau unter einem rechten Winkel schneiden. Die Streifung ist eine sehr feine, doch sind die ihr zu Grunde liegenden Fasern oder Fibrillen unverkennbar zu größeren Büscheln oder Bündeln gruppiert, wodurch hier und da der Eindruck einer prismatischen Struktur hervorgerufen wird (Fig. 21).

Ehe wir die eigentliche Ursache des eigentümlichen Bildes erörtern, wird es zweckmäßig sein, das Zustandekommen der Bänderzeichnung im Quer- und Flächenschnitte der äußeren und

inneren Blätterschichten etwas näher ins Auge zu fassen. Es wurde schon oben erwähnt, daß an ganz dünnen Stellen eines der Schalenebene parallel geführten Schliffes durch die innere Kalklage bei *Helix* eine feinfaserige Struktur der Bänder bei günstiger Beleuchtung sichtbar wird; indessen ließ sich über eine etwaige Verschiedenheit der Faserrichtung in benachbarten Bändern, wie sie auf Grund der Erscheinungen im polarisierten Lichte vorzusetzen wäre, nichts Sicheres ausmachen. Dies gelingt nun sofort an jedem guten Dünnschliff einer dickeren Gastropodenschale. In Fig. 24 sind einige benachbarte, querdurchschnittene Kalklamellen der äußeren Blätterschicht von *Mitra* aus dem vorerwähnten Präparat bei starker Vergrößerung im gewöhnlichen durchfallenden Lichte dargestellt, und man sieht, wie bei günstigstem Lichteinfall die hell erscheinenden Bänder eine zarte, aber überaus deutliche Längsstreifung erkennen lassen als Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus feinsten, der Bänderachse parallel verlaufenden Kalkfasern. Die zwischenliegenden, dunkler aussehenden Bänder zeigen dagegen nicht minder deutlich eine feine Punktierung, die ohne jeden Zweifel darauf zurückzuführen ist, daß hier gleichartige Kalkfasern, wie sie in den hellen Bändern der Länge nach getroffen wurden, im Querschnitt vorliegen. Es erscheinen, mit anderen Worten, die am Querschnitt der äußeren und inneren Blätterschicht hervortretenden hellen Bänder in der Ebene des Objektisches gefasert, die dunkleren dagegen in einer dazu senkrechten, also der Achse des Mikroskopes parallelen Richtung. Da nun die Bänderzeichnung, wie gezeigt wurde, durch dünne Platten hervorgebracht wird, welche wie die Blätter eines aufgestellten Buches nebeneinander liegen, so müssen diese notwendig aus feinen Kalkfäserchen bestehen, deren Achsenrichtungen in je zwei sich unmittelbar berührenden Plättchen annähernd senkrecht zu einander stehen. Selbstverständlich werden jene Platten, deren Querschnitt längsfaserig erscheint, in einem der Schalenebene parallelen Schliffe punktiert aussehen und umgekehrt.

Auch damit ist nun aber die Kompliziertheit dieser Strukturen noch nicht erschöpft, und habe ich noch eines auf den ersten Blick sehr auffallenden Verhaltens der im Querschnitt der Schale punktiert erscheinenden dunkleren Bänder zu gedenken.

Wird der Schliff in eine solche Stellung gebracht, daß die Richtung der Querbänder dem vertikalen Durchmesser des Gesichtsfeldes entspricht, so erkennt man innerhalb der punktierten Bänder eine sehr deutliche Querstreifung (Fig. 25), welche offenbar als Ausdruck einer Gruppierung der Kalkfasern in flache Büschel oder Bündel anzusehen ist, die innerhalb jeder der Schalenebene parallel gefaserten Platte in der Richtung der langen Schmalseite übereinander geschichtet liegen. Eine gleiche Querstreifung würde an den im Querschnitt längsfaserigen Platten in einem parallel zur Schalenoberfläche geführten Schnitt zu erwarten sein.

Das geschilderte zierliche Bild, welches leicht zu der irrthümlichen Annahme quergeschichteter Prismen führen könnte, obschon natürlich im Grunde nicht die entfernteste Aehnlichkeit mit solchen vorliegt, gewinnt noch wesentlich an Deutlichkeit und Schönheit bei Untersuchung im polarisierten Lichte. Würden die Kalkfasern der einzelnen Platten innerhalb der beiden begrenzenden Blätterschichten untereinander parallel liegen und in je zwei benachbarten Platten genau rechtwinklig zu einander stehen, so würden, wenn man jedes einzelne Kalkfäserchen als ein doppelbrechendes Prisma betrachten darf, zwischen gekreuzten Nicols die längsfaserigen Plattenquerschnitte in 4 verschiedenen Lagen hell und in 4 anderen maximal dunkel erscheinen müssen, während die zwischenliegenden punktierten Plattenquerschnitte bei jeder Stellung des Schliffes dunkel bleiben würden. Dies ist an dem mir vorliegenden tadellos schönen Präparat von *Mitra* **nicht** der Fall, wohl aber findet sich, wie schon erwähnt, ein solches Verhalten bei Flächenschliffen durch die innere Schalenschicht (Blätterschicht) von *Helix*.

Wenn die Stelle des Präparates der *Mitra*-Schale, welche in Fig. 21 dargestellt ist, zwischen gekreuzten Nicols so orientiert wird, daß die Richtung der Bänderung in der äußeren und inneren Schicht mit der Polarisationssebene des einen oder anderen Prismas zusammenfällt, so erscheinen sowohl die gefaserten wie die punktierten Bänder dunkel, die letzteren jedoch in merklich höherem Grade als die ersteren. In diesen sieht man allenthalben noch einzelne Fäserchen helleuchtend aufblitzen, so daß die fibrilläre Struktur nur um so deutlicher hervortritt. Steht die Längsachse der Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt, so herrscht das Maximum der Helligkeit, und zwar erscheinen die

punktierten und die gestreiften Bänder annähernd gleich hell. Da dies auch an den allerdünnsten Stellen des Präparates der Fall ist, so können die Kalkfäserchen innerhalb der Platten, deren Querschnitte punktiert erscheinen, nicht wirklich genau senkrecht zur Ebene des Objektisches orientiert sein, sondern müssen einen gewissen Neigungswinkel besitzen. Der mir vorliegende Schliff ist stellenweise so dünn, daß im polarisierten Lichte die prachtvollsten Interferenzfarben hervortreten, wodurch namentlich die Struktur der Mittelschicht, in welcher die Kalkplättchen von der Fläche gesehen werden, außerordentlich an Deutlichkeit gewinnt. Man sieht unter diesen Umständen sowohl die Ränder der angeschliffenen Plättchen wie deren fibrillären Bau in fast schematischer Klarheit. In einem Präparate, das ich selbst anfertigte (von *Murex*), ragten an einer Bruchstelle der äußeren Blätterschicht einzelne der äußerst feinen Kalkfäserchen ganz frei hervor. Man konnte sich hier überzeugen, daß in der That jedes sich optisch wie ein schmales, doppelbrechendes Prisma verhielt und daher wenigstens im physikalischen Sinne als ein Krystallindividuum zu bezeichnen ist.

Da sich eine feinfaserige Struktur der Kalklamellen, welche, zu bestimmten Systemen gruppiert, die Gastropodenschalen in den genannten Fällen zusammensetzen, als eine allgemein verbreitete Eigentümlichkeit herausgestellt hat, so findet nun auch das oben erwähnte charakteristische Bild der Mittelschicht im Querschnitt der Schale von *Mitra* (ebenso bei *Murex*, *Oliva* etc.), wo die Platten von der Breitseite gesehen werden, seine einfache Erklärung. Die doppelte Schrägstreifung, welche hier durch senkrecht sich durchschneidende Liniensysteme hervorgebracht wird, beruht offenbar auf einer entsprechend schrägen, etwa unter einem Winkel von 45° gegen die Längsachse jeder Platte geneigten Faserung, deren Richtung aber in je zwei unmittelbar benachbarten Plättchen gegeneinander verwendet ist. Da nun ein solcher Schliff niemals nur eine Plattenlage trifft und da andererseits jedes einzelne Plättchen so dünn und durchsichtig ist, daß die Struktur des nächst dahinter gelegenen durchschimmert, so entsteht das Bild einer scheinbar in einer Ebene liegenden doppelten Schrägstreifung. Auch hier läßt sich an den meisten Stellen ganz deutlich eine Gruppierung der untereinander parallelen Fasern jeder Platte zu entsprechend schräg gelagerten Bündeln oder Büscheln

konstatieren, wodurch wieder der Anschein einer Art von prismatischer Gliederung hervorgerufen wird.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen darf es wohl als erwiesen gelten, daß in einer sehr großen Anzahl von Fällen — ob allgemein verbreitet, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben — den Gehäusen der Gastropoden, und zwar sowohl bei Land- wie Süßwasser- und marinen Formen, eine blättrige oder lamelläre Struktur zukommt derart, daß die Schale in ihrer ganzen Dicke aus mehreren übereinander liegenden Systemen dünner Kalkplättchen besteht, welche wie die Blätter eines Buches parallel nebeneinander liegen und in allen Schichten auf der schmalen Kante stehen, so daß ihre Ebene immer senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet ist. Die langen Achsen der Plättchen bilden in benachbarten Schichten stets miteinander einen rechten Winkel. Niemals fällt die Ebene der Plättchen mit der Schalenfläche zusammen. Jedes einzelne Plättchen besteht wieder aus einer außerordentlich großen Zahl feinsten Kalkfasern, deren Richtungen sich in je zwei unmittelbar benachbarten Elementen rechtwinklig kreuzen. Diese Kalkfasern verlaufen bei *Mitra*, *Oliva* und *Murex* sowohl in den Plättchen der beiden Grenzschichten (äußere und innere Blätterschicht), wie auch in den Elementen der Mittelschicht schräg unter einem Winkel von 45° geneigt.

Die Uebereinstimmung zwischen dieser Struktur der Schalen mariner Gastropodenformen und der inneren Blätterschicht des *Helix*-Gehäuses kann füglich nicht bezweifelt werden. Aber man wird trotz des etwas abweichenden Aussehens auch den äußeren Stalaktiten-Schichten eine ganz analoge Struktur zuschreiben müssen, wie sich aus einer Vergleichung der optischen und sonstigen Eigentümlichkeiten der Elemente beider Schalenlagen ohne weiteres ergibt.

Der wesentlichste Unterschied liegt nur in der Kürze der stalaktitischen Plättchen und ihrer viel unregelmäßigeren welligen Form. Könnte noch ein Zweifel bezüglich der Zusammengehörigkeit von beiderlei Elementen bestehen, so wird er dadurch beseitigt, daß, wie später gezeigt werden soll, bei der Schalenregeneration alle Uebergänge zwischen den langgestreckten, von

der Schmalseite gesehen, als Bänder erscheinenden Platten und jenen viel kürzeren Gebilden gefunden werden können, welche, von der Kante gesehen, wie verzweigte kleine Stalaktiten erscheinen. Es bleibt schließlich noch übrig, zu prüfen, ob und in welchem Maße die hier entwickelten Anschauungen bezüglich des feineren Baues der Gastropodenschalen mit den bisher darüber geäußerten Ansichten übereinstimmen. Als diejenige Arbeit, welche hier als die eigentlich grundlegende zu nennen ist, wird stets die meisterhafte Untersuchung G. ROSE's über den Bau der Schale von *Strombus gigas* gelten müssen. Aus früherer Zeit sind nur noch die Arbeiten des Grafen BOURNON und jene BOWERBANK'S über den Schalenbau von *Cypraea mauritiana* zu erwähnen. Es ergab sich, daß die Struktur der Gastropodenschalen eine zwar sehr verwickelte, im übrigen aber ziemlich gleichförmige ist. Im allgemeinen finden sich drei Schalenschichten, die aus denselben, nur verschieden angeordneten Elementen bestehen. Jede Schicht besteht aus dünnen, auf den Kanten stehenden Kalkblättchen, die in der äußeren und inneren Schicht die gleiche Richtung, in der zwischen beiden gelegenen Mittelschicht dagegen eine zu jenen senkrechte Richtung besitzen. „Die sämtlichen Blätter aller 3 Lagen bestehen nun wieder aus dünnen, rechtwinkligen Prismen, die, in paralleler Richtung mit ihren Seitenflächen aneinander gereiht, die Dicke der Blätter ausmachen. Sie haben in je 2 aufeinander folgenden Blättern bei sämtlichen Lagen eine entgegengesetzte und aufeinander senkrechte Richtung“ (ROSE). Werden die Schichten in der Richtung der Hauptflächen der sie aufbauenden Blätter durchschnitten, so erhält man auf dem Schlitze Systeme von sich kreuzenden Linien, weil die Blätter sehr dünn und durchsichtig sind und weil die Richtung der Fasern in 2 benachbarten Blättern eine entgegengesetzte ist. Ganz anders ist das Bild eines Schliffes, der eine der Schichten senkrecht gegen die Fläche der Blätter und parallel der Längsrichtung der Fasern je zweier abwechselnden Schichten durchschneidet. Man sieht dann in den Blättern 1, 3, 5, 7 . . . die Prismen resp. ihre Fasern längs getroffen, in den Blättern 2, 4, 6, 8 . . . aber quergeschnitten (EHRENBAUM). „Die Seitenflächen der Prismen sind glänzend, der Querbruch derselben matt; betrachtet man nun die schmalen Flächen der Blätter einer jeden Lage an den Stellen, wo der Bruch überhaupt parallel den Seitenflächen der Prismen gegangen ist, so erscheinen diese abwechselnd glänzend und matt“ (G. ROSE).

Sieht man davon ab, daß nach ROSE die einzelnen Blättchen aus wirklichen Prismen aufgebaut sein sollen, was sicher unzutreffend ist, so ergibt sich, wie man sofort erkennt, eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Resultaten meiner eigenen Beobachtungen und den von ROSE vertretenen Anschauungen. Auch NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, der in neuerer Zeit ausgedehnte Untersuchungen über Bau und Struktur der Molluskenschalen veröffentlicht hat, gelangte im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen wie ROSE. Auch er hebt hervor, daß „bei allen von ihm untersuchten Gastropoden (*Helix*, *Nerita*, *Buccinum*, *Mitra*, *Cypraea*) die Grundstruktur der Schale ein ähnliches Bild zeigt“. Immer besteht die Schale „aus ungefähr senkrecht auf die Flächen gestellten Blättern oder Platten, deren Flächen aber in den verschiedenen Schichten rechtwinklig zu einander gestellt sind. Es folgt ferner, daß diese Blätter durchweg dieselbe feinere Struktur haben, die Richtung der letzteren aber in den nebeneinander liegenden Blättern eine regelmäßige alternierende ist. Die zarte Streifung innerhalb des Querschnittes der Blätter gestattet, diese feinere Struktur nur als eine lamelläre oder als eine fibrilläre zu betrachten, und die verschiedenen Beleuchtungseffekte lassen sich nur bei Annahme der letzteren erklären“ (NATHUSIUS, l. c. S. 51 f.).

Der Nachweis, daß das letzte Strukturelement der Kalkplättchen in Gastropodenschalen feinste Fasern oder Fibrillen sind, ist ein sehr wesentlicher Punkt, in welchem NATHUSIUS über ROSE hinausgeht und bezüglich dessen ich ihm durchaus beipflichten muß.

„Schon wenn Schalenstückchen ohne weitere Vorbereitung durch Zerdrücken zwischen harten Körpern gröblich zerkleinert werden, erhält man in größeren Fragmenten den Nachweis der plattenförmigen Struktur und findet unter den feinsten Trümmern Fasern oder Nadelchen. Noch bessere Resultate giebt das Macerieren von Schalenstücken in einer so geringen Quantität verdünnter Essigsäure, daß sie zur vollständigen Auflösung des Kalkgehaltes ungenügend ist. . . . In den feinsten Fragmenten treten zahlreiche Nadeln oder Fasern von ziemlich gleichmäßiger, etwa 0,75--0,9 μ betragender Dicke auf.“

NATHUSIUS-KÖNIGSBORN hat ferner auch schon in vollkommen zutreffender Weise das abwechselnd streifige und punktierte Aussehen der nebeneinander liegenden, in geeigneter Richtung quer durchschnittenen Plättchen beschrieben und abgebildet (l. c. S. 52

und Taf. IV, Fig. 22 C) und bezieht dasselbe ganz richtig auf den gekreuzten Verlauf der Kalkfasern in je 2 benachbarten Plättchen. Das eigentümliche, oben bereits geschilderte Verhalten der gebänderten Quer- oder Längsschnittflächen jeder Blätterschicht im auffallenden Lichte, wobei in bestimmter Lage des Präparates die einzelnen Bänderzüge abwechselnd matt silberglänzend und völlig dunkel erscheinen, während nach Drehung um 180° die vorher hellen Streifen dunkel aussehen und umgekehrt, bezieht NATHUSIUS auf das eben erwähnte Strukturverhältnis. „Die bei auffallendem Lichte dunkel erscheinenden Balken oder Querschnitte von Platten sind diejenigen, wo die Schlißfläche mit der Faserichtung zusammenfällt, während diejenigen, wo die Fasern quer geschnitten wurden, den matten Silberglanz zeigen.“

NATHUSIUS resumiert seine Resultate dahin, „daß die Struktur des Hauptteils der Schale bei den Gastropoden eine fibrilläre ist. Diese Fibrillen sind in senkrecht zu den Schalenflächen stehenden Platten vereinigt, die Fasern selbst stehen in Winkeln von ca. 45° zu den Schalenflächen, haben aber in den nebeneinander befindlichen Platten eine sich kreuzende Richtung, und endlich ändert sich schichtweise auch die Stellung der Platten so um, daß die Flächen der oberen und der unteren Schicht Winkel von ca. 90° miteinander haben“. Wie ROSE hat auch NATHUSIUS diese komplizierte Anordnung der Kalkfasern durch ein Schema erläutert (NATHUSIUS, Taf. IV, Fig. 23), welches in der That sehr geeignet ist, dieselbe anschaulich zu machen.

Dabei ist aber, wie in ROSE's Schema, die wirkliche Struktur insofern vereinfacht dargestellt worden, als, wie schon früher erwähnt wurde, die einzelnen Platten sich vielfach spalten und verzweigen und demgemäß ineinander gesteckt und verkeilt sind, wie dies auf jedem Quer- und Flächenschliffe ganz deutlich hervortritt. Besonders reichlich scheint diese Aufsplitterung der Platten in der Nähe der Grenze je zweier Plattensysteme (Schichten) zu sein, und es ist hier außerordentlich schwer, die ohne Zweifel vorhandenen Beziehungen der Kalkfasern benachbarter Blätterschichten genauer festzustellen.

Wenn man an guten Dünnschliffen eine solche Grenzzone bei genügend starker Vergrößerung untersucht, so kann man sich leicht überzeugen, daß die Fasern der einen Schicht in die benachbarte ausstrahlen (Fig. 24), wie dies auch NATHUSIUS

schon behauptet hat. Es scheint, wie er sagt (l. c. S. 54), wahrscheinlich, „daß die Platten aus einzelnen Balken (oben als Faserbüschel oder Bündel bezeichnet, B.), deren Breite ungefähr der Dicke der Platten entspricht, bestehen, und könnte es vielleicht sein, daß jeder Balken einer Platte der unteren Schicht die Fortsetzung je eines Balkens der sämtlichen Platten der oberen Schicht ist; konstruktiv unmöglich ist es aber, daß die einzelnen Balken diese Torsion nebeneinander und als ein ungetrenntes Ganzes vollführen“.

Ich habe durchaus den Eindruck gewonnen, daß unter entsprechendem Wechsel der Verlaufsrichtung die Fasern einer Schicht sich in die benachbarte fortsetzen. Es würde aber eine sehr mühevollen Untersuchung einer großen Zahl von Dünnschliffen der verschiedensten Richtung erfordern, wollte man hier die nötige Klarheit gewinnen.

So viel ich sehe, war es zuerst v. GÜMBEL, welcher mit Rücksicht auf die besondere (blättrige) Struktur der Gastropoden- (und mancher Muschel-)Schalen die betreffende, von der Prismenlage der Lamellibranchier sowie der Perlmutter-schicht gänzlich verschiedene Substanz, wegen ihrer äußerlichen Aehnlichkeit mit Porzellan oder Elfenbein, als Porzellan- oder Elfenbeinschicht zu bezeichnen vorschlug. In der That braucht man sich ja nur der als Porzellanschnecken in den Handel gebrachten Cypräen zu erinnern, um diesen Namen durchaus gerechtfertigt zu finden.

Nach v. GÜMBEL besteht die „Elfenbeinsubstanz“ „aus sehr feinen, pallasadenähnlichen, dicht gedrängt stehenden, nadelchen- oder säulchenartigen Fäserchen, in welche die sich senkrecht abspaltenden Schalenstückchen zerfallen, wenn man sie zerdrückt. Diese Nadelchen sind keine krystallartigen Prismen, sondern sie laufen mehr oder weniger spindelförmig aus und sind nur da, wo sie an einer neuen Schichtenlage absetzen oder an ein anderes System von Nadelchen angrenzen, senkrecht oder schief zu ihrer Längsrichtung abgeschnitten“ (v. GÜMBEL). Ihre Form hält v. GÜMBEL für bedingt „durch die ursprüngliche zellige oder zellenähnliche Ausbildung der tierischen Membranen, in deren Räumen der Kalk sich abgelagerte“. Nach v. GÜMBEL sind, abgesehen von der äußersten und innersten Oberflächenlage in der Gastropodenschale, nicht immer 3 durch die Richtung der „Fasern“ bestimmt unterscheidbare Schichten nachweisbar, sondern er fand, „daß unter verschiedenen Richtungen geneigt-faserige

oder senkrecht stehende Schichtensysteme vielfach miteinander wechseln¹⁾).

Im übrigen hat schon BOWERBANK darauf aufmerksam gemacht, daß die Blätter, welche parallel den Anwachsstreifen stehen, bei einigen Gattungen in der äußeren und inneren Lage, bei anderen in der mittleren Lage sich befinden. Von 8 untersuchten Gattungen hatten 4 die eine Stellung, 4 die andere. Bei *Cypraea*, *Cassis*, *Ampullaria* und *Bulimus* liegen diese Blättchen in der äußeren und inneren Lage, bei *Conus*, *Pyrula*, *Oliva* und *Voluta* in der mittleren, was auch ROSE bestätigt fand.

TULLBERG, welcher in neuerer Zeit den Schalenbau der Mollusken namentlich mit Rücksicht auf die Bildungsweise der Gehäuse untersucht hat, verdanken wir auch einige Angaben über die Struktur der Schale von *Buccinum undatum*. Die etwas unklare Beschreibung läßt nur erkennen, daß auch in diesem Falle der feinere Bau der 3 Hauptschichten der Schale mit den Angaben G. ROSE's im wesentlichen übereinstimmt.

Es wurde schon oben angedeutet, daß die lamelläre „Elfenbeinsubstanz“ nicht ausschließlich den Gastropoden-Schalen zukommt, sondern sich, wiewohl nur in geringerer Verbreitung, auch bei Lamellibranchiern findet, worauf schon EHRENBAUM hingewiesen hat. Von besonderem Interesse in dieser Beziehung erwiesen sich die Schalen von *Cardium*, *Tellina* und *Scrobicularia*. Betrachtet man einen Querschliff von *Cardium edule* (EHRENBAUM, l. c. Fig. 7), der senkrecht auf die Anwachsstreifen in der Richtung vom Schloß nach dem Bauchrande zu geführt wurde, so erblickt man in der äußeren Schicht „ein System von schief längsgetroffenen, feinfaserig gebauten Blättern, welches zwischen sich Raum läßt für ein zweites ebensolches System, dessen Fasern aber schief quergetroffen sind. Meist zeigen aber auch die Blätter sehr große Unregelmäßigkeiten; sie verlaufen nicht gerade, treten vielfach aus der Schlißfläche heraus und erscheinen als mannigfach hin und her gebogene, mit Fortsätzen und Verzweigungen versehene Gebilde. Dieses

1) Die sogen. „kreibige“ Schicht der Austernschalen betrachtet v. GÜMBEL als gleichwertig mit der „Elfenbeinsubstanz“ der Gastropodenschalen, welche dort nur die Eigentümlichkeit hat, daß die Fäserchen senkrecht zur Schalenoberfläche stehen und infolge von Zersetzungen stark angegriffen und verwittert sind.

Verhältnis tritt noch auffälliger hervor, wenn der Querschleif etwas schief oder fast der Schalenoberfläche parallel geführt wird.“ Man erhält dann die sonderbaren Zeichnungen, welche EHRENBAUM in seiner Fig. 6 von *Scrobicularia piperata* abgebildet hat. „Diese eigentümlichen Figuren, die auf Flächenansichten dünner Schalen in ganz gleicher, wenig regelmäßigerer Form auftreten, sind es, die, wie EHRENBAUM bemerkt, bei schwächerer Vergrößerung auf CARPENTER den Eindruck von spindelförmigen Zellen („fusiform cells“) gemacht haben und die er in verschiedener Ausbildung bei sehr vielen Arten findet und mehrmals abbildet.“ Es sind diese Angaben EHRENBAUM's wichtig, denn sie zeigen uns, daß die einzelnen Elemente einer sonst wohl entwickelten Blätterschicht ganz unregelmäßig gestaltet sein können. Daß ihnen demungeachtet die gleiche faserige oder fibrilläre Struktur zukommt wie den unregelmäßigeren Platten der Gastropodenschalen, ergibt sich aus der Untersuchung von Schleifen, der in einer auf den beiden vorhergehenden senkrechten Richtung ungefähr parallel zu den bogigen Anwachsstreifen geführt wurden. Solche, die Anwachsbogen tangierende Schnitte zeigen dann die Blätter der Schale von der Fläche. Diese erscheint wieder wie bei den Gastropoden schräg gestreift, und zwar „verlaufen wie dort die Fasern je zweier benachbarter Blätter allemal in entgegengesetzter Richtung, also präsentieren sie sich bei der Durchsichtigkeit der Blätter in gekreuzten Strichsystemen“.

Der besondere Charakter der „Elfenbeinsubstanz“ der Gastropoden- und gewisser Muschelschalen prägt sich nicht nur in der geschilderten eigentümlichen und sehr verwickelten Struktur aus, sondern nicht minder auch in dem ganz verschiedenen Verhältnis zwischen anorganischer und organischer Substanz. Sowohl die Perlmuttersubstanz, wie insbesondere die Prismenschicht der Lamellibranchier zeichnen sich durch einen verhältnismäßig sehr bedeutenden Gehalt an organischer Masse aus, was sich ja so deutlich beim Entkalken mit Säuren in dem Zurückbleiben eines noch die feinsten Strukturverhältnisse zeigenden (Conchiolin-)Gerüsts ausprägt. Ganz anders verhalten sich unter diesen Umständen Gastropodenschalen. Der organische Rest ist hier immer außerordentlich gering, und niemals läßt sich an demselben noch irgend etwas von der komplizierten Struktur der Schale erkennen. Nur an jugendlichen Schalen ist es etwas anders, und bleibt hier beispielsweise bei *Helix* eine ziemlich

derbe, gelblich gefärbte Membran zurück, welche aber lediglich den äußeren Schalenüberzug (das Periostracum) darstellt, an welches von innen her die Kalksubstanz angelagert wird. Eine sehr gute Beschreibung dieses organischen Schalenüberzuges bei *Helix* hat NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (l. c. S. 56) geliefert. Ich komme auf diesen Punkt noch später bei Besprechung der Schalenbildung zurück.

Bringt man Stückchen der Kalkschichten von *Helix pomatia* in Essigsäure, so bleibt so gut wie nichts davon zurück, wenn aller Kalk gelöst ist. Ganz ebenso verhält es sich aber auch bei den dickschaligen marinen Gastropodenformen. Werden Stückchen der Schale von *Strombus* in einer so geringen Menge von Essigsäure maceriert, daß sie zur vollständigen Auflösung des Kalkes ungenügend ist, so werden nach NATHUSIUS „beim Zerdrücken der mürber gewordenen Schalenstücke zahlreiche Fragmente von ziemlich regelmäßiger rhomboëdrischer Form gefunden, sie entsprechen einzelnen Balken der Plättchen, welche auch in der Richtung der horizontalen Schichtung durch die Einwirkung der Säure zerfallen sind, ein Umstand, der darauf hinweist, daß diese Schichten durch einen verschiedenen Kalkgehalt oder durch eine verschiedene Angreifbarkeit desselben durch die Säure charakterisiert sind; in den feinsten Fragmenten aber treten zahlreiche Nadeln oder Fasern von ziemlich gleichmäßiger, etwa $0,75-0,9 \mu$ betragender Dicke auf“ (NATHUSIUS, l. c. S. 52).

„Verfolgt man ihre allmähliche Auflösung bei starker Vergrößerung in ganz schwacher Säure, so sieht man sie von den Enden aus verschwinden und dort die leise Andeutung eines von der Säure hinterlassenen organischen Substrates, das aber so ungewein zart oder in der Essigsäure so weit quellbar ist, daß seine Spuren nach vollständiger Auflösung der Nadelchen verschwunden sind. Auch bei Auflösung größerer Schalenstückchen in Essigsäure bleiben nur zweifelhafte Spuren eines organischen Rückstandes wahrnehmbar“ (NATHUSIUS).

Da sich bei den Lamellibranchiern mit Bestimmtheit eine Verschiedenheit der äußeren Prismenschicht und der inneren Perlmutterlage in Bezug auf die Natur des Calciumkarbonats herausgestellt hat, so erhebt sich auch für die Gehäuse der Gastropoden die Frage, ob der Kalk in denselben in Form von Kalkspat oder Arragonit abgelagert ist. Graf BOURNON hielt

seiner Zeit die übereinander geschichteten Blättchen des Strombus-Gehäuses für Spaltungsflächen des Kalkspates; aber bei diesen beträgt, wie später ROSE bemerkte, „der obere Winkel auf einer Spaltungsfläche $101^{\circ} 55'$ und die zwei anderen Spaltungsflächen machen mit der ersteren schiefe Winkel von $105^{\circ} 5'$. Bei den Blättern des Strombus betragen dagegen die entsprechenden Winkel alle 90° oder benahe 90° , und von der Struktur des Kalkspates ist in der That nichts zu sehen.“ Infolgedessen hält G. ROSE die Struktur der Schale von Strombus für „offenbar organisch“, wiewohl sie aus verhältnismäßig sehr reiner kohlenaurer Kalkerde besteht und von organischer Substanz nur äußerst wenig (0,5—1 Proz.) enthält. Beim Glühen „wurden größere Stücke der Schale nur auf der glänzenden und glatten inneren Oberfläche etwas geschwärzt, auf dem Bruche gar nicht; die Stücke bersten etwas auf und dekrepitieren nur schwach. Kleinere Stücke zerfallen in einzelne Splitter, die unter dem Mikroskop voller schwarzer Punkte, aber an den Rändern nicht aufgeborsten erscheinen“ (G. ROSE). Im übrigen scheint der Gehalt an organischer Substanz bei verschiedenen Gastropoden-Species auch ziemlich verschieden zu sein. Man findet eine tabellarische Zusammenstellung einiger älterer Analysen in BRONN's Klassen und Ordnungen, Bd. III, 1899, Mollusca, neu bearbeitet von H. SIMROTH, S. 241, sowie in KRUKENBERG's Vergl. physiol. Vorträgen, IV. Tier. Gerüstsubstanzen, S. 265.

Bemerkenswert ist vor allem, daß, wie es scheint, neben kohlensaurem stets auch phosphorsaurer Kalk, wenn auch in ungleich geringeren Mengen, in der Schalensubstanz vorhanden ist. Wie ich mich selbst überzeugt habe, ist dies in besonders hohem Grade bei sehr jungen Schalen (von Helix) der Fall. Die allerjüngsten Schichten bestehen sogar, wenigstens bei Helix, fast **nur** aus Calciumphosphat (und vielleicht etwas Magnesiumphosphat).

Die Gründe, welche G. ROSE seiner Zeit bestimmten, den kohlen-sauren Kalk der Gastropodenschalen (Strombus) für Aragonit zu halten, waren hauptsächlich das ziemlich hohe spezifische Gewicht (2,97), sowie die größere Härte. Wenn man mit v. GÜMBEL diese Argumente nicht für streng beweisend halten will, so kann, da die feinfaserige Beschaffenheit des Kalkes in den Schalen eine Untersuchung des Achsenbildes unmöglich macht, in diesem Falle eine Entscheidung, ob Kalkspat vorliegt oder Aragonit, mit Sicherheit wohl nicht getroffen werden. Wenn daher SIMROTH in seiner Bearbeitung der Mollusken in BRONN's Klassen und Ordnungen als

eigentliches Bauelement der Gastropodenschale „eine Kalkfibrille bezeichnet, mehr oder weniger auf ein Aragonit-Individuum zurückzuführen, umgeben von einem organischen Conchinhäutchen“, so ist das letztere thatsächlich nicht nachzuweisen, die Aragonitnatur aber mindestens fraglich.

V. Entstehung und Wachstum der Gastropodenschalen.

A. Das normale Schalenwachstum bei *Helix*.

Wenn man die wunderbar komplizierte Struktur der Gastropodengehäuse an guten Präparaten zu studieren Gelegenheit hat, so muß sich jedem sofort die Frage aufdrängen, wie ein derartiges, fast nur aus anorganischer Substanz bestehendes Gebilde als Erzeugnis lebendiger Zellen und zwar außerhalb derselben überhaupt zustande kommt und welcher Art die dabei beteiligten gestaltenden Prozesse sind. Man sieht aber auch auf den ersten Blick, daß es sich hier um Fragen handelt, noch ungleich verwickelter und schwieriger zu entscheiden als jene, die sich bei Untersuchung der Bildungsgeschichte der Muschelschalen aufdrängen. Wie einfach erscheint der Bau einer *Pinna*- oder *Anodonten*-Schale im Vergleich zu der bewundernswerten Konstruktion eines *Strombus*- oder selbst nur eines *Helix*-Gebäuses.

Vielleicht liegt es an der scheinbaren Aussichtslosigkeit auf eine erfolgreiche Behandlung so schwieriger Fragen, daß die Zahl der Arbeiten auf diesem Gebiete bisher eine nur sehr beschränkte ist und daß theoretischen Erörterungen und Spekulationen hier seit jeher ein unverhältnismäßig größerer Raum gegönnt wurde als wirklichen Untersuchungen. So ist es erklärlich, daß, obschon das Strukturprincip der Gastropodenschalen bereits seit einem halben Jahrhundert im wesentlichen bekannt ist, doch die wichtigsten und interessantesten Fragen, die sich daran naturgemäß knüpfen, noch immer unentschieden, ja nicht einmal in Angriff genommen sind.

Worauf beruht die Anordnung und gegenseitige Beeinflussung der Kalkfasern (Fibrillen) der Schale? „Wodurch wird die Richtung der Fibrillen in den verschiedenen Lagen über- und nebeneinander in demselben Schnitte bedingt? Durch Zufälligkeiten im Wachstum oder Richtung der secernierenden Zellen des Mantelrandes? Oder durch mechanische Ansprüche zum Zwecke genügender Schalenfestigkeit? Wie wirken alle diese Faktoren zusammen? Welches sind die maßgebenden?“

Auf alle diese Fragen ist leider, wie SIMROTH (l. c.) bemerkt, noch keine Antwort gefunden.

Ich bin natürlich weit entfernt, zu glauben, daß das Wenige, was ich im folgenden mitzuteilen habe, etwa einer Lösung des Problems gleichkäme. Indessen hoffe ich doch zeigen zu können, daß eine solche nicht außerhalb des Bereiches der Möglichkeit liegt und daß sich bei richtiger Fragestellung wenigstens einige für weitere Untersuchungen leitende Gesichtspunkte gewinnen lassen.

Unsere Landschnecken, namentlich die *Helix*-Arten, bieten auch hier wieder ein vortreffliches Material, welches fast überall in sozusagen unbegrenzter Menge zur Verfügung steht und sich insbesondere auch zu den so wichtigen Regenerationsversuchen ungleich besser eignet als Wasserschnecken, mit welchen ich in dieser Beziehung sehr schlechte Erfahrungen gemacht habe.

Sobald unsere einheimischen *Helix*-Arten ihre Winterquartiere verlassen und dann eine Zeit lang reichlich Nahrung aufgenommen haben, beginnen sie alsbald damit, ihr Gehäuse zu vergrößern, indem sie vom Schalenrande aus in unmittelbarer Kontinuität mit der alten Schale ein mehr oder weniger langes Stück neuer Schale bauen. Dieser Vorgang spielt sich während mehrerer Wochen ab und erstreckt sich bei *Helix pomatia*, die etwas später mit dem Schalenbau beginnt als andere Species derselben Gattung, bis in den Hochsommer herein. Die neugebildete Schalensubstanz verrät sich sofort durch die größere Durchsichtigkeit und ihre elastische, weiche Beschaffenheit; sie erscheint deshalb, da die dunkel pigmentierte Manteloberfläche allenthalben durchschimmert, viel dunkler als ältere Schalenteile und giebt dem Fingerdruck noch leicht nach. Erst ganz allmählich verdickt sich die Schale von innen her durch Neuauflagerung von Kalksubstanz und wird dann hart und unnachgiebig. Dies betrifft immer zuerst die dem alten Schalenrande zunächstliegenden und daher auch zuerst gebildeten Schalenteile, während eine ziemlich breite Zone des jungen Schalenrandes noch ganz weichhäutig und völlig kalkfrei erscheint. Es beginnt daher die normale Schalenbildung bei *Helix* ganz wie bei den Muscheln mit der Abscheidung eines zunächst außerordentlich zarten und weichen, nur aus organischer Substanz bestehenden Häutchens (*Cuticula*, *Periostracum*) durch bestimmte Epithelzellen des Mantelrandes, also als eine reine Cuticularbildung. Dies ergibt sich sehr deutlich aus der feineren Struktur dieses Häutchens, die man ohne Mühe untersuchen kann, wenn man einfach mit der

Schere ein Stückchen der weichen Randzone einer im vollen Wachstum begriffenen *Helix*-Schale abschneidet und unter Wasserzusatz von der Fläche her bei starker Vergrößerung betrachtet. Man erkennt dann in der Regel leicht eine zarte polygonale Felderung der durchsichtigen Membran (Fig. 26), welche sich auf den ersten Blick als Abklatsch der freien Flächen des Mantel-epithels verrät, mit welchem das Häutchen zu dieser Zeit auch ziemlich fest zusammenhängt, ohne daß jedoch von einer untrennbar festen Beziehung zwischen den Zellen und der von ihnen ausgeschiedenen Cuticularmembran die Rede sein könnte, wie eine solche beispielsweise bei den Chitinhäuten der Arthropoden die Regel ist. Immer gelingt es schon durch bloße stärkere Berührung des etwas gewulsteten Mantelrandes, diesen zur Retraktion und daher zur Ablösung von dem neugebildeten Periostracum zu bringen. Bekanntlich sind ja überhaupt die Beziehungen zwischen Tier und Schale bei den Schnecken noch viel weniger ausgeprägt als bei den Muscheln, indem dort die ganze Manteloberfläche der Innenseite des Gehäuses sich nur lose anschiebt und bei jeder heftigeren Bewegung des Tieres notwendig Verschiebungen erfährt, die unter Umständen außerordentlich bedeutend sein werden. Es sind diese Verhältnisse sehr im Auge zu behalten, wenn es sich um Erklärung der Schalenbildung handelt.

Es sei noch bemerkt, daß der jüngste kalkfreie Rand der Cuticula (des Periostracums) nach Durchtränkung mit einer Lösung von Kupfersulfat, Auswaschen und Zusatz von Natron- oder Kalilauge sich intensiv violett färbt (Biuret-Reaktion); ältere Teile der Cuticula geben die Reaktion dagegen nicht mehr, was darauf hindeuten scheint, daß eine allmähliche chemische Umwandlung einer ursprünglich eiweißartigen Substanz in die eigentliche Cuticularmasse (Conchiolin?) stattfindet.

Es sind mir bei Untersuchung zahlreicher „bauender“ Exemplare von *Helix pomatia* noch einige Besonderheiten der Struktur des jungen häutigen Schalenrandes aufgefallen, die ich nirgends erwähnt gefunden habe und die mir für die Entscheidung gewisser Fragen von Wichtigkeit zu sein scheinen. Auf der äußeren Fläche der Cuticula erheben sich, wie dies schon NATHUSIUS-KÖNIGSBORN ganz zutreffend beschrieben und abgebildet hat, Längswülste, „welche in annähernd parallelen, aber nicht fortlaufenden, sondern abgebrochenen Linien quer über die Anwachsstreifen, also in der Richtung der Spirale gehen“. Behandelt man eine solche Membran mit einem stark färbenden, wasserlöslichen Tinktionsmittel (etwa

Karmin), so treten nachher zwar schwach, aber deutlich gefärbte Bänder hervor, welche untereinander parallel und senkrecht zum Schalenrande verlaufen und auch in den schon verkalkten Schalentteilen noch weithin sichtbar bleiben (Fig. 27). Es sind ziemlich breite Streifen, welche sich auch durch gewisse Besonderheiten der Struktur von der Umgebung scharf unterscheiden. An günstigen Präparaten sieht man, namentlich am freien Rande der Membran, der sich immer am stärksten färbt, daß jenen Streifen breite Längsfalten der Cuticula entsprechen, also, von der Innenseite her gesehen, Hohlrinnen, die nach außen konvex vorspringen. Man überzeugt sich ohne Schwierigkeit, daß diese Fältelung durch eine entsprechende Faltenbildung der die Cuticula ausscheidenden Epithelschicht verursacht ist.

Die besondere Struktur der Cuticula an Stelle der Falten macht sich entweder durch eine zarte Körnelung derselben oder durch eine feinfaserige (fibrilläre) Beschaffenheit geltend (Fig. 26, 28, 30). Die Körnchen sind sehr klein, stark lichtbrechend und, wie auch die Fibrillen, in Säuren und Alkalien unlöslich.

Die Fibrillenstränge scheinen längs der konkaven Innenfläche der Hohlrinnen zu verlaufen, ohne derselben fest anzuhafte, denn sie erscheinen vielfach wellig verbogen, ohne daß die Cuticularfalten selbst eine entsprechende Krümmung aufwiesen. Man kann sie wie die Körnchenstränge, aus denen sie hervorzugehen scheinen oder denen sie wenigstens folgen, weit in den verkalkten Teil der Schale hinein verfolgen, in welchem sie stets zwischen der Kalkschicht und der äußeren Cuticula verlaufen. In einigen Fällen fand ich bei *Helix pomatia* im unverkalkten jüngsten Schalentheil an Stelle der Faserstränge entsprechend breite Züge von kürzeren und längeren spindelförmigen Körpern, die ich kaum für etwas anderes halten kann als für Gebilde, aus denen sich später die Fibrillen entwickeln (Fig. 31), zumal sie stellenweise ein ganz unzweideutiges Auswachsen in die Länge erkennen lassen. Ich werde später auf die mögliche Bedeutung dieser eigentümlichen Fibrillenzüge, die täuschend einem Strange fibrillären Bindegewebes gleichen, eingehen.

Das größte Interesse bietet nun offenbar die Untersuchung der Vorgänge, wie und in welcher Weise der Kalk weiterhin auf der Innenfläche der Cuticula abgelagert wird. Es erfolgt dies, wie man sich in jedem einzelnen Falle leicht überzeugen kann, immer erst in einigen Entfernung vom neugebildeten Rande der Schale bzw. des Periostracums, so daß wie bei den Lamelli-

branchiern normalerweise die Kalkabscheidung niemals frei auf der Oberfläche des Mantelepithels, sondern stets unter dem Schutze einer organischen, dicht anliegenden Membran (Cuticula) beginnt. Ich muß ausdrücklich erwähnen, daß die dabei zu beobachtenden Erscheinungen keineswegs immer so klar und deutlich hervortreten wie in dem speciellen Falle, den ich der folgenden Schilderung zu Grunde lege. Es kommt dabei offenbar sehr auf den zeitlichen und namentlich auf einen ungestörten Verlauf der Schalenbildung an.

Beobachtet man zunächst im gewöhnlichen durchfallenden Lichte, so erscheint die äußerste Grenze der Kalkschicht gekennzeichnet durch das Auftreten von sehr kleinen, runden Scheibchen, die zunächst äußerst blaß und schwach lichtbrechend sind; sie liegen dicht bei einander, sind aber doch durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt (Fig. 34). Selbst bei Anwendung starker Apochromate ist es nicht ganz leicht, über die eigentliche Struktur und Form dieser Gebilde Sicherheit zu gewinnen, namentlich im ersten Beginn ihres Auftretens. Man kann nur sagen, daß die Mitte jedes Scheibchens deutlich stärker lichtbrechend ist als der ganz blasse Rand, und daß dieser Unterschied mit der Vergrößerung der Scheibchen in einer etwas älteren Zone der Kalkschicht noch auffällender hervortritt. Bei hoher Einstellung erscheint die Mitte immer hellglänzend, bei tiefer dagegen dunkel. In der Folge wachsen nun diese Gebilde sowohl in die Fläche wie insbesondere auch in die Dicke. Sie bilden dann bald eine zusammenhängende Lage kleiner, flacher Warzen von eigentümlich körnigem Aussehen mit stärker lichtbrechendem Centrum und ziemlich unregelmäßigem Kontur. Vielfach machte es mir den Eindruck, als ob jedes solche Wäzchen aus mehreren neben- und übereinander gelagerten „Scheibchen“ gebildet würde, indessen konnte ich über diesen Punkt volle Sicherheit nicht gewinnen. Schließlich wird die „Warzenschicht“, wie ich diese anfängliche Kalkablagerung nennen will, so dick und damit so undurchsichtig, daß die Anwendung stärkster Vergrößerungen nicht mehr möglich ist. Schwächere Systeme liefern aber immer das Bild warziger, durch hellere Zwischenräume getrennter Gebilde von körnigem Aussehen. Daß die erste Anlage der Scheibchen in unmittelbarer Abhängigkeit von jenen Epithelzellen des Mantelrandes steht, welche der betreffenden Zone der jungen wachsenden Schale angeschmiegt sind, scheint mir ganz unzweideutig aus ihrer Form und Anordnung hervorzugehen. Weiterhin

macht es aber mehr den Eindruck, als ob die einmal gebildeten Scheibchen sozusagen als Krystallisationscentren wirkten, welche in ziemlich unregelmäßiger Weise durch Auflagerung von Substanz aus einem abgeschiedenen flüssigen Sekrete wachsen. Die Kleinheit der Gebilde, sowie die dichte Gruppierung derselben zu einer zusammenhängenden, ziemlich undurchsichtigen Kruste in einem noch ganz jungen Teil der Schale macht die Untersuchung in jedem Falle sehr schwierig.

Viel günstiger als am wachsenden Schalenrand älterer Schnecken liegen die Verhältnisse bei ganz jugendlichen Individuen unmittelbar nach oder noch vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Fig. 32 zeigt den jüngsten Rand der Kalkschicht des Gehäuses eines der Eischale entnommenen Exemplares von *Helix pomatia*. Man sieht, daß auch hier zunächst deutlich voneinander getrennte Plättchen angelegt werden, deren Dimensionen nur unverhältnismäßig größer sind als am wachsenden Schalenrande älterer Individuen. Es sind rundliche, aber nicht genau kreisförmig begrenzte, rosettenförmige Gebilde, welche, bei starker Vergrößerung untersucht, eine sehr eigentümliche Struktur erkennen lassen (Fig. 33). Bekommt man sie an einzelnen Stellen am äußersten Rande des Präparates im Profil zu Gesicht, so überzeugt man sich leicht von der flach-napfförmigen Gestalt der von der freien Fläche her etwas eingedrückten Kalkplättchen. Jedes derselben zeigt bei mittlerer Einstellung auf die Fläche einen anscheinend dichteren, hellen Kern und eine dunklere Randzone, welche letztere ein ganz eigentümliches, sozusagen poröses Aussehen zeigt, indem Teile von sehr verschiedenem Lichtbrechungsvermögen in ganz unregelmäßiger Weise miteinander abwechseln. Dunkle und ganz helle Punkte und Strichelchen, die manchmal eine ziemlich deutliche radiäre Anordnung erkennen lassen, geben dem Rande ein Aussehen, als wechselten Lücken mit festen Substanzpartien ab. Dieselbe Beschaffenheit kommt, wie man bei hoher Einstellung sieht, der ganzen freien Fläche der Plättchen zu. Senkt man dann den Tubus so weit, daß der helle Kern deutlich hervortritt, so erscheint die demselben entsprechende Fläche matt, aber sehr deutlich punktiert, als ob Fasern oder Fibrillen, die von der Basis der Plättchen nach der freien Oberfläche ausstrahlen, im optischen Querschnitt gesehen würden. In einiger Entfernung vom äußersten Rande der jungen Kalkschicht verschmelzen die einzelnen Plättchen völlig miteinander, doch bleiben die Grenzen zunächst noch deutlich sichtbar in Form ziemlich breiter, heller

Linien, durch welche im Verein mit den centralen hellen Kernflecken die ganze Schicht einer einfachen Lage von Plattenepithel, wenigstens bei einer gewissen Einstellung, sehr ähnlich wird. Diese Aehnlichkeit wird noch dadurch gesteigert, daß die einzelnen Plättchen sich gegeneinander mehr oder weniger polygonal abplatteten. Eine sehr auffallende Thatsache ist die zunehmende Verkleinerung der Plättchen in den etwas älteren Theilen der Schale; in dem Maße, wie die Plättchen sich dicht zusammenschließen, wird der Rand schmaler, so daß bei tiefer Einstellung die hellen Kernflecke sich fast unmittelbar berühren. Das ganze Bild dieser primären Kalkschicht wird aber schon in geringer Entfernung vom Rande sehr undeutlich, indem sich eine neugebildete Lage zartfaserigen Kalkes darüberlegt, deren Entstehung wahrscheinlich so aufzufassen ist, daß an die vorhandenen radiärfaserigen Plättchen der später abgelagerte Kalk sich derart angliedert, daß die einzelnen Fibrillen nunmehr in einer der Achse der Schalenwindungen parallelen Richtung angeordnet erscheinen, wodurch natürlich die ursprüngliche Plättchenstruktur mehr und mehr verwischt wird. Stellt man an einer solchen Stelle des jungen Schälchens tief ein, so tritt noch ganz deutlich die Mosaik der hellen Kernflecke hervor, während bei Einstellung auf die Oberfläche des Präparates die äußerst zarte, parallelfaserige Struktur der jüngsten Kalklagen sichtbar wird.

Bevor ich auf die weiteren Veränderungen dieser letzteren eingehe, dürfte es zweckmäßig sein, zunächst einiges über die physikalischen und chemischen Eigenschaften der „Plättchenschicht“ mitzuteilen.

Untersucht man ein geeignetes Präparat im polarisierten Lichte, so fällt sofort auf, daß nicht nur der kalkfreie Rand des Periostracums, sondern auch noch die Plättchenschicht zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage vollkommen dunkel bleibt und daher anscheinend einfach brechend ist. An der embryonalen Schale von *Helix pomatia* habe ich mich davon überzeugt, daß die großen Kalkplättchen am jüngsten Rande, im Profil (von der Kante) gesehen, im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes deutlich matt leuchtend erscheinen, und es beruht daher wohl ihre scheinbare Anisotropie bei Flächenansicht nur auf einem geringen Grade von Doppelbrechung. Bei Zusatz irgend einer Säure lösen sich die Plättchen rasch und

vollkommen auf, ohne daß sich auch nur die geringste Spur einer Gasentwicklung erkennen ließe. Sie stimmen in dieser Beziehung vollkommen überein mit den jüngsten Prismenanlagen der Lamellibranchier (wenigstens der Najaden), solange dieselben noch nicht doppeltbrechend sind.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der „Plättchenschicht“ des jungen wachsenden Schalenrandes von *Helix* bei Zusatz von Alkalien. Während Ammoniak auch in stärkster Lösung und bei beliebig lange fortgesetzter Einwirkung keinerlei Veränderungen hervorruft, treten solche bei Zusatz von starker Kali- oder Natronlauge sehr bald hervor und zwar in beiden Fällen in auffallend verschiedener Weise.

Kalilauge bewirkt schon nach wenigen Minuten die Entstehung reichlicher Mengen von höchst charakteristischen Krystallen in Form von dünnen, sechsseitigen Plättchen von sehr verschiedener und oft beträchtlicher Größe, welche teils von der Kante, teils von der Fläche zu sehen sind. Letzteren Falls muß man ihrer großen Dünne und Durchsichtigkeit wegen gut zusehen, um sie zu erkennen. Am dichtesten liegen die Krystalle immer im Gebiete der jüngsten Kalkschicht angehäuft, und in einem gewissen Stadium der Einwirkung findet man sie überhaupt nur dort. Ueber dem noch gar nicht verkalkten Cuticularrand der jungen Schale findet man sie entweder gar nicht oder doch nur ganz vereinzelt. Häufig lassen sich ganz deutlich zwei Lagen von Krystallen unterscheiden, eine tiefere, unmittelbar der Schaleninnenfläche aufliegende und eine etwas höhere, in welcher die Krystalle anscheinend ganz frei innerhalb der Zusatzflüssigkeit schwimmen. Da sie aber bei Druck auf das Deckglas nicht ohne weiteres flottieren und auch nur im Bereich des Präparates vorgefunden werden, so scheint es, daß sie in einer etwas zähen, vielleicht schleimigen, offenbar aus der Lösung gewisser Schalenbestandteile hervorgegangenen Substanz eingeschlossen liegen, aus der sie auch auskrystallisieren. Von der Kante gesehen, erscheinen die Plättchen stark doppeltbrechend (hell zwischen gekreuzten Nicols); von der Fläche betrachtet, bleiben sie dunkel im dunklen und hell im hellen Gesichtsfelde bei jeder Lage.

Sehr bemerkenswert ist der Umstand, daß die große Mehrzahl der Plättchen so steht, daß sie immer von der Kante gesehen werden. Läßt man ein solches Präparat längere Zeit stehen (1 bis

2 Stunden), so treten an den hexagonalen Plättchen eigentümliche Veränderungen auf. Zunächst erscheinen dieselben vollkommen durchsichtig und homogen, nach und nach aber trüben sie sich, gewinnen ein feinkörniges Aussehen (wie bestäubt), und zwar meist nicht gleichmäßig über die ganze Fläche, so daß helle Streifen und Inseln entstehen, und das Plättchen, von der Fläche gesehen, wie gefaltet oder zerknittert aussieht. Dann bilden sich zunächst vereinzelt, später aber an zahlreichen Stellen stark doppelbrechende Büschel, welche anscheinend aus Nadeln gebildet sind, die sich ähnlich, wie es beim Tyrosin der Fall ist, im Mittelpunkte durchkreuzen. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich jedoch, daß es sich nicht sowohl um Nadelbüschel handelt, als vielmehr um Aggregate derselben Plättchen, wie sie anfangs einzeln auftreten, die sich nun so durchsetzen, daß sie, von der Kante gesehen, jenes Bild von Doppelbüscheln oder parallelen Nadelbündeln vortäuschen.

Nicht selten erscheinen einzelne größere Plättchen hohl-schalenartig gekrümmt, so daß in Profilansicht das Bild eines Halbmondes entsteht. In den nicht gerade häufigen Fällen, wo Plättchenaggregate von der Fläche gesehen werden, bieten sie das Bild mehrerer ineinander liegender Sechsecke. Endlich kommen bei längerer Einwirkung von Kalilauge auch Aggregate von flach übereinander liegenden Plättchen von der Gestalt sphärischer Dreiecke vor.

Von ganz besonderer Schönheit erscheint der ganze geschilderte Krystallisationsprozeß, wenn es sich um den Schalenrand ganz junger, im Wachstum begriffener Schnecken handelt. Fügt man an den Rand eines solchen KOH-Präparates einen Tropfen Glycerin, so schreitet die Krystallbildung immer noch fort und man kann sie tagelang erhalten. Es entstehen dann große Drusen von Platten, die übereinander geschichtet liegen. Spült man nun mit Alkohol absol. ab und setzt Wasser zum Präparate, so vollzieht sich in Kürze eine merkwürdige Umkrystallisation. Alle Plättchen und Büschel von solchen zerfallen in kleine, sehr stark lichtbrechende, rundliche oder undeutlich rhomboëdrische Kryställchen, welche oft täuschend wie Fetttröpfchen aussehen.

Es muß besonders betont werden, daß, wie schon erwähnt, die jüngste Zone der Kalkschicht immer isotrop ist, während die durch Kalilauge daraus hervorgehenden Krystalle und namentlich

die durch Wasserzusatz erzeugten Zerfallsprodukte stark doppeltbrechend erscheinen, sich jedoch in Säuren ebenfalls ohne Gasentwicklung lösen.

Auch bei Zusatz von starker Natronlauge bilden sich unter allmählicher Lösung der Plättchenschicht stark lichtbrechende Kryställchen in größter Menge; die Form derselben ist aber nur selten die regelmäßig sechseckiger Plättchen, meist sind es kurze, dicke, anscheinend rhombische Tafelchen, bisweilen auch oktaederähnliche Krystalle.

Die Entstehung der eben beschriebenen, überaus charakteristischen Krystalle bei Einwirkung von Kali- oder Natronlauge auf die junge, eben gebildete Schalensubstanz beweist ohne weiteres, daß es sich hier nicht um eine primäre Ablagerung von Calciumkarbonat handeln kann, sondern daß ein anderes Kalksalz diesem offenbar vorausgeht. Meine Vermutung, daß die Scheibchen der primären Kalkschicht bei Gastropoden aus Calciumphosphat (Dicalciumphosphat, CaHPO_4) bestehen, hat sich bei weiterer Untersuchung als richtig erwiesen.

Setzt man zu einigen Kryställchen von ganz reinem Dicalciumphosphat einen Tropfen Kalilauge, so sieht man in kürzester Zeit dieselben charakteristischen hexagonalen Plättchen entstehen, wie sie auch am Schalenrande von *Helix* sich entwickeln, und zwar genau in der gleichen Weise. Zunächst vereinzelt, bilden sich später bei längerer Einwirkung der Lauge zahlreiche Gruppen von Tafelchen in Form von dicken Büscheln und Bündeln. Bei Zusatz von Wasser nach Abspülen der Lauge mit Alkohol beginnt alsbald dieselbe oben beschriebene Umkrystallisation, und die Plättchen zerfallen unter Bildung runder, stark lichtbrechender Kügelchen, die sich oft zu zweien oder viere zusammenlegen und semmel- oder hantelförmige Gebilde darstellen. Behandelt man trockenes, krystallisiertes Dicalciumphosphat (das von mir benützte Präparat war von Dr. König u. Co. in Leipzig als Calcium phosphor. puriss. bezogen), statt mit Kalilauge, mit einer gesättigten Lösung von Kaliumkarbonat, so entwickeln sich auch bei stundenlanger Einwirkung niemals jene Krystallformen, ebensowenig bei tagelangem Zusammenbringen mit Ammoniumkarbonat. Dagegen ist wieder die Wirkung von Natronlauge höchst charakteristisch.

Die durchsichtigen Platten des Calciumphosphates nehmen dann fast momentan eine eigentümliche Zeichnung an, indem sich ein gekreuztes Streifensystem entwickelt, welches offenbar durch eine in ganz bestimmten Richtungen erfolgende Ausscheidung kleiner, tafelförmiger Kryställchen in dem ursprünglichen großen Krystall bedingt wird. Außerdem entstehen bei längerer Einwirkung vereinzelt durchsichtige, ziemlich große Krystalle, welche sechseckige Platten oder häufiger oktaëderartige Gebilde mit abgerundeten Kanten und Ecken darstellen. Etwas anders verläuft die Reaktion, wenn die Natronlauge langsamer einwirkt, indem man dem in Wasser eingedeckten Präparat von Dicalciumphosphat seitlich die Lauge zufließen läßt. Es bilden sich dann an Stelle der ursprünglichen Krystallplatten und zum Teil innerhalb derselben, in deutlich sichtbaren Höhlungen, stark lichtbrechende (auch doppeltbrechende) Krystallkörner von meist undeutlich rhombischem Umriß, welche sehr jenen gleichen, die durch Behandlung der hexagonalen, durch Kalilauge erhaltenen Täfelchen mit Wasser entstehen.

Es lag zunächst nicht in meiner Absicht, auf die rein chemische Frage nach der Natur der anscheinend noch nicht näher studierten Verbindungen einzugehen, welche sich unter den erwähnten Umständen bei Behandlung von Dicalciumphosphat mit Alkalilaugen bilden (vergl. hierüber HUPPERT, Analyse des Harnes, 1898, S. 33, und LIEBLEIN, in Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XX, 1894). Es genügte mir vielmehr, daß es sich hier, wie aus dem Folgenden hervorgeht, um eine mikrochemische Reaktion von außerordentlicher Empfindlichkeit handelt, welche es ermöglicht, noch kleinste Mengen von Calciumphosphat mit aller Sicherheit nachzuweisen.

Ich habe mich selbstverständlich nicht darauf beschränkt, nur auf diesem einen Wege das Vorhandensein von phosphorsaurem Kalk in der jungen Schneckenschale nachzuweisen.

Bringt man ein Stückchen des neugebildeten Schalenrandes oder überhaupt der Schale eines sehr jungen Individuums irgend einer *Helix*-Art (ebenso verhält sich *Lymnaeus*) auf einen trockenen Objektträger und fügt ein Tröpfchen einer Lösung von Ammoniummolybdat in Salpetersäure (halbverdünnte Säure in der Hitze mit Ammoniummolybdat gesättigt und filtriert) dazu, so bilden sich schon in der Kälte sehr schöne Krystalle von Ammoniumphosphormolybdat in Form von gelben Körnern verschiedener

Größe (vergl. BEHRENS, Mikrochem. Analyse, S. 112 und 165). Noch leichter läßt sich der reiche Gehalt der jungen neugebildeten Schalensubstanz an Phosphorsäure durch Bildung von Trippelphosphat erweisen. Betupft man das zu untersuchende Schalenstückchen mit Salzsäure oder Essigsäure bis zur völligen Auflösung des Kalkes, bringt dann einen Tropfen ammoniakalischer Lösung von Ammoniumchlorid dazu und verbindet nun ein danebengesetztes Tröpfchen einer Magnesiumsulfatlösung durch eine StraÙe mit jenem, so bilden sich fast sofort (oder bei erheblicher Verdünnung nach einiger Zeit) Krystalle von Trippelphosphat. Bei großem Ueberschuß von NH_3 entstehen büschelige Aggregate oder einzelne schmale, prismatische Krystalle (vergl. HAUSHOFER, Mikroskopische Reaktionen, Braunschweig 1885).

Ich habe natürlich auch junge Prismenanlagen von *Anodonta* in gleicher Weise auf ihre chemische Natur geprüft und fand meiner Erwartung entsprechend, daß auch hier der Hauptsache nach zunächst phosphorsaurer Kalk abgelagert wird, dem sich erst im weiteren Verlauf der Entwicklung Calciumkarbonat beigesellt.

Es besteht somit keinerlei Zweifel, die zuerst abgelagerten Kalkgebilde der jungen Schale bestehen nicht aus kohlensaurem, sondern aus phosphorsaurem Kalk, und zwar, wie es scheint, fast nur aus solchem. Erst ganz allmählich beginnt zunächst spärlich, dann immer reichlicher die Ablagerung von Calciumkarbonat, womit das Auftreten von Doppelbrechung durchaus Hand in Hand geht. Man hat daher in der Untersuchung im polarisierten Lichte ein sehr bequemes Mittel, um den Zeitpunkt bzw. den Ort des Erstauftretens von kohlensaurem Kalk zu bestimmen.

Sehr eigentümlich verhält sich in dieser Beziehung die embryonale Helixschale. Schon bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte fällt auf, daß die ganze Fläche einschließlich des äußersten Randes mit stark lichtbrechenden, unregelmäßig geformten Körperchen von sehr verschiedener Größe übersät ist, welche über und zwischen den Plättchen aus Calciumphosphat liegen und im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes hell aufleuchten. Sie lösen sich bei Zusatz einer Säure unter Gasentwicklung und bestehen daher sicher aus kohlensaurem Kalk. Es wurde schon oben erwähnt, daß sich in einiger Entfernung vom Rande über die Phosphatplättchen eine Schicht feinfaserigen Kalkes abgelagert, wo-

durch die Innenfläche der Schale ein äußerst zartstreifiges Aussehen gewinnt. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man diese „Faserschicht“ zunächst nur ganz blaß aufleuchten; weiterhin wird die Doppelbrechung und damit die Helligkeit stärker, und man erkennt nun auch ganz deutlich, wie sich allmählich aus der zunächst ziemlich gleichförmigen, matt schimmernden Fasermasse jene für die äußere Schalenlage von *Helix* so charakteristischen Stalaktitenformen differenzieren. Etwas verschieden gestaltet sich die Entwicklung derselben am wachsenden Schalenrande älterer Schnecken.

Das, was unter diesen Umständen in erster Linie auffällt, ist die Thatsache, daß das Calciumkarbonat von einer bestimmten Zone des Schalenrandes ab nicht gleichmäßig, sondern diesem parallel in Streifen abgelagert wird, deren wechselnder Gehalt an kohlensaurem Kalk sich außerordentlich scharf durch die verschiedene Helligkeit zwischen gekreuzten Nicols verrät (Fig. 18).

In Bezug auf die Form der neuentstehenden anisotropen Kalkgebilde ist zu erwähnen, daß die oft betonte Aehnlichkeit mit Stalaktiten schon gleich im ersten Beginn der Bildung deutlich hervortritt, nur sind dieselben anfangs sehr klein und nur mit starken Systemen erkennbar. Jede folgende, im dunklen Gesichtsfelde leuchtende Zone zeigt sie dann weiter entwickelt, länger, reicher verzweigt und zugleich stärker doppeltbrechend.

Häufig finden sich neben den regulären Stalaktitenanlagen am jungen wachsenden Schalenrand auch kleine, im polarisierten Lichte leicht als solche erkennbare Sphäriten, entweder vereinzelt oder gruppenweise vereint. Namentlich dann, wenn während des „Bauens“ Störungen des Tieres eintreten, die vielleicht sogar zur Lösung des Mantelwulstes vom Schalenrande führten, bilden sich nachher immer Sphäriten in größerer Zahl.

Wenn man die mitgeteilten Erfahrungen über das normale Wachsen der Schale vom Mantelrande aus zusammenfaßt, so ergibt sich als wichtigstes Resultat die streng gesetzmäßige Aufeinanderfolge chemisch und physikalisch verschiedener Zonen in der Richtung vom Rande nach hinten, gerade wie dies in nicht minder scharf ausgeprägter Weise bei den Lamellibranchiern der Fall ist. Es scheint hier in beiden Fällen kaum eine andere Erklärung denkbar als die, daß in derselben Richtung funktionell

verschiedene Zonen des Mantelepithels vorhanden sind, als deren Produkt jene Schalenabschnitte anzusehen wären. Für *Helix* verdanken wir LONGE und MER einige Angaben über den Bau des Mantelrandes (Compt. rend., Tome XC, 1880, p. 883) und die Beziehungen verschiedener Teile desselben zu verschiedenen Schalenschichten.

Später (1892) hat dann MOYNIER DE VILLEPOIX eine sehr genaue Beschreibung der Epithelformationen am Mantelrande von *Helix aspersa* geliefert und die genetischen Beziehungen derselben zu bestimmten Zonen des wachsenden Schalenrandes in durchaus zutreffender Weise geschildert. Indem ich bezüglich der Details auf die mehrfach citirte ausgezeichnete Arbeit verweise, sei nur unter Hinweis auf die MOYNIER's Abhandlung entlehnte Fig. 36 bemerkt, daß das Periostracum ähnlich wie bei den Lamellibranchiern in einer spaltförmigen tiefen Einsenkung des Mantelrandes entspringt, deren Epithelauskleidung die organische Substanz der Cuticula secerniert.

Vom Rande der oberen Lippe dieser den ganzen Mantelrand umziehenden Spalte erstreckt sich nach rückwärts ein dickes Polster sehr in die Länge gezogener, flaschenförmiger Zellen von durchaus drüsigem Charakter, deren Gesamtheit den gelblich-weißen Randwulst des Mantels bildet („bandelette palléale“ MOYNIER). Das Plasma des Zellkörpers ist durchsetzt von zahlreichen, ziemlich groben Granulationen, welche in Essigsäure ohne Gasentwicklung löslich sind; bei Zusatz von Ammoniumoxalat entstehen charakteristische Oktaëder von Kalkoxalat. MOYNIER ist daher der Meinung, daß es vorzugsweise diese Zellen sind, welche die Kalkablagerung vermitteln.

Die Struktur der neugebildeten Schalensubstanz hat MOYNIER nicht näher untersucht. Er erwähnt das Festhaften des Periostracums in jener Spalte des Mantelrandes und spricht von einer Auflagerung krystallinischer Kalkplatten an der Innenseite der etwas älteren Partien des Periostracums. („En arrachant avec précaution le bord de la coquille, on voit que l'extrémité de la mince membrane du périostracum est enclavée dans une fine gouttière qui règne tout le long du collier et avec laquelle elle ne contracte aucune adhérence. Une préparation dans la glycérine de la jeune coquille ainsi détachée et examinée, la face interne en-dessus, sous un faible grossissement, présente l'aspect suivant: La partie la plus mince qui forme le bord enclavé dans la gout-

tière palléale est constituée par une très fine membrane anhiste; mais dans la région attenante à la coquille de l'année précédente, se dessine un réseau de lignes noires, tantôt lâche, tantôt serré. Ce ne sont que des lignes de séparation de plaques cristallines calcaires comme le démontrent l'action des acides faibles et l'examen dans la lumière polarisée.“) Das gesamte Mantelepithel jenseits des Randwulstes beteiligt sich dann an der Bildung der der Perlmutter-schicht entsprechenden inneren Kalklage (Blätterschicht).

Der Auffassung von LONGE und MER gegenüber, welche das Periostracum als ein Drüsensekret betrachten, muß betont werden, daß der unverkalkte Rand jedes in normaler Weise neugebildeten Schalenteiles, wie oben schon erwähnt wurde, eine ganz deutliche polygonale Felderzeichnung erkennen läßt, die an geeigneten Präparaten noch weithin unter der Kalkschicht sichtbar ist und auch nach Entkalkung an der jugendlichen Cuticula überall hervortritt. Daß es sich hier um ein seinem Wesen und seiner Entstehung nach ganz analoges Strukturverhältnis handelt, wie in zahllosen Fällen bei der aus Chitin bestehenden Cuticula der Arthropoden, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Jedes Feldchen stellt den Abdruck einer Zelle dar, und der zugehörige Flächenbezirk der Cuticularmembran ist als das erstarrte Sekret einer solchen aufzufassen. So läßt es sich auch leicht verstehen, warum gerade während der Zeit des Schalenwachstums der Mantelrand mit der neugebildeten Cuticula verhältnismäßig fest zusammenhängt, so daß es eines viel stärkeren Reizes bedarf, um eine Lösung und Zurückziehung derselben zu bewirken, als es sonst der Fall ist. Was nun aber die erste Ablagerung von Kalk betrifft, so scheinen LONGE und MER zu glauben, daß die rundlichen Scheibchen, welche, wie gezeigt wurde, aus Calciumphosphat bestehen und nicht weit vom Rande eine zusammenhängende Schicht bilden, fertig gebildet in gewissen Zellen des Mantelrandes (in dem „organ épithélial“) liegen und dann an die Innenfläche der Cuticula ausgeschieden werden. Ich habe mich davon in keiner Weise überzeugen können und glaube vielmehr, daß jene Scheibchen erst nachträglich aus einem flüssigen Sekret entstehen oder, wenn man will, auskrystallisieren, welches in bestimmter Zusammensetzung von gewissen Epithelien des Mantelrandes geliefert wird, die räumlich von jenen gesondert liegen, deren Funktion die Bildung

der rein organischen Cuticula (des Periostracums) ist. Die Verteilung der erstgebildeten Scheibchen an der Innenfläche dieser letzteren scheint dafür zu sprechen, daß jedem Scheibchen eine bestimmte Zelle entspricht, als deren Produkt jenes zu betrachten wäre. Indessen lassen sich hier, wie auch bei der in ganz ähnlicher Weise vor sich gehenden Bildung der jungen Prismenanlagen der Lamellibranchierschale, gewichtige Einwände erheben. Zunächst vergrößern sich die Scheibchen weiterhin sehr bedeutend in allen Dimensionen und zwar nicht gleichmäßig, sondern so, daß ziemlich unregelmäßig begrenzte Plättchen oder drusige und warzenförmige Gebilde daraus hervorgehen. Wir sehen aber bei echten Cuticularbildungen stets eine gewisse Uebereinstimmung der Form zwischen der Zelle oder Zellgruppe und dem von ihr erzeugten Produkt. Dies gilt nicht nur in dem Falle, wenn das cuticulare Gebilde dauernd mit den zugehörigen Zellen in Verbindung bleibt, sondern ebenso auch dann, wenn später eine völlige Trennung erfolgt. Für diesen letzteren Fall sei hier nur an die Bildungsgeschichte der Radula der Schneckenzunge mit ihren höchst kompliziert gebauten Zahnchen erinnert. In Bezug auf die Prismen der Lamellibranchierschale war es namentlich ihre regelmäßige polygonale Form, welche schon die ersten Beobachter zu der Annahme einer „Zellenstruktur“ veranlaßte. Es stellte sich aber bald heraus, daß es sich hier nur um die Folge gegenseitiger Abplattung von Kalkgebilden handelt, welche außerhalb der sehr kleinen Zellen durch Apposition neuer sich angliedernder Substanzteilchen wachsen und sich schließlich zu Körpern entwickeln, deren Größe in gar keinem Verhältnis zu den offenbar nur gelöstes Material liefernden Epithelzellen steht. Ein ebensolches Mißverhältnis besteht aber auch zwischen den primär abgelagerten Phosphatplättchen der embryonalen *Helix*-Schale und den ihre Bildung unzweifelhaft vermittelnden Mantelepithelien. Will man also nicht bestimmte größere Gruppen von Zellen als jedem einzelnen Plättchen zugeordnet annehmen — und auch dagegen spricht die unregelmäßige Form der Kalkgebilde — so bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, daß dieselben sich aus einem von den Zellen ausgeschiedenen Sekret nachträglich durch eine Art von Krystallisationsprozeß gebildet haben.

Wollte man aber trotz alledem die kleinen Phosphatplättchen des wachsenden Schalenrandes ihrer Form und Anordnung nach als bestimmt durch die unterliegenden Zellen des Mantel-

randes ansehen, so könnte man dies vielleicht noch für die allerersten Entwicklungsstadien zugeben, sicher aber nicht mehr für die später wahrscheinlich auf Kosten ihrer Substanz entstehenden stalaktitenförmigen Gebilde, sowie für die fibrillär gebauten Platten der Blätterschichten in der Schale von *Helix* sowie der meisten anderen Gastropoden.

So sicher es daher feststeht, daß die organische Grundmembran, die spätere Cuticula der Schale, bei *Helix* eine durch die absondernde Zellschicht in allen Einzelheiten geformte echte und typische Cuticularbildung darstellt, so wenig kann solches bezüglich der späteren Kalkauflagerungen als bewiesen oder auch nur wahrscheinlich gelten.

Die eben entwickelte Anschauung wird, wie mir scheint, noch wesentlich gestützt, wenn man die wahrscheinliche Bedeutung gewisser schon früher erwähnter Strukturverhältnisse des jungen, rein cuticularen Schalenrandes berücksichtigt. Es wurde gezeigt, daß derselbe in sehr regelmäßiger Weise längsgefaltet ist und daß innerhalb der so gebildeten nach innen offenen Hohlrinnen sich eigentümliche Faserstränge entwickeln, welche Zügen von fibrillärem Bindegewebe täuschend ähnlich sehen und Tinktionsflüssigkeiten vom Rande her weit hinauf zwischen Kalkschicht (Stalaktitenschicht) und Cuticula zu leiten vermögen. In anderer Weise läßt sich wenigstens das Auftreten sehr regelmäßiger, gefärbter, die Fortsetzung jener Randfalten bildender Längsstreifen auch innerhalb des schon verkalkten Teiles des neugebildeten Schalenrandes nicht wohl erklären. Weder von außen durch die Cuticula, noch von innen her durch die ununterbrochene Kalkschicht ist ein Vordringen der Tinktionsflüssigkeit bis zu den zwischen beiden liegenden Fasersträngen möglich; wohl aber kann dies vom Rande her durch Kapillarität geschehen.

Vergleicht man ein Stück ausgebildeter Schale von *Helix pomatia* mit schon völlig entwickelter Innenschicht (Blätterschicht) und andererseits ein Stück älterer, in früheren Jahren gebildeter Schalensubstanz, so fällt die sehr verschiedene Dicke beider Bruchstücke auf den ersten Blick auf. Der Unterschied ist nicht allein darauf zu beziehen, daß die innere farblose Blätterschicht im ersteren Falle noch weniger mächtig ist, sondern es ist auch die äußere Stalaktitenschicht in älteren Abschnitten des Gehäuses sehr merklich dicker als in dem ein-

jährigen neugebildeten Teil. Es muß daher die Möglichkeit einer Substanzzunahme der Außenschicht auch noch nach Ausbildung einer kontinuierlichen Lage der inneren Blätterschicht gegeben sein, d. h. also unabhängig von einer direkten Berührung mit dem Mantelepithel. Ich bin nun der Meinung, daß dies in der Weise geschieht, daß ein von Epithelzellen des Mantelrandes geliefertes Sekret von entsprechender Zusammensetzung durch Vermittelung jener Faserstränge verhältnismäßig weit hinaufgeleitet wird, sich zwischen Cuticula und Stalaktitenschicht kapillar ausbreitet und auf diese Weise eine Zeit lang neues Material zur Vergrößerung resp. Vermehrung der betreffenden Kalkgebilde liefert.

B. Die Regeneration der Schale bei *Helix*.

Wenn man die zuletzt besprochene Auffassung für berechtigt hält, so möchte es scheinen, als sei damit die alte, in neuerer Zeit hauptsächlich von NATHUSIUS VON KÖNIGSBORN und F. MÜLLER verteidigte Lehre von einem Wachstum der Molluskenschalen durch „Intussusception“ wieder in ihre Rechte eingesetzt; indessen sieht man leicht, daß dies doch nur in einem sehr beschränkten Sinne der Fall sein würde. Im Grunde handelt es sich ja gar nicht um eine Einlagerung neuer Substanzteilchen in die Schale, nicht um ein „inneres Wachstum“ derselben, sondern thatsächlich nur um eine Dickenzunahme durch Apposition, wobei der Vorgang sich hier an der äußeren Seite der Kalkschichten in genau derselben Weise unter Vermittelung eines von bestimmten Zellen gelieferten Sekretes abspielt, wie es sonst an der Innenfläche geschieht. Man kann sogar sagen, daß, wenn sich das Dickenwachstum der jungen neugebildeten Schale wirklich von beiden Seiten her vollzieht, die Sekretionstheorie nur um so fester begründet sein würde.

Alles, was bisher über die Bildung der Kalkschichten bei normalem Wachsen der *Helix*-Schale mitgeteilt wurde, bezieht sich fast ausschließlich auf die äußerste Lage der Stalaktitenschicht, die am Schalenrande der Beobachtung von ihren ersten Anfängen ohne weiteres zugänglich ist.

Viel schwieriger läßt sich schon die Entstehung der nächstfolgenden, etwas weiter vom Rande entfernt beginnenden inneren Stalaktitenlage verfolgen, da ihre ersten Anfänge nur undeutlich

zu erkennen sind, indem die äußere Stalaktitenschicht mit ihren dem Windungsverlauf des Gehäuses parallelen Elementen bei Betrachtung von außen her darüber, anderenfalls aber darunter liegt. Man sieht nur, daß die fertig entwickelten Stalaktiten, deren Richtung die der primär angelegten ziemlich rechtwinklig kreuzt, wie diese aus sehr kleinen, zunächst rundlichen Scheibchen hervorgehen, welche sich bald in der entsprechenden Richtung strecken und dann immer mehr in die Länge wachsen. Viel besser als bei *Helix* läßt sich diese zunehmende Vergrößerung und Streckung ursprünglich rundlicher Kalkgebilde an der inneren Schicht einer jungen *Lymnaeus*-Schale beobachten (Fig. 35). Hier sind die einzelnen Elemente wie die Steine eines Geduldsspieles zackig ineinander gefügt, und man kann mit einem Blick die ganze Reihenfolge der Entwicklung überschauen, wobei wieder die allererste Anlage von absondernden Zellen direkt beeinflußt wird, während das weitere Wachstum und die schließliche Ausgestaltung zu langgestreckten, verzweigten Kalkkörpern zweifellos als ein Vorgang anzusehen ist, der im Wachsen von Krystallen seine nächste Analogie findet. Ich hoffte, gerade über die Bildung der noch ungleich größeren, sonst aber gleich geformten Strukturelemente der inneren Blätterschichten bei *Helix* durch ein genaueres Studium der Regeneration von Schalensubstanz an verletzten Stellen Aufschluß zu erhalten, und bin hierbei auf eine Reihe von Thatsachen gestoßen, die, wie ich glaube, für die ganze Auffassung des Prozesses der Schalenbildung nicht ohne Bedeutung sind.

Bekanntlich hat schon RÉAUMUR (1709) solche Regenerationsversuche angestellt. Er brach aus der Schale von *Helix*-Arten kleine Stücke heraus und legte an diesen Stellen Lättchen feinen Leders auf das Tier: neue Schalensubstanz bildete sich unter diesen Lättchen, also zwischen ihnen und der Mantelfläche des Tieres und konnte daher weder von außen hinzugetreten, noch auch durch ein Wachstum der alten Schale erzeugt sein. Hierauf gestützt, faßte RÉAUMUR die Schale als eine Exkretion der Mantelfläche, besonders des Mantelrandes auf, die, einmal gebildet, wie ein toter, unorganisierter Körper auf dem Tiere liegt. Eine genauere histologische Untersuchung solcher regenerierter Schalenteile fehlte bis auf die allerneueste Zeit gänzlich und sind eigentlich nur die Angaben von MOYNIER DE VILLEPOIX (1892) über Schalenregeneration bei *Anodonta* und bei *Helix aspersa* zu nennen, auf die ich im folgenden noch wiederholt zurückkommen werde.

Eine 1898 erschienene Arbeit von G. PARAVICINI (Note sulla rigenerazione della conchiglia di alcuni Gasteropodi, in: Atti d. Soc. ital. d. Sc. nat., V. 38) war ich leider ebensowenig in der Lage einzusehen zu können, wie STEMPPELL, der dieselbe in seiner verdienstvollen Litteraturübersicht (Biol. Centralbl., Bd XX, 1900, S. 741) citiert.

Bricht man bei einer ausgewachsenen *Helix pomatia* im Frühsommer zur Zeit der energischsten Lebensthätigkeit in einiger Entfernung vom Rande ein Stück der Schale aus, so bedeckt sich schon nach wenigen Stunden die bloßliegende Manteloberfläche mit einem zunächst ganz zarten und weichen Häutchen, welches jeder Form- und Lageveränderung des Mantels folgt und nur ganz lose aufliegt. Entfernt man es möglichst sorgsam und entfaltet es nach Thunlichkeit in Wasser, so überzeugt man sich sofort schon bei schwacher Vergrößerung, daß das Häutchen, welches außerordentlich leicht einreißt, nicht bloß aus organischer Substanz besteht, sondern Kalkkörperchen teils einzeln, teils in Gruppen vereint in großer Zahl eingelagert enthält. Dieselben zeigen außerordentlich verschiedene Form und Größe, charakterisieren sich aber in ihrer Gesamtheit als Sphäriten. Um das erste Auftreten dieser im wesentlichen aus Calciumkarbonat bestehenden Gebilde genauer untersuchen zu können, empfiehlt es sich, ihre Bildung nicht an der freien Manteloberfläche, sondern an der Innenfläche eines über die Schalenlücke gedeckten Glasplättchens geschehen zu lassen. Ich benutzte in der Regel konvex gekrümmte, ganz dünne Lamellen, wie sie durch Zerblasen einer ganz dünnen Glaskugel leicht gewonnen werden. Die Ränder lassen sich ohne Schwierigkeit an der Außenfläche der Schale luftdicht ankitten, so daß ein durchsichtiger künstlicher Verschuß der Schalenlücke gebildet wird, an dessen Innenfläche nun die Kalkablagerung stattfindet. Beim späteren Abheben des Glasplättchens löst sich zwar zum Teil die Kalkdecke, gerade die jüngsten Partien haften aber so fest, daß sie in völlig normaler Lage fixiert werden können. An solchen Stellen sieht das Glasplättchen wie behaucht aus; bei stärkerer Vergrößerung erkennt man am äußersten Rande einer solchen Sphäritenkolonie winzige, an der Grenze der Sichtbarkeit stehende rundliche oder längliche Körperchen, die dann allmählich zu spitzweckigen Formen auswachsen. Ich habe unter den ersten Entwicklungsstadien kaum jemals kreisrunde (scheibenförmige oder kugelige) Sphäriten gefunden. Auch wenn die Kalkkörper schon eine ziemlich beträcht-

liche Größe erreicht haben, zeigen sie noch immer die Form von Doppelsemmeln, in der Mitte etwas eingeschnürt, an beiden Enden stumpf abgerundet. Indem dann schließlich die mediane Einschnürung tiefer einschneidet, die beiden Hälften aber sich immer mehr verbreitern und fächerartig entfalten, entstehen schließlich Formen, wie sie in Fig. 36 dargestellt sind, welche ihre Sphäritennatur durch eine zarte radiäre Streifung schon im gewöhnlichen Lichte verraten.

Untersucht man im polarisierten Lichte zwischen gekreuzten Nicols, so erscheinen alle die genannten Körperchen helleuchtend auf dem dunklen Grunde des Gesichtsfeldes, wenn ihre Längsachse mit den Polarisationsebenen einen Winkel von 45° bildet.

Indem sich zwischen und über den zuerst gebildeten sphärischen Körperchen später immer neue entwickeln, entsteht schließlich eine völlig zusammenhängende Kalkschicht, in welcher zahllose kleine Sphäriten ganz regellos durcheinander liegen, als selbständige Individuen noch leicht erkennbar. Zwischen gekreuzten Nicols wird der Anschein einer gewissen Regelmäßigkeit der Gruppierung dadurch hervorgerufen, daß bei jeder Lage des Präparates immer nur diejenigen Körperchen leuchtend hervortreten, deren lange Achsen entweder nach der einen oder anderen Seite unter einem Winkel von 45° geneigt sind.

Es entsteht auf diese Weise der Eindruck eines netzartigen Gefüges von rechtwinklig zu einander gelagerten Sphäriten.

Bricht man bei einer „bauenden“ *Helix pomatia* ein Stück des Schalenrandes heraus oder löst man den ganzen neugebildeten Rand ab, so erfolgt ebenfalls zunächst eine sozusagen irreguläre Ablagerung von Kalkkarbonat in Form von sehr verschieden gestalteten kleinen und kleinsten Sphäriten. Dieselben sind häufig ganz regelmäßig kreisrund und liegen an manchen Stellen so dicht beisammen, daß sie eine fast geschlossene Schicht bilden. Im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes bieten solche Partien ein wunderbar zierliches Bild dar, wie es in Fig. 37 wiederzugeben versucht wurde. Viel häufiger entstehen dadurch, daß die einzelnen Sphäriten sich durch gegenseitige Berührung in ihrer Formentwicklung beeinflussen, mannigfach deformierte Kalkgebilde, die aber ihren sphäritischen Charakter noch ganz unverkennbar durch vielfach verzerrte und lückenhafte Kreuzfiguren bei Untersuchung im polarisierten Lichte verraten. Oft sieht eine solche neugebildete Kalkschicht aus wie ein Trümmer-

feld zahlloser, wirr durcheinander geworfener kleiner Kalkscherben von ganz unregelmäßiger Gestalt. Die Größe derselben wechselt innerhalb außerordentlich weiter Grenzen. Während an solchen Stellen (deren kompliziertes Gefüge läßt sich durch die Zeichnung kaum wiedergeben) die Verschiedenheit der feineren Struktur der neuen Kalkschicht von jener der normal gebildeten primären Stalaktitenlage auf den ersten Blick hervortritt, hat man es an anderen Stellen desselben Präparates unzweifelhaft mit solchen normalen Kalkgebilden zu thun. Ob das eine oder das andere der Fall ist, hängt offenbar in erster Linie davon ab, welcher Teil des Mantelrandes bei der Bildung der betreffenden Schalenpartie beteiligt war. Stets erfolgt, wenn es sich um eine Ausbesserung des Gehäuserandes handelt, bei welcher naturgemäß der Mantelwulst die wesentlichste Rolle spielt, nicht nur eine Neubildung der Kalkschicht, sondern vor allem auch eine solche des *Periostracums*, an dessen Innenfläche jene erst abgelagert wird.

Untersucht man eine etwas ältere Kalkschicht, wie sie sich im Verlauf von etwa 2—4 Tagen als schon ziemlich feste Decke über einer Bruchöffnung der Schale bildet, so findet man dieselbe nicht in allen Fällen gleich gebaut. Es richtet sich das Aussehen der äußersten Lage im wesentlichen danach, ob das Tier während der Bildung der jungen Kalkschicht ruhig und ungestört blieb oder ob durch heftigere Bewegungen der Manteloberfläche wiederholte Knickungen und Brüche mit immer neuen Ausbesserungen erfolgten. In diesem Falle macht das ganze Gefüge an der Oberfläche den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens von Kalkschollen verschiedenster Größe und Gestalt, die bisweilen eine deutlich kristallinisch-plattige Struktur erkennen lassen und an vielen Stellen von großen, vereinzelt oder gruppenweise zusammenliegenden Sphäriten unterbrochen werden. Bei möglichst ungestörter Ruhe des „bauenden“ Tieres bildet sich dann regelmäßig eine vollkommen zusammenhängende Lage von zum Teil sehr großen Sphäriten, von denen meist jedes einzelne Individuum einen dunkleren, oft gelblich gefärbten Kern zeigt, um den sich schalenförmig konzentrische Schichten lagern. Solange die aus zahllosen radiär angeordneten Kalknadeln bestehenden Sphäriten noch isoliert liegen und verhältnismäßig dünne, kreisrunde Scheiben darstellen, zeigen sie im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes oft prachtvolle Farbenringe, durchsetzt von dem charakteristischen

gleicharmigen dunklen Kreuz. Später bei fortschreitendem Dickenwachstum sieht man außer diesem letzteren nur noch ein System schwarzer Ringe, welche der konzentrischen Schichtung entsprechen.

Wie sich bei der Entwicklung der Prismenschicht der Lamellibranchierschalen die zuerst angelegten kreisrunden Sphäriten in der Folge durch gegenseitigen Druck polygonal abplatteten, so geschieht es auch innerhalb der bei der Schalenregeneration gebildeten oberflächlichen Sphäritenschicht, nur sind die einzelnen Elemente hier ungleich größer als in jenem Falle (Fig. 37, 37a).

Es entsteht auf diese Weise durch dichte Aneinanderlagerung und gegenseitige Abplattung großer, wie Mauersteine zusammengefügt sphäritischer, d. h. radiärfaseriger Kalkkörper ein verhältnismäßig sehr fester, wiewohl zunächst nur aus einer Schicht bestehender Verschluss der Schalenlücke, unter dessen Schutz sich nun sehr merkwürdige Vorgänge abspielen, die schließlich zur Wiederherstellung einer ganz normalen Innenschicht des verletzten Gehäuses führen.

Ehe ich auf die nähere Schilderung derselben eingehe, seien in aller Kürze die bisher vorliegenden Angaben über Regenerationsversuche an Gastropodengehäusen (*Helix*) erwähnt. Dieselben stimmen bezüglich der primären Entstehung einer sphäritisch gebauten Deckschicht mit meinen eigenen Beobachtungen vollkommen überein. In ausgedehnterem Maße sind solche Versuche in neuerer Zeit nur von MOYNIER DE VILLEPOIX angestellt worden und zwar hauptsächlich an *H. aspersa*. Wenn er ein Schalenstückchen ausbrach, so fand er die bloßliegende Manteloberfläche nach etwa 24 Stunden bedeckt mit einem Häutchen „une membrane blanchâtre, dont la surface interne se montre couverte d'une grand quantité de cristaux rhomboédriques de carbonate de chaux. . . Aussitôt après l'ablation du test, la partie dénudée du manteau, d'abord mate, devient en quelques minutes luisante et comme lubrifiée et, au bout de très peu de temps, il est possible d'en enlever une pellicule organique extrêmement mince qu'on ne peut étaler qu'en la faisant flotter dans une liquide. Cette pellicule est couverte de cristaux rhomboédriques entremêlés de globules sphériques et elliptiques. A la lumière polarisée les uns comme les autres demeurent brillants après l'extinction et prennent de teintes irisées. Sous un grossissement considérable les globules présentent nettement la structure des sphéro-cristaux.“ Die organische Grundlage der neugebildeten Kalkschicht fand MOYNIER

so zart, daß sie überhaupt nur durch Tinktionsmittel sichtbar zu machen war. Die Bildung eines solchen, mit kleinen Sphäriten besäeten Häutchens begann bei *H. aspersa* schon 50—60 Minuten nach Bloßlegen der Manteloberfläche. Wesentlich langsamer vollzieht sich der Vorgang bei *H. pomatia*, auch scheint hier die Bildung regelmäßiger rhomboëdrischer Kalkkrystalle viel seltener zu sein. MOYNIER vermißte sie gänzlich, und auch mir sind sie nur ein paarmal vorgekommen (Fig. 40). Man darf hieraus wohl auf eine gewisse Verschiedenheit des von den Mantelepithelien gelieferten Sekretes schließen, durch welche offenbar in beiden Fällen auch die Verschiedenheit der Form der Kalkausscheidungen bedingt ist. Später hat dann noch Gräfin MARIA v. LINDEN (17), offenbar ohne MOYNIER's Arbeiten zu kennen, einige Angaben über Schalenregeneration bei *Helix*-Arten gemacht. Auch sie beobachtete die rasche Bildung eines Häutchens, „welches jedoch noch wenig Kalk enthielt. Zuerst wurde derselbe in Form von kleinen Körnern an den Bruchrändern und an der Unterseite des Mantels (? B.), wo wenig starke Gefäße verlaufen, abgeschieden. Am 2. Tage war schon der ganze Mantel von einer dicht mit Kalk inkrustierten Haut überdeckt, die über der Pulmonalvene am weichsten war. Eine Cuticula wurde nur von dem vordersten Teile des Mantels abgesondert“ (l. c. S. 303). Diese letztere wichtige Thatsache, welche sehr klar zeigt, daß nur bestimmte Zellen des Mantelrandes imstande sind, das organische Bildungsmaterial für das Periostracum zu liefern, wurde auch schon von MOYNIER DE VILLEPOIX beobachtet (l. c. S. 649), und ich habe mich selbst des öfteren davon überzeugt. Niemals wird vom Epithel der Manteloberfläche Cuticularsubstanz mit den Eigenschaften des normalen Periostracums abgeschieden, und es ist daher auch das überaus zarte Häutchen, welches an verletzten Schalenstellen der Sphäritenbildung voraufgeht, keineswegs mit der Cuticula des normalen wachsenden Schalenrandes zu vergleichen.

Aus der bisherigen Schilderung der Struktur einer geflickten, ausgebesserten Schalenstelle bei *Helix* geht unmittelbar hervor, daß von einer Wiederherstellung normal gebauter Schalensubstanz gar nicht die Rede sein kann, soweit es sich wenigstens um die zuerst abgelagerte oberflächliche Kalkschicht handelt, denn

abgesehen von dem Fehlen einer wirklichen Cuticula, kommt es auch niemals zur Bildung jener so außerordentlich charakteristischen gekreuzten Lagen stalaktitenförmiger Kalkkörper, welche normalerweise die äußere Schalenschicht zusammensetzen. Da dies nun andererseits, wie oben gezeigt wurde, bei Ausbesserung des Schalenrandes immer geschieht, so muß man folgerichtig schließen, daß, wie bei den Lamellibranchiern die Bildung des Periostracums und der Prismenschicht eine nur bestimmten Epithelzellen des Mantelrandes ausschließlicly zukommende Eigentümlichkeit ist, so auch bei Gastropoden (Heliciden) die Entstehung des organischen Schalenüberzuges und der äußeren, gefärbten Kalkschicht (Stalaktitenlage) eine Funktion spezifisch organisierter Epithelzonen des Mantelrandes ist, während der weitaus größte Teil der Manteloberfläche anscheinend nur irregulär gebaute, aus Sphäriten bestehende Kalkschichten zu liefern vermag.

Bezüglich der Bildung der normalen Außenschicht der *Helix*-Schale (Stalaktiten) sei noch bemerkt, daß ich es auf Grund meiner Untersuchungen für sehr wahrscheinlich halten muß, daß es auch verschiedene Epithelzonen sind, welche einerseits die Ablagerung der primären Phosphatschicht und andererseits die endgiltige Bildung der Stalaktiten aus Calciumkarbonat vermitteln: die erstere Funktion bin ich geneigt, den langen, flaschenförmigen Epithelzellen des eigentlichen Randwulstes („bandelette palléale“ MOYNIER) zuzuschreiben, während die angrenzenden Partien des Mantelepithels das Material für die Stalaktitenbildung zu liefern scheinen. Dafür spricht insbesondere der Umstand, daß die Pigmentierung der Schale bei *Helix*-Arten nur in der äußeren Kalkschicht lokalisiert erscheint, nachweislich von Epithelien des Mantelrandes (nicht des Mantelwulstes) bedingt wird. So war es schon LEYDIG bekannt, daß die Bänderung der Schale von *H. nemoralis* auf der Oberfläche des Mantels in der Umgebung des Schalenrandes sozusagen vorgezeichnet ist in Form dunkel pigmentierter Epithelstreifen, welche sich ganz scharf von der Umgebung abheben.

Wie bei den Lamellibranchiern der innere Perlmutterüberzug als ein Absonderungsprodukt fast des gesamten Mantelepithels jenseits der prismenbildenden Randzone zu betrachten ist,

so liegt es nahe, auch die farblose, innere Blätterschicht des Heliciden-Gehäuses als ein Erzeugnis des Mantelepithels aufzufassen. Die Sphäritenmosaik einer ausgebesserten Bruchstelle würde dann allerdings nur als ein sozusagen pathologisches Produkt anzusehen sein, und man durfte erwarten, daß unter günstigeren Bedingungen sich vielleicht die Struktur der neugebildeten Kalkschicht mehr jener der normalen Innenschicht nähern würde. Ich habe mir anfangs alle erdenkliche Mühe gegeben, durch Herstellung eines möglichst passenden Verschlusses der Bruchöffnung aus Glas oder Celloidin das gewünschte Ziel zu erreichen. Doch glückte es unter keinen Umständen, die Entstehung einer primären Sphäritenschicht zu verhindern. Erst als ich mich der Untersuchung älterer geflickter Schalenstellen zuwandte, zeigte sich gleich im ersten Falle an einem seit 3 Wochen neugebildeten Stück eine vollkommen normal entwickelte Innenschicht mit der charakteristischen Bänderzeichnung in der Flächenansicht. Die innere Oberfläche des Gehäuses war an der ausgebesserten Stelle spiegelglatt und glänzend, wie es auch sonst an frischen Schalen der Fall ist, und keine Natlinie bezeichnet hier auch nur andeutungsweise die Grenze zwischen der alten Schale und dem neu eingesetzten Stück. Dagegen hob sich an der Außenseite des Gehäuses die geflickte Stelle durch Farbe und Oberflächenbeschaffenheit auf das allerschärfste von der Umgebung ab.

Ich habe in der Folge oft Gelegenheit gehabt, diese Beobachtung zu bestätigen, und darf es als eine völlig sichere Thatsache bezeichnen, daß unter dem Schutze der in jedem Falle an einer verletzten Stelle zunächst gebildeten sphäritisch gebauten Deckschicht schließlich eine innere Kalklage von ganz normaler Struktur abgesetzt wird (Blätterschicht). Es erfolgt dies jedoch nicht unvermittelt, sondern ganz allmählich unter langsamer Umbildung von ebenfalls sphäritisch gebauten Kalkkörpern, welche sich in geschlossener Schicht und regelmäßiger Anordnung unter der primären Sphäritenlage und mit dieser in Zusammenhang bilden.

Die ersten Anfänge machen sich schon früh bemerkbar zu einer Zeit, wo die Kalkdecke der Bruchöffnung noch so dünn ist, daß sie ohne weitere Vorbereitung im durchfallenden Lichte untersucht werden kann. Man erhält dann namentlich bei Betrachtung

von innen her ein Bild, welches auf den ersten Blick an die mit Schuppen bedeckte Fläche eines Schmetterlingsflügels erinnert. Dachziegelartig sich deckend, liegen durchsichtige, farblose Kalkgebilde in einer Ebene ausgebreitet nebeneinander, jedes einzelne in der Flächenansicht unregelmäßig schuppenförmig gestaltet, ziemlich in die Länge gestreckt und an dem einen Ende wie zerschlitzt in verschieden lange Zipfel und Spitzen ausgezogen. Wie in den Stalaktitenschichten der normalen Schale liegen alle einzelnen Kalkschüppchen, die gewissermaßen riesig vergrößerten Stalaktiten gleichen, gleichgerichtet und bilden so offenbar ein nach Bau und Entstehung zusammengehöriges System von Kalkkörpern, über deren merkwürdige Struktur die Untersuchung im polarisierten Lichte weiteren Aufschluß giebt. Um diese jedoch mit Aussicht auf Erfolg vornehmen zu können, muß vor allem die oberflächliche Sphäritenschicht entfernt werden, was entweder durch Schleifen oder besser noch durch vorsichtige Säureätzung in der oben angegebenen Weise geschieht. Handelt es sich um mehrere Wochen alte feste Gehäuse Reparaturen, so kann man Feile und Schleifstein ohne weiteres benützen, während jüngere Stücke allzu leicht brechen, so daß nur Aetzung zum Ziele führt. Ersterenfalls muß man sowohl von der Außen- wie von der Innenseite her anschleifen, da die beschriebene Schuppenschicht später nicht mehr freiliegt, sondern auch an der Innenfläche von einer etwas anders gebauten Kalklage überdeckt wird.

Gelungene Präparate bieten dann schon im gewöhnlichen Lichte ein außerordentlich zierliches Bild, wie es in Fig. 38a wiederzugeben versucht wurde; dessen Schönheit steigert sich aber noch wesentlich, wenn man zwischen gekreuzten Nicols untersucht. Es treten dann eine Reihe von höchst merkwürdigen Strukturverhältnissen hervor, deren Deutung allerdings ziemliche Schwierigkeiten bereitet. Zuvor sei noch erwähnt, daß sich auch im gewöhnlichen auffallenden Lichte die Kalkschüppchen keineswegs gleichartig verhalten. Ganz wie es früher für die normale Innenschicht der Schale von *H. pomatia* geschildert wurde, heben sich bei einer bestimmten Lage des Präparates unter diesen Umständen immer nur gewisse Elemente bläulich schimmernd vom dunklen Grunde des Gesichtsfeldes ab, während die Zwischenräume dunkel bleiben; umgekehrt werden diese hell, wenn das Präparat um 180° gedreht wird. Da, wie die Untersuchung im durchfallenden Lichte bei starker Vergrößerung ergibt, die Kalk-

schuppen eine ausgeprägt fibrilläre Struktur besitzen, so ist das geschilderte Verhalten bei Beleuchtung von oben wohl nur durch eine verschiedene Richtung der Faserung in benachbarten Elementen mit regelmäßiger Abwechslung innerhalb der ganzen Schicht zu erklären. Indessen liegen hier offenbar viel verwickeltere Strukturverhältnisse vor, wie bei der normalen Innenschicht der Helix-Schale.

Stellt man ein solches Präparat im Polarisationsmikroskop, dessen Nicols so orientiert sind, daß der vertikale und horizontale Durchmesser des Objektisches in je eine Polarisationssebene fällt, derart ein, daß die lange Achse der Kalkschuppen in der einen oder anderen Polarisationssebene liegt, so erscheinen jene zwischen gekreuzten Nicols immer am dunkelsten, während das Maximum der Helligkeit dann eintritt, wenn die Schüppchen unter einem Winkel von 45° geneigt stehen. So wie es sich ersteren Falls nicht um eine völlig gleichmäßige Verdunkelung handelt, so betrifft auch die Aufhellung bei Schräglage nicht die ganze Fläche der Kalkgebilde. Stets bleiben gewisse Partien bei jeder Lage des Präparates tief dunkel und heben sich daher nicht nur von dem mattschimmernden Grunde des möglichst verdunkelten, sondern vor allem auch von der leuchtenden Umgebung des in maximaler Hellstellung befindlichen Präparates scharf ab. Wendet man zunächst nur schwächere Vergrößerungen an (etwa Zeiß A, Oc. 4), so erscheint letzteren Falls fast jedes Schüppchen etwa in der Mitte von einem meist bogig geschwungenen oder zierlich gezackten, breiten und tief schwarzen Querband schräg durchzogen, welches wieder durch einen hellen Streifen in der Mitte geteilt und an beiden Rändern von einer besonders hellleuchtenden Zone begrenzt wird. Die helle Mittellinie ist zwar in der Regel deutlich entwickelt, kann aber auch ganz fehlen (Fig. 39), dagegen finden sich gar nicht selten an der einen oder anderen Seite des dunklen Querbandes (manchmal auch beiderseits) vollständig parallele, abwechselnd helle und dunkle, nach außen hin schmaler werdende Querlinien in oft großer Zahl, so daß man sofort an eine konzentrische Schichtung denkt. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß alle die Teile, welche zwischen gekreuzten Nicols sich durch besondere Dunkelheit auszeichnen, bei Parallelstellung umgekehrt besonders hell erscheinen.

Bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte ist von irgend einer

Strukturverschiedenheit an Stelle der dunklen Querbinden nicht das Geringste zu bemerken, und ich habe an den allerdünnsten Stellen meiner Präparate selbst mit starken Apochromaten keinen merklichen Unterschied der Struktur der Kalksubstanz im Vergleich zur Umgebung finden können. Ueberall erscheint die Masse der Schüppchen äußerst feinstreifig und daher wohl fibrillär gebaut. Die beigegebene Abbildung (Fig. 38b), die das wunderbare Bild, welches ein solches Präparat im Polarisationsmikroskope bietet, in vollendeter Weise wiedergibt und für deren Ausführung ich unserem vortrefflichen Universitäts-Zeichenlehrer Herrn GILTSCHE zu besonderem Danke verpflichtet bin, entspricht doch insofern nicht ganz der Wirklichkeit, als die dunklen Querbinden und der Kontur der einzelnen Kalkschüppchen niemals bei derselben Einstellung gleich deutlich hervortreten, man muß vielmehr, wie sich bei Anwendung mittlerer Vergrößerungen (Zeiß C und D) sofort ergibt, in der Regel etwas höher einstellen, um die Querbänder, und tiefer, um die Schuppengrenzen deutlich zu sehen. Namentlich auch die vorhin erwähnten konzentrischen Streifensysteme, die übrigens immer nur an nicht allzu dünnen Stellen des Präparates deutlich erkennbar hervortreten, sind nur bei einer gewissen hohen Einstellung gut zu sehen.

Gerade diese letztere Erscheinung erinnert so sehr an die konzentrischen, oft prächtig gefärbten Ringe geschichteter Sphäriten, daß der Gedanke sehr naheliegend erscheint, das geschilderte Verhalten der schuppenförmigen Kalkgebilde im polarisierten Lichte auf eine sphäritische Struktur derselben zu beziehen.

Man wird in dieser Auffassung wesentlich bestärkt, wenn man Präparate untersucht, bei welchen durch Anschleifen der konvex gekrümmten Außenseite einer vor nicht zu kurzer Zeit gebildeten Deckschicht eines Schalendefektes alle Uebergänge zwischen der äußersten Lage polygonal gegeneinander abgeplatteter Sphäriten und der das Centrum des Schlifves einnehmenden isolierten Schuppenlage der Beobachtung zugänglich gemacht sind. Man sieht dann, daß sich beide Grenzschichten nicht unvermittelt berühren, sondern ganz allmählich und ohne scharfe Sonderung ineinander übergehen. Die an der Oberfläche nach allen Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelten und daher ursprünglich kreisrunden Sphäriten verdicken sich an der dem Mantel zugekehrten Unterseite mehr und mehr durch Neuauflagerung einer festen, außerordentlich feinfaserigen

Kalkmasse, in welcher jedoch die Richtung der Fibrillen nicht mehr eine regelmäßig radiärstrahlige ist, indem sich an Stelle der runden resp. polygonalen Sphäriten etwas gestreckte, in einer bestimmten Richtung verlängerte, stumpf-kegelförmige Kalkgebilde entwickeln, in denen die Kalkfäserchen, welche sie zusammensetzen, annähernd parallel verlaufen.

Man darf dabei aber nicht an geometrisch regelmäßige Körper denken, vielmehr handelt es sich um ziemlich unregelmäßige Gebilde, die vielfach miteinander zu zackigen Reihen verschmelzen und nur das eine gemeinsam haben, daß sie sämtlich mit ihren langen Achsen gleich gerichtet nebeneinander liegen. Wenn ich für die Struktur der normalen Oberflächenschicht des Helix-Gehäuses den Ausdruck „stalaktitenähnlich“ gebrauchte, so erscheint derselbe im vorliegenden Falle noch sehr viel passender und ich wüßte in der That nichts, womit ich das geschilderte mikroskopische Bild besser vergleichen könnte, als den Anblick einer mit zapfenförmigen fast horizontal liegenden Stalaktiten bedeckten Fläche.

Wenn man solche Präparate in größerer Zahl durchmustert, so findet man ziemlich häufig Stellen, wo zwischen gekreuzten Nicols innerhalb der Stalaktitenlage nicht sowohl dunkle Querbinden, sondern ganz unverkennbare Sphäritenkreuze hervortreten, die meist nur etwas verzogen erscheinen (vergl. Fig. 38b).

Jedenfalls begegnet man aber allen möglichen Uebergängen zwischen wohlausgebildeten Sphäritenkreuzen und den oben beschriebenen dunklen, durch eine helle Linie geteilten und oft zackigen Querbinden, so daß ich nicht zweifeln kann, daß auch diese nichts weiter sind als durch die besondere Lage und Struktur bzw. Schliffrichtung der sphäritischen Kalkkörper verzerrte Kreuzfiguren.

Wie außerordentlich verwickelt bisweilen die Struktur einer solchen oft ziemlich mächtigen und sehr harten, immer äußerst feinfaserigen Kalkschicht ist, an deren Innenfläche sich schließlich jene stalaktitischen Gebilde differenzieren, das zeigte mir in über-raschendster Weise ein Flachscliff, an dem man auf das deutlichste dicke Bündel überaus zarter Kalkfäserchen sich in den verschiedensten Richtungen über- und durchkreuzen sah, während es an anderen Stellen des Präparates zu förmlichen Wirbelbildungen gekommen war.

Aus der bisherigen Darstellung ersieht man schon, daß es sich bei dem Aufbau der verschiedenen Lagen, aus welchen sich eine regenerierte Schalenstelle zusammensetzt, um eine ganz gesetzmäßige allmähliche Entwicklung bestimmt geformter und zugleich auch bestimmt gerichteter Kalkkörper handelt, welchen durchweg eine sphäritische Struktur zukommt und an deren endlicher Ausgestaltung die ein ungeformtes Sekret liefernden Mantelepithelien direkt nicht beteiligt sind. Der ganze Vorgang macht vielmehr durchaus den Eindruck eines Krystallisationsprozesses, wobei die besondere Form des Produktes wohl im wesentlichen durch die besonderen physikalischen und chemischen Eigenschaften des von den Zellen gelieferten Sekretes bedingt sein dürfte. Ob den Zellen außerdem ein maßgebender Einfluß auf die besondere Anordnung (Richtung) der Stalaktiten zugeschrieben werden darf, läßt sich zunächst nicht sicher entscheiden.

In Bezug auf die Formgestaltung macht sich in den successive neugebildeten Schichten unverkennbar die Tendenz einer immer zunehmenden Verlängerung der einzelnen Elemente geltend. Ursprünglich ziemlich kurz, stumpf-kegelförmig und an der Spitze kaum verzweigt, entstehen später jene flachen, Schmetterlingschuppen vergleichbaren und an der Spitze zierlich gezackten und ausgeschlitzten Kalkgebilde, welche die Flächenansicht eines solchen Präparates zu einem so zierlichen Bilde machen. Zuletzt entsteht dann an der Innenfläche eines solchen regenerierten Schalenstückes jene früher schon ausführlich geschilderte normale Bänderzeichnung, welche durch sehr langgestreckte, auf der Kante stehende, beiderseits zugespitzte oder verzweigte und ineinander eingefaltete Platten hervorgerufen wird (Fig. 41). Von diesem Zeitpunkte an unterscheidet sich eine geflickte Schalenstelle wenigstens in Bezug auf den Bau der innersten Kalkschicht nicht mehr von einer normalen. Dies gilt auch bezüglich des Verhaltens im polarisierten Lichte, wofür natürlich in beiden Fällen die verschiedene Richtung der Kalkfasern in benachbarten Plättchen ausschlaggebend ist.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß in vielen Fällen — ich habe es nicht regelmäßig beobachtet — die Richtungen der einzelnen Elemente in zwei unmittelbar benachbarten Kalkschichten sich unter rechtem Winkel kreuzen, wie es ja auch für den normalen Schalenbau charakteristisch ist.

Ich bin weit davon entfernt, zu glauben, daß durch die mit-

geteilten Beobachtungen über Bau und Bildung regenerierter Schalenstellen bei *Helix* die zahlreichen und verwickelten Fragen, welche sich bei Untersuchung der wunderbaren Strukturen von Gastropodengehäusen aufdrängen, eine Lösung gefunden hätten. Vielleicht möchte es sogar scheinen, als sei eine solche erst recht weit hinausgerückt, wenn als unmittelbar formgebender Faktor nicht die lebendige Zelle, sondern das Spiel außerhalb derselben wirkender Kräfte in Betracht kommt. Gerade das aber scheint mir von prinzipieller Bedeutung, denn es wird so die Möglichkeit eröffnet, ähnliche oder sogar gleichartige Strukturen künstlich, d. h. unabhängig vom lebenden Tierkörper, zu erzeugen. Es ist dieser Weg schon vor langer Zeit mit Erfolg beschritten worden, und ich denke, in einer späteren Mitteilung zu zeigen, daß es sich hier um ein ebenso interessantes wie fruchtbares Forschungsgebiet handelt.

Hier möchte ich schließlich nur noch auf einige Thatsachen hinweisen, welche geeignet erscheinen, die große und maßgebende Bedeutung, welche Krystallisationsprozesse bei der Schalenbildung der Mollusken gewinnen, auch allen denen vor Augen zu führen, welche vielleicht noch immer Zweifel hegen, ich meine den Bau und die Bildungsweise der rudimentären subcutanen Schälchen und Kalkkonkremente vieler Nacktschnecken, welche bekanntlich zuerst von LEYDIG einer genaueren histologischen Untersuchung unterworfen wurden. Ich habe leider nur *Arion empiricorum* und eine Species der Gattung *Limax* (*L. agrestis*) selbst untersuchen können; was ich aber gesehen habe, läßt mich nur um so mehr bedauern, daß die vorgerückte Jahreszeit mich verhinderte, ein größeres Material zu benützen. Die wenigen Bemerkungen LEYDIG's über die Struktur dieser Schälchen wurden oben bereits mitgeteilt; es geht aus denselben hervor, daß wohl in allen Fällen bei *Limaciden* die inneren Schälchen aus zahlreichen, in ganz regelloser Weise nebeneinander liegenden und auch selbst nicht regelmäßig gestalteten Kalkkörpern bestehen, die untereinander mehr oder weniger fest zu einem Ganzen verkittet und an der Innenseite einer meist etwas überragenden, rein organischen Außenschicht (*Cuticula*) abgelagert sind, deren Form jene des ganzen Schälchens bestimmt. Bei schwacher Vergrößerung macht das Ganze, von innen betrachtet, den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens (Fig. 42), wobei, wenn ich mich so ausdrücken darf, die größten Blöcke (wenigstens bei *Limax agrestis*) am Rande, die kleinen Steinchen aber mehr im Centrum liegen. In

der Regel kann man 2, bisweilen selbst 3 Schichten solcher Kalkkonkremente unterscheiden, und erscheint es dann zwecks einer genaueren mikroskopischen Untersuchung durchaus erforderlich, einen Teil der Kalkmassen zu entfernen. Am besten gelingt das durch vorsichtiges Anätzen mit Säure von außen her, so daß die innerste Schicht völlig unversehrt bleibt. Dabei löst sich immer auch die zarte Cuticula ab.

Betrachtet man nun ein solches Präparat bei stärkerer Vergrößerung, so bietet sich eines der fesselndsten Bilder dar, die uns das Mikroskop zu enthüllen vermag. In wunderbarer Mannigfaltigkeit und doch im wesentlichen übereinstimmend zeigen die einzelnen Kalkschollen eine überaus zierliche und zugleich höchst charakteristische mikrokrystallinische Struktur. Die von Herrn GILTSCH meisterhaft ausgeführte Fig. 43 kann davon eine annähernde Vorstellung geben, wiewohl die ganze erstaunliche Mannigfaltigkeit eines solchen Präparates sich in einem kleinen Ausschnitt natürlich nicht hinreichend ausprägt. Man blickt auf eine Masse von größeren und kleineren krystallinischen Aggregaten, die regellos neben- und übereinander liegen, von denen aber jedes einzelne eine völlig gleichförmige Struktur zeigt, die immer als eine blättrige zu bezeichnen ist. Während aber in einem Falle die übereinander geschichteten, untereinander parallelen krystallinischen Lamellen von der Fläche gesehen werden, stehen sie in einer benachbarten Druse auf der Kante und während die Richtung der Spaltungsflächen der krystallinischen Geschiebe an einer Stelle horizontal verläuft, sind die Platten vielleicht unmittelbar daneben senkrecht aufgerichtet. Für „Verwerfungen“, „Ueberkippungen“ und andere Störungen der Schichtenfolge im geologischen Sinne liefert jedes solche Präparat eine Fülle von Beispielen. Die rhomboëdrischen Spaltungsflächen sind überall deutlich und scharf ausgeprägt zu erkennen. An vielen Stellen erhält man den Eindruck, als seien die einzelnen drusigen Aggregate nicht sowohl aus dünnen, flachen Lamellen, sondern vielmehr aus regelmäßig übereinander geschichteten Prismen aufgebaut, und bieten solche Stellen teilweise ein ganz ähnliches Bild, wie es G. ROSE seiner Zeit als Schema entwarf, um den komplizierten Bau der Strombus-Schale zu erläutern. Wie zu erwarten war, verhalten sich die unregelmäßig durcheinander gewürfelten Kalkkonkremente schon infolge ihrer verschiedenen Lage im polarisierten Lichte sehr verschieden. Während die einen zwischen gekreuzten Nicols bei einer bestimmten Lage des Prä-

parates hell leuchtend erscheinen, bleiben andere gleichzeitig vollkommen verdunkelt, ohne daß es mir gelungen wäre, eine ohne weiteres zu formulierende Gesetzmäßigkeit wahrzunehmen, was leicht verständlich wird, wenn man berücksichtigt, daß es sich nicht allein um eine verschiedene Orientierung der Plattenaggregate in der Ebene des Objektisches handelt, sondern zugleich um eine sehr verschiedene Neigung derselben gegen diese Ebene, bis zur vollkommen senkrechten Aufrichtung. Eines wichtigen Strukturverhältnisses muß ich noch gedenken, da es diese merkwürdigen Kalkgebilde in eine direkte Beziehung setzt zu den früher geschilderten Strukturelementen der äußeren Gastropodengehäuse.

Während in der Mehrzahl der Fälle die übereinander geschichteten mikroskopischen Kalkplättchen vollkommen ohne jede sichtbare Struktur erscheinen, zeigen sie nicht gar selten, von der Fläche gesehen, eine feine, parallele Schrägstreifung, was wohl auf eine Zusammensetzung aus feinen Fäserchen oder schmalen Prismen zu beziehen ist. Vermutlich wird eine genauere Untersuchung des Schälchens von *Limax marginatus*, dessen „Bausteinchen“ sich, nach den von LEYDIG (l. c.) gegebenen Abbildungen zu schließen, in Bezug auf ihre feinere Struktur noch mehr dem Typus der Gastropodenschale nähern, noch weitere Aufschlüsse geben.

So viel ergibt sich aber schon aus dem eben Mitgeteilten, daß, wie das verborgene Schälchen der Limaciden im ganzen und großen als rudimentär zu bezeichnen ist, dies ebenso auch bezüglich der feineren Struktur seiner Bauelemente gilt. Jedes von ihnen erscheint aufgebaut aus einem System zahlreicher, parallel übereinander geschichteter dickerer oder dünner Kalkplättchen, die zum Teil wieder ganz deutlich aus prismatischen oder feinfaserigen Gebilden zusammengesetzt sind; aber alle diese zahllosen regelmäßig gebauten, aber als Ganzes unregelmäßig geformten kristallinen Kalkkörper, die, wenn man so sagen darf, ebenso viele Ansätze oder Anfänge zu einer regelrechten Schalenbildung darstellen, verbinden sich nicht zu einem einheitlichen Ganzen, sondern bleiben für sich isoliert oder treten nur zu einem wirren Trümmerwerk zusammen.

Es liegt sehr nahe, den Grund für diese auffallende Erscheinung in dem Umstande zu sehen, daß infolge der eigentümlichen Lage des Schälchens in einer von Muskelschichten umgebenen Höhlung mit weichen, leicht verschieblichen Wänden die Ablagerung der Kalkschicht schon durch die Bewegungen des

Tieres vielfachen Störungen unterworfen sein wird, so daß ein gleichmäßiges Auskrystallisieren und daher eine regelmäßige Schichtenbildung von vornherein ausgeschlossen erscheint. Sehen wir doch aus gleichem Grunde auch bei der Regeneration der *Helix*-Schale die zuerst gebildete Kalkdecke ganz unregelmäßig aus Sphäriten und krystallinischen Schollen zusammengesetzt, welche letztere gar nicht selten eine ganz ähnliche plattige Struktur aufweisen, wie die Elemente des *Limaxschälchens*. Erst wenn die Mantelfläche sich ruhig und unverrückt an die neugebildete Deckschicht anschmiegt, können sich regelmäßig gebaute Kalklagen aus dem abgeschiedenen Sekrete der Zellen bilden.

Der extremste Fall liegt, wie schon erwähnt, bei *Arion* vor, wo sich an Stelle eines Schälchens vielfach nur ein loser Haufen länglichrunder, glatter „spitzweckiger“ Kalkkörperchen vorfindet, an welchen ein krystallinische Struktur so ohne weiteres nicht hervortritt. Gleichwohl läßt sich an denselben ein gesetzmäßiger Schichtenbau leicht nachweisen, vor allem durch Behandlung mit Kalilauge. Nach einiger Zeit sieht man dann jene charakteristischen sechseitigen Täfelchen entstehen, welche auf einen Gehalt an Calciumphosphat hinweisen; dieselben bilden sich aber nicht regellos zerstreut in der Masse der Kalkkörperchen, sondern in regelmäßigen, sich in aufeinander folgenden Schichten unter einem rechten Winkel kreuzenden Linienzügen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir alles zusammen, was im Vorstehenden über den Bau der Molluskenschalen, sowie über deren Beziehungen zu dem darunter liegenden Weichkörper gesagt wurde, so dürfte eines zweifellos sein, nämlich daß sich die Schalen aus Sekreten bilden, welche von Epithelzellen des Mantels und vielleicht zum Teil auch von Drüsen geliefert werden, und daß jeder im Bau und ihrer sonstigen Beschaffenheit verschiedenen Schicht der Schalen auch eine besondere Zellenlage des Mantels, bzw. ein irgendwie verschiedenes Sekret derselben entspricht.

Eine noch kaum ernsthaft in Angriff genommene Frage bezieht sich nun darauf, wie aus solchen, offenbar in Form einer Lösung abgeschiedenen teils organische, teils anorganische Sub-

stanzen enthaltenden Sekreten die ebenso sehr durch ihre Form und Farbe wie durch ihre zum Teil höchst verwickelte Struktur ausgezeichneten Schalengebilde hervorgehen. Wie leicht ersichtlich, kann man hier, wenigstens in Bezug auf die Kalkgebilde, nicht so unbedingt, wie in so vielen anderen Fällen von Skelet- und Gehäusebildung, auf den unmittelbar formgebenden Einfluß der lebendigen Zellen verweisen, denn diese beschränken sich im gegebenen Falle darauf, das ungeformte, gelöste Rohmaterial zu liefern, aus welchem dann, anscheinend unabhängig von den Zellen und mit denselben gar nicht fest verbunden, jene wunderbaren Strukturen sich entwickeln, die wir an den Gehäusen von Muscheln und Schnecken bewundern. Es kann daher auch kaum überraschen, wenn immer wieder der Gedanke auftaucht, daß es sich hier nicht um Erzeugnisse von Zellen, sondern um „nicht-celluläre Organisationen“ handelt, welche, mit einem selbständigen Wachstum durch Intussusception begabt, ganz außerhalb des Rahmens der anderen Skeletbildungen fallen. Den verschiedensten Ausdruck hat diese Anschauung in der umfangreichen Arbeit von NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (1877) gefunden, deren sonst wertvoller Inhalt in seiner Verwertung leider durch den ganz einseitigen, von einer vorgefaßten Meinung beherrschten Standpunkt beeinträchtigt wird, der sich unter anderem auch darin ausprägt, daß nur die Struktur der fertigen Schale ohne jede Rücksicht auf ihre Beziehungen zum Weichkörper des Tieres Berücksichtigung findet.

In der Folge hat die Lehre vom selbständigen „Wachsen“ der Molluskenschalen durch Intussusception hauptsächlich in F. MÜLLER (1885) einen eifrigen Verteidiger gefunden; aber er so wenig wie seine Vorgänger haben irgend eine plausible Anschauung darüber zu geben vermocht, wie und woher denn eine „Intussusception“ erfolgen könne. MÜLLER läßt freilich die Räume zwischen Schale und Mantelrand (bei *Anodonta*), dessen Epithel von jener durch das gespaltene Periostracum angeblich getrennt sei, mit einer Flüssigkeit erfüllt sein, „die nur Blutflüssigkeit des Tieres sein kann“; indessen ist die Unrichtigkeit dieser Behauptung leicht zu erweisen. Auch die andere von F. MÜLLER als Beweisgrund zu Gunsten der Intussusceptionstheorie herangezogene Tatsache des gleichmäßigen Wachstums der Schale (von *Unio*) in allen Dimensionen kann nicht als stichhaltig angesehen werden. Er führt an, daß der Querschnitt der Schale einer kleinen *Unio* von 4 mm Länge „bei starker Vergrößerung vollständig dem

Querschnitt durch dieselbe Stelle der Schale eines größeren Tieres (90 mm) bei ganz schwacher Vergrößerung gleiche. Das Wachstum der Schale geht also in allen Teilen und in allen Dimensionen ganz proportioniert vor sich, wie dies nur bei organischen Körpern zu finden ist. Ein Wachstum durch Apposition, wie dies nach der Sekretionstheorie stattfinden soll, ist für diese Verhältnisse geradezu unmöglich“ (F. MÜLLER). „Es zeigten sich hierbei offenbar entsprechend den Größenunterschieden der Schalen auch die größten Differenzen in den Dimensionen der Prismen, woraus sich notwendig ergibt, daß an dem Wachstum des Tieres und der Schale auch die bereits gebildeten Prismen entsprechend teilnehmen.“

Auch NATHUSIUS-KÖNIGSBORN hatte schon früher vergleichende Messungen an 2 der Größe nach verschiedenen Anodonta-Exemplaren von 109 mm Breite und 79 mm Länge als Beweise dafür beigebracht, daß die Prismenschicht größerer Schalen auch dementsprechend größere Dimensionen zeige als die Prismenschicht kleinerer Schalen, und auch er schließt aus den gefundenen Zahlen auf ein selbständiges „innerliches Wachstum in allen Dimensionen“, wobei dann „Verschiebungen“ von der dünneren Mitte nach dem dickeren Rande, sowie Knickungen und Stauchungen einzelner Teile — in denen die Lagerung der Kalknadeln eine unregelmäßige ist — angenommen werden. In der That würde es nun für die Sekretionstheorie eine große Schwierigkeit sein, wenn sich erweisen ließe, daß die Prismen an allen, auch den ältesten Punkten der Schale zugleich mit dieser fortwachsen; denn sie sind ja durch die Perlmutter-schicht dem Einfluß des Mantelepithels mit Ausnahme des Schalenrandes völlig entzogen. Die Prismenschicht besitzt (am Rande der Schale) ein Flächenwachstum, ein Dickenwachstum aber nur so lange, als sie nicht von der Perlmutter-schicht überlagert wird, während diese letztere, da die Absonderung von der ganzen Manteloberfläche erfolgt, unbegrenzt in die Dicke wächst. In diesem Sinne spricht sich auch PAGENSTECHEK (Allgem. Zool., S. 488) über die Bildung der Prismenschicht aus: „Der breite Mantelsaum mit Ausnahme der Kante liefert die Prismenschicht (Najaden); deren Dicke ist an der am weitesten vorge-rückten Stelle der Schale zunächst noch am geringsten; so ist der Schalenrand zugespitzt. Ist der ganze Mantelsaum im Vorrücken passiert, so ist die Prismenschicht fertig und nimmt später nicht mehr zu, sie hat ihr für diese Stelle der Schale gegebenes Maß. Dieses

Maß steigt, wenigstens bis zu einer gewissen Grenze, mit dem Alter, so daß die Prismenschicht am Umbo schwächer ist als gegen den Schalenrand“ (PAGENSTECHER). In Bezug auf die vergleichenden Messungen von NATHUSIUS hat schon EHRENBAUM (l. c.) ganz richtig eingewendet, daß dergleichen Messungen überhaupt nur Sinn haben, „wenn man es mit unter ganz gleichen Bedingungen ernährten und gewachsenen Individuen zu thun hätte“. Es ist durchaus nicht festgestellt und sehr fraglich, ob die Dicke und Länge der Anwachsstreifen bei verschiedenen Schalen in gleicher und daher vergleichbarer Weise zunimmt, und es scheint, daß der genannte Autor (NATHUSIUS) Voraussetzungen gemacht hat, die das Resultat seiner Untersuchungen vorwegnehmen, was um so auffälliger ist, als er selbst über die Gewagtheit derselben kaum im Zweifel zu sein scheint“ (EHRENBAUM).

Zeichnen sich, wie man sieht, die Lehren der Anhänger der Intussusceptionstheorie nicht eben durch Klarheit und überzeugende Kraft aus, so kann man leider auch nicht behaupten, daß die schon von RÉAUMUR (1709) begründete Sekretionstheorie bis jetzt eine irgend befriedigende Erklärung der Schalenbildung und insbesondere der merkwürdigen und so verschiedenen Strukturen der einzelnen Schichten geliefert hätte. Nur bezüglich der organischen Grundlage, resp. des Ueberzuges der Schale (der Cuticula oder des Periostracums) kann kein Zweifel mehr bestehen, daß es sich hier um ein typisches, echtes Cuticulargebilde handelt, welches in ganz gleicher Weise wie die mannigfachen Chitinbildungen der Arthropoden als ein durch die abscheidenden Mantelepithelien unmittelbar geformtes Produkt derselben aufzufassen ist.

Ganz anders aber steht es mit den Kalkschichten, deren Bildungsweise noch immer zu den ungelösten Fragen gehört, wiewohl es sich hier um eines der interessantesten Probleme nicht nur im morphologischen, sondern namentlich auch im physiologischen Sinne handelt. Sieht man von der längst widerlegten Ansicht CARPENTER's ab, wonach die Schale und speciell die Prismenschicht der Lamellibranchier ein Gewebe darstellt und durch Metamorphose (Verkalkung) der Mantelepithelzellen entstanden sein sollte, so hat vielleicht, trotz des Widerspruches von mancher Seite, die alte Lehre des Grafen BOURNON zur Zeit die meiste Berechtigung. Er nimmt eine Absonderung der Schale seitens des Tieres an, doch glaubt er, daß die einmal abgeschiedenen Kalkteilchen dem Einfluß des Tieres

entzogen werden und, allein den Gesetzen der Krystallisation gehorchend, zu Kalkspat sich zusammenordnen, wobei er allerdings die organische Grundsubstanz der Schale ganz vernachlässigt. Wenn auch nicht in dieser sozusagen mineralogischen Formulierung, so scheinen mir diese Sätze doch in einer allerdings etwas modifizierten Form das Wesentliche des Schalenbildungsprozesses auch heute noch richtig zu charakterisieren, insoweit sich derselbe wenigstens auf die Ablagerung anorganischer Substanz bezieht.

Denn es läßt sich nach meiner Ueberzeugung nicht bezweifeln, daß, wo immer kohlenaurer Kalk als Bestandteil der Molluskenschale auftritt, dies stets in krystallinischer, zum Teil sogar in Krystallform geschieht, freilich in einer durch die besonderen Bedingungen, unter welchen der Vorgang sich hier vollzieht, vielfach sehr abweichenden Gestaltung und Anordnung. So gut wie man aber unbedenklich die Spicula der Calcispongien oder die mannigfaltig geformten Kalkkörper der Echinodermen als Produkte eines unter besonderen Bedingungen sich abspielenden Krystallisationsprozesses (als „Biokrystalle“ im Sinne von HAECKEL und v. EBNER) auffaßt, wird man auch füglich nicht anstehen, die in demselben Sinne als Krystall- (Kalkspat-) Individuen anzusprechenden Prismen der marinen Lamellibranchier, sowie andererseits die sphäritisch aus zahllosen, radiär angeordneten Krystallnadelchen sich aufbauenden Prismen der Najaden und endlich auch die durchweg sphäritisch gebauten Gastropodenschalen als Erzeugnisse eigenartiger Krystallisationsvorgänge zu deuten.

Obwohl ich glaube, daß die im Vorstehenden ausführlich mitgeteilten Thatsachen für jeden Unbefangenen ausreichende Beweise dafür liefern, erscheint es doch mit Rücksicht auf gewisse gegen-
teilige Anschauungen, die in neuester Zeit geäußert wurden, erforderlich, noch etwas näher auf die in Rede stehende Frage einzugehen.

STEMPELL, welcher in der allerletzten Zeit eine dankenswerte Zusammenstellung der ganzen über die Bildungsweise und das Wachstum der Molluskenschalen bisher vorliegenden Litteratur geliefert hat (Biol. Cbl., 1900), kommt unter anderem auch auf die Frage zu sprechen, „ob man auf Grund der thatsächlichen Verhältnisse berechtigt ist, der Calcosphäriten-Bildung und der einfachen Krystallisation einen ausschließlich bestimmenden Einfluß auf die

Entstehung der Schalenstrukturen zuzuschreiben“. Er gelangt zu der Ansicht, „daß nur wenige Beispiele vorliegen, wo Krystallisationsprozesse sicher bei der eigentlichen Schalenbildung, d. h. in der erstarrenden Sekretmasse selbst auftreten und gleichzeitig die ganze Struktur derselben bestimmen“. Aber auch diese wenigen Fälle will STEMPELL noch insofern als Ausnahmen betrachtet wissen, „als sie sämtlich auf anormaler Kalk- und Conchiolinarmut der betreffenden Sekrete beruhen“ (l. c. S. 699). Alle jene seit ROSE's und LEYDOLT's Arbeiten gesicherten Resultate eingehender physikalischer Untersuchung der Prismen- und Perlmutter-schicht gewisser Lamellibranchier, sowie auch die grundlegenden Beobachtungen von G. ROSE über die feinere Struktur des Strombus-Gehäuses ignoriert STEMPELL vollkommen; es handle sich hier um Beobachtungen, „die ja an sich gewiß von Interesse waren, die aber für die eigentliche Lösung unseres Problems nur wenig beitragen konnten“. Ich bin der gerade entgegengesetzten Meinung, daß es sich hier um Thatsachen von ganz fundamentaler Bedeutung handelt, deren Kenntnis für eine richtige Auffassung vom Wesen des Schalenbildungsprozesses nicht minder wichtig ist als die Erforschung der feineren Strukturverhältnisse und der chemischen Zusammensetzung der Schalensubstanz.

Als Beispiele „primärer“ Krystallisationsprozesse bei der Schalenbildung führt STEMPELL nur die von ROSE und EHRENBAUM an der Innenseite der Perlmutter-schicht mehrerer Pinna-Arten beobachteten tafelförmigen Aragonitkrystalle sowie jene an, welche SIMROTH (1895) in den Larvenschälchen gewisser Gastropoden fand. Es wird ferner noch erwähnt, daß „bei Schalenverletzungen neben Calcosphäriten auch häufig echte Krystalle gebildet zu werden scheinen“. Bezüglich der Pinna-Prismen, „bei denen der Kalk im Innern anderer größerer und jedenfalls nicht krystallinischer Strukturelemente (? B.) ein deutlich krystallinisches Gefüge zeigt“, hält es STEMPELL für „noch sehr zweifelhaft“, daß ihre Bildung wirklich auf primärer Krystallisation beruhe, aber selbst wenn dem so wäre, „so üben sie doch wenigstens auf die allgemeine Struktur der Schale keinen bestimmenden Einfluß ein“ (l. c. S. 680). Was diese letztere Bemerkung eigentlich bedeuten soll, ist nicht klar zu ersehen. Unter allen Umständen aber, ob homogen krystallinisch, ob sphäritisch gebaut, sind die Prismen der Lamellibranchier als Produkte eines spezifischen Krystallisationsprozesses anzusehen, wie nicht minder auch die Kalkschichten der Perlmutter-schicht.

Was nun aber die Gastropodenschalen anlangt, von denen (speciell für *Strombus*) STEMPELL behauptet, daß sie „keine Spur von Krystallisation erkennen lassen“, so hätte ihn die optische Untersuchung jedes einigermaßen guten Schliffes leicht eines Besseren belehren können; man könnte mit Rücksicht auf die Conchiolin-Armut solcher Gehäuse geradezu sagen, daß sie „keine Spur von nichtkrystallisierter Substanz erkennen lassen“. Freilich handelt es sich nicht um typische Kalkspat-Rhomboëder oder dicke Aragonitprismen, sondern vielmehr um außerordentlich feine, in gesetzmäßiger Weise zu Bündeln und Platten gruppierte Kalkfasern, deren krystallinische Natur sich aber durch optische Prüfung sicher erweisen läßt. Zwischen solchen Kalk-Fibrillen und typisch entwickelten rhomboëdrischen Plattenaggregaten oder zu Drusen vereinigten dicken Prismen, wie sie sich vor allem in den rudimentären Schälchen der *Limaciden* in prachtvoller Ausbildung finden, giebt es alle möglichen Uebergänge, und will man nicht die höchst unwahrscheinliche, um nicht zu sagen unzulässige Annahme machen, daß die Gestaltung der Kalkschicht im letzterwähnten Falle in prinzipiell anderer Weise erfolgt als bei den Gehäuseschnecken, so müßte man schon mit Rücksicht hierauf auch bei diesen eine Krystallisation des Calciumkarbonats annehmen. Denn daß es sich um eine solche und nur um eine solche bei den *Limaciden* handelt, wird niemand bezweifeln, der nur einen einzigen Blick auf ein derartiges Präparat geworfen hat.

Auch bezüglich des Vorkommens von sphäritisch gebauten Kalkgebilden in Molluskenschalen sind die Angaben STEMPELL's keineswegs zutreffend. Er rechnet dazu „unter anderem die kugeligen Massen, die in den rudimentären Schalen mancher *Limax*- und *Arion*-Arten vorkommen, ferner vielleicht die rundlichen Kalkstückchen, welche M. DE VILLEPOIX bei *Pholas crispata* unter dem jungen *Periostracum* gesehen hat, sodann die deutlichen Sphärokrystalle, die häufig nach Schalenverletzungen auftreten, und endlich mögen gewisse Perlbildungen als Calcosphärite gelten“ (l. c. S. 678).

„Mit diesen und ähnlichen Vorkommnissen“, fährt STEMPELL fort, „dürften die sicheren Fälle aber auch im wesentlichen erschöpft sein. Alle anderen Strukturelemente der Schalen, welche man als umgewandelte Calcosphäriten aufgefaßt hat, wie z. B. die Prismen der äußeren Schalenschichten (bei *Najaden*) oder die polygonalen Felder der Perlmutter-schichten, können ebensogut eine

andere Entstehung haben, zumal ihre Aehnlichkeit mit wirklichen Calcosphäriten meist eine sehr entfernte ist“ (l. c. S. 679).

Nachdem schon M. DE VILLEPOIX auf die ganz unzweifelhaft sphäritische Natur der Najadenprismen in den ersten Jugendstadien mit Nachdruck hingewiesen hat, habe ich selbst den Nachweis geliefert, daß sie, auch voll entwickelt, in ihrer ganzen Länge sphäritisch gebaut sind und daher in der That als Säulen übereinander geschichteter, scheibenförmiger Sphäriten angesehen werden müssen. Desgleichen glaube ich den sicheren Nachweis erbracht zu haben, daß, wie sich insbesondere aus Regenerationsversuchen ergibt, auch die charakteristischen Blätterschichten der Gastropodenschalen aus faserigen Kalkgebilden hervorgehen, deren sphäritische Natur trotz der eigenartigen besonderen Ausgestaltung durch ihr optisches Verhalten unzweifelhaft gemacht wird. Bei *Helix pomatia* lassen sich in den eine Bruchöffnung der Schale überdeckenden neugebildeten Kalkschichten alle möglichen Uebergänge zwischen wohlausgebildeten runden resp. polygonalen Sphäriten mit radiärer Faserung und jenen an den Rändern verzweigten, und ineinander gefalzten Kalkplättchen der innersten Schicht nachweisen, welche, wie seit ROSE bekannt ist, das wesentlichste Bauelement aller typischen Gastropodenschalen bilden, aber außerdem auch in vielen Lamellibranchierschalen gewisse Schichten ausschließlich zusammensetzen. Nimmt man noch hinzu, daß möglicherweise auch die homogen krystallinischen Prismen mariner Lamellibranchier-Formen aus sphäritischen Anlagen hervorgehen, so kann man gewiß nicht sagen, daß es „nur wenige Fälle giebt, wo Strukturelemente der natürlichen Schale unzweifelhaft als Calcosphärite erkannt werden können“ (STEMPELL, l. c. S. 678).

Ich bin nun weit entfernt zu glauben, daß mit dem sicheren Nachweis, daß Krystallisationsprozesse bei der Bildung der Kalkschichten der Molluskenschalen die wesentlichste und wichtigste Rolle spielen, alle Schwierigkeiten behoben seien, welche einer mehr ins einzelne gehenden Erklärung der feineren Schalenstruktur entgegenstehen. Vielmehr erscheinen dieselben eher noch gesteigert, wenn wir uns nicht mehr auf den formbestimmenden Einfluß der lebendigen Zellen berufen können. An Versuchen, die Form und Struktur der Elemente der Molluskenschalen mit dem

Bau der unterliegenden absondernden Zellenschicht in Uebereinstimmung zu bringen, hat es seit CARPENTER und BOWERBANK nicht gefehlt, und noch jüngst hat STEPELL eine hierhergehörige Theorie zu entwickeln versucht, die ich aber wie alle früheren für ganz verfehlt halten muß. Es ist bezeichnend, daß sich solche Versuche in der Regel auf die prismatisch gestalteten Kalkkörper der Lamellibranchierschale bezogen, da hier anscheinend noch am ehesten die Möglichkeit zu bestehen schien, die regelmäßige Mosaik der Prismenschicht mit der ebenfalls polygonalen Felderung des Mantelepithels in irgend einen Zusammenhang zu bringen. Die erfahrensten Beobachter haben aber freilich sehr bald die völlige Aussichtslosigkeit einer solchen Bemühung erkannt.

So bemerkt PAGENSTECHER in Bezug auf die Formung des Kalkes in Säulen (Prismen) mit Recht, es sei nicht anzunehmen, „daß im Vorrücken des Mantels nachrückende Epithelzellen sich einzeln an die von vorausgegangenen Zellen gebildeten Anfänge der Prismen so anlegen, daß sie an letzteren fortbauen, bis sie wieder einer neuen Serie Platz machen. Wären überhaupt die Prismen das Produkt bestimmter Zellen, diesen nach deren Einzelkontur angepaßt, so müßte eine einzige Zelle ein Prisma liefern und nach dessen Vollendung zu Grunde gehen oder doch aufhören, in dieser Weise zu arbeiten, während gegen den Außenrand des Mantels hin vorgeschobene jüngere Brut minder und ungleich weit mit der gleichen Arbeit vorgerückt wäre. Da eine solche Art der Brutbildung nicht stattfindet, auch Gleichheit der Masse der Zellen und der Prismen nicht besteht, sind die krystallinischen Gebilde der Schale durchaus nach dem Prinzipie von BOURNON als aus einer gänzlich von der Einzelform der unterliegenden Epithelzellen unabhängigen Massenausscheidung in Krystallisation entstanden anzusehen, bei welcher, solange die Ausscheidung in gleicher Qualität geliefert wird, der einzelne Krystall, trotz des Vorausrückens des Mantelsaumes, einen Zuwachs erhält, während die spärliche organische Beimischung in kleinen Zwischenräumen erstarrt“ (PAGENSTECHER, l. c.). Auch EHRENBAUM (9) will die besondere Form der Prismen nur dadurch erklären, „daß der ausgeschiedene Kalk in der durch die schon vorhandenen Nadeln gegebenen Form und Richtung ankrystallisiert, während die Conchiolinsubstanz, sei es in gleicher Weise aktiv wie der Kalk, sei

es mehr passiv beteiligt, die entsprechenden Formen annimmt“ (l. c. S. 13).

Auch MOYNIER DE VILLEPOIX wirft bezüglich der Prismen die Frage auf: „Sont-elles individuellement en rapport, à leur origine avec les cellules épithéliales? J'ai vainement cherché à le reconnaître, et, à la vérité, je doute fort, qu'il en soit ainsi. L'irrégularité, que présentent ces jeunes formations, ne permet pas d'admettre cette hypothèse“ (l. c. p. 624).

Demgegenüber sind nur ganz wenige gelegentliche Bemerkungen meist älterer Autoren zu erwähnen, in welchen der Gedanke ausgesprochen wird, daß vielleicht gewisse Strukturverhältnisse der Schalen direkt vom Mantelepithel abhängen. STEPELL citiert unter anderem v. BUCH (1831), welcher meint, daß der Umfang der Krystallindividuen in der Austernschale vielleicht dem Wirkungskreise eines „Sekretionsorganes“ im Mantel entspreche; v. HESSLING (1859) macht die Bemerkung, daß in der Perlmutter-schicht Partikelchen erkennbar seien, welche von einzelnen Epithelzellen oder Gruppen solcher ausgeschieden würden, und auch die organische Substanz der Prismenschicht denkt er sich aus einzelnen miteinander verschmelzenden Kügelchen entstanden, deren jedes wahrscheinlich einer Epithelzelle entspricht; BRONN (1862) glaubt, daß die Häutchen der Perlmutter-schicht durch Zusammenfließen der verschiedenen von den einzelnen Zellen abgesonderten Tröpfchen entstehen und daß sich daraus die netzartige Zeichnung dieser Häute erklären lasse; nach v. JHERING (1875) entsprechen die polygonalen Felder der Najadenembryonen-Schalen in ihrer Form genau derjenigen der darunter liegenden Epithelzellen u. s. w.

Man sieht, es handelt sich hier teils um die Struktur der Perlmutter-substanz, bezüglich deren ein direkt formender Einfluß des Mantelepithels ohne weiteres zuzugeben ist, teils aber um das Periostracum, die organische Grundsubstanz der Schale, und auch bezüglich dieses gilt das Gleiche. Was aber die Prismenschicht der Lamellibranchier und die geschichteten Plättchenlagen der Gastropoden-Gehäuse anlangt, so verbietet hier schon die Gestalt der Elemente, einen direkten formenden Einfluß des unterliegenden Epithels anzunehmen. STEPELL stützt seine gegenteilige Ansicht hauptsächlich auf Beobachtungen über den Schalenbau von *Solemya togata*. Das Besondere desselben sieht er vor allem darin, „daß die die Prismenschicht zusammensetzenden Elemente keineswegs in allen Regionen der Schale die typische Prismenform aufweisen, der Hauptsache nach sind es nur zwei

Bezirke, in denen die Querschnitte der von Conchiolinhäutchen begrenzten Räume wirklich polygonale Gestalt haben. „In allen anderen Teilen der Schale sind die Prismen in der Richtung einer der Schalenoberfläche parallel gerichteten Querachse, und zwar derjenigen, welche ungefähr senkrecht zum Schalenrande steht, sehr stark verbreitert und erscheinen als langgezogene, bandförmige Gebilde, deren Seitenwände im hinteren Teile der Schale nach dem Wirbel zu konvergieren“ (vergl. Fig. Biolog. Centralbl., 1900, XX, S. 700). STEPELL ist der Meinung, daß „wir angesichts dieser Thatsachen daran verzweifeln müssen, die Entstehung (dieser und) der meisten komplizierten Schalenstrukturen auf ein einfaches, mechanisch krystallographisches Problem zurückzuführen“, und daß, „wenn wir überhaupt weiterkommen wollen, eigentlich nur ein einziger Ausweg offen bleibt: wir müssen annehmen, daß der von den Epithelzellen des Tieres gelieferte Baustoff der Schale keineswegs eine so formlose Masse ist, wie man bisher geplant hatte, sondern daß er noch unter dem morphologischen Einfluß der secernierenden Zellen steht und gewissermaßen bereits die wesentlichen Struktureigentümlichkeiten der Schale aufweist“ (STEMPELL, l. c. S. 701).

Wenn ich den Sinn dieses Satzes richtig verstehe, so würde man sich demnach vorzustellen haben, daß das Bestimmende für die Struktur der Schale in einem gegebenen Falle nicht sowohl die anorganische, als vielmehr die organische Grundsubstanz ist; diese wäre das fertige Gerüst, in dessen präformierte Räume der Kalk erst sekundär abgelagert würde. Abgesehen davon, daß gerade in den Fällen, wo sich die allerkompliziertesten Strukturverhältnisse der Schalen finden, nämlich bei den Gastropoden, die Menge der organischen Substanz so gering ist, daß man sie kaum nachzuweisen vermag, ist es gewiß auch sehr bemerkenswert, daß an allen den Stellen, wo die organische Substanz noch gänzlich frei ist von mineralischen Einlagerungen, wie beispielsweise gerade auch bei der Schale von *Solemya* am Rande und ebenso am wachsenden Schalenrande von anderen Lamellibranchiern und Gastropoden, wo sie nachweislich „noch unter dem morphologischen Einfluß der secernierenden Zellen steht“, niemals irgend eine Andeutung derjenigen Strukturen vorkommt, welche in demselben Momente hervortreten, wo die Kalkabscheidung beginnt. Immer ist das Periostracum, die organische Unter-

lage der später abgelagerten Kalkschichten, völlig strukturlos, oder es zeigt jene typische polygonale Felderung als Abdruck des unterliegenden Epithels, welche so vielen echten Cuticularmembranen zukommt. Am allerentschiedensten wird aber die Ansicht von STEMPELL durch die Resultate der interessanten Versuche von MOYNIER DE VILLEPOIX widerlegt, bei welchen es sich darum handelte, die Schalenregeneration bei Anodonta in kalkfreiem Wasser zu untersuchen. „Chez les animaux maintenus dans leur milieu normal, le nouveau périostracum présente tous ses caractères habituels. Dès son origine, il est recouvert sur sa face interne, dans la région située en regard de la face interne du feuillet conchylien, de cristaux de formes diverses et après son inflexion sur ce feuillet, on voit apparaître le début de la nouvelle couche calcaire de prismes.

Chez les animaux maintenus dans l'eau dépourvue de toute trace de sels calcaires, la reproduction du périostracum et sa jonction avec la vieille coquille ont lieu de la même manière. On rencontre bien, ça et là, à la surface interne de la nouvelle membrane quelques cristaux, mais ils sont beaucoup plus rares et plus clairsemés. Quant aux prismes, il ne s'en produit plus, et la refection du test se borne toujours, dans ce cas, à la production d'une couche organique molle et non calcifiée de périostracum.“

Man hatte dann aber, wenn STEMPELL's Theorie zutreffend wäre, doch wohl wenigstens eine Andeutung von häutigen, rein organischen Prismenanlagen erwarten müssen, um so mehr als ja die Prismen der Lamellibranchierschalen organische Grundsubstanz so reichlich enthalten, daß bekanntlich auch nach der Entkalkung die feinsten Details der Struktur erhalten bleiben. Davon war aber nichts zu bemerken. „L'animal placé dans un milieu dépourvu de sels calcaires ne peut plus sécréter que des membranes de matière organique dont les couches successives se superposent l'une à l'autre.“

Noch weniger als den allgemein theoretischen Betrachtungen STEMPELL's wird man den ganz speciellen Ausführungen dieses Autors beipflichten können, welche sich, wie er meint, als notwendige Folgerungen aus dem von ihm untersuchten Falle (Solemya) ergeben. Er unterscheidet zweierlei Ursachen, „welche das Zustandekommen der unbedingten Gleichförmigkeit eines erstarrten Epithelsekretes verhindern“, nämlich einmal die durch ungleichmäßige Absonderung bedingte Schichtenbildung, die er als „chronogene Differenzierung“ bezeichnet, und

zweitens „jene andere Art der Differenzierung, welche ihre direkte Ursache in einer Differenzierung der secernierenden Epithels hat“ und als „cytogene Differenzierung“ bezeichnet wird. Will man darunter nur die Thatsache verstehen, daß verschiedene Epithelzonen morphologisch und chemisch ganz verschiedene Produkte liefern (Zellen des Periostracums, prismenbildende Zellen, Zellen, welche die Perlmutter-schicht erzeugen, u. s. w.), so läßt sich füglich nichts einwenden. Wenn aber STEMPELL innerhalb dieser einzelnen Epithelbezirke wieder „eine große Anzahl von Sekretionskomplexen“ annimmt, „welche zwar alle im wesentlichen das gleiche Produkt liefern, die aber doch hinlängliche Selbständigkeit besitzen, um eine absolute Gleichmäßigkeit der gemeinsam erzeugten Sekretmasse auszuschließen“, so handelt es sich um eine Hypothese, für welche in den vorliegenden Thatsachen keinerlei Beweis zu finden ist, gegen deren Zulässigkeit aber zahlreiche Erfahrungen sprechen.

Ich bin der Meinung, daß „Sekretionskomplexe“ zur Erklärung der Form der Strukturelemente der Molluskenschalen doch nur dann berechtigterweise herangezogen werden dürften, wenn sich von vornherein das gebildete Produkt der Absonderung mit einem bestimmten Epithelbezirk (sei es nun eine einzige Zelle oder eine Gruppe von solchen) räumlich deckte, wenn also etwa im gegebenen Falle gleich im Beginn der Prismenbildung polygonale Platten entstünden. STEMPELL nimmt hier freilich gleich zu einer Hilfhypothese seine Zuflucht, indem er meint, daß zwar „meistens die einzelnen Prismen in Gestalt und Größe ihrer Querschnitte genau der Form der erzeugenden Sekretionskomplexe entsprechen, doch scheinen auch solche Fälle vorzukommen, wo die Sekretionskomplexe nicht ganz scharf gegeneinander abgegrenzt sind, und wo dann die Prismenform erst durch gegenseitige Abplattung der ursprünglich tropfenförmigen Strukturelemente entsteht (so bei Unioniden)“. Es scheint mir durchaus keine „zwingende logische Notwendigkeit“ zu sein, zur Erklärung der im allgemeinen senkrecht zur Schalenoberfläche stehenden Prismen besondere „Sekretionskomplexe“ anzunehmen, wenn wir sehen, daß sich in entsprechend zusammengesetzten Lösungen unter gewissen Umständen Kalkkörper bilden, welche, wie ich in einer folgenden Mitteilung zeigen werde, bis in alle Einzelheiten den sphäritisch gebauten Najaden-Prismen gleichen. Um zu erklären, daß in manchen Fällen die prismatischen Kalkgebilde der Lamellibranchier-Schalen unter verschiedenem Winkel gegen die Fläche geneigt oder gar

horizontal verlaufen, nimmt STEPELL bestimmt gerichtete Bewegungen seiner Sekretionskomplexe an. „Wenn sich nämlich die Sekretionskomplexe in ihrer Gesamtheit während des Sekretionsprozesses langsam und allmählich nach einer bestimmten Richtung hin fortbewegen, so werden die von ihnen gebildeten Sekretprismen nicht mehr senkrecht zur Oberfläche des secernierenden Epithels stehen, sondern in einem Winkel gegen dieselbe geneigt sein, dessen Größe umgekehrt proportional der Geschwindigkeit ist, mit welcher das secernierende Epithel fortschreitet. Besteht endlich die sich verschiebende Materie nur aus einer einzigen Reihe von Sekretionskomplexen, welche auf ihrer ganzen Länge mit gleichmäßiger Schnelligkeit vorrückt, so werden die Prismen zu langen Bändern werden, die senkrecht auf der Oberfläche des Epithels stehen und durch ihre Längsrichtung den Weg bezeichnen, den die zugehörigen Sekretionskomplexe genommen haben“ (l. c. p. 732).

Ein einziger Blick auf ein *Limax*-Schälchen oder auch nur auf einen Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Mytilus* dürfte genügen, um die gänzliche Aussichtslosigkeit darzuthun, auf Grund des Prinzips der Wanderung der Sekretionskomplexe die hier auf engstem Gebiete ungemein wechselnde Lage der Prismen resp. Plättchen zu deuten. Wollte man aber gar erst die unglaublich komplizierte Struktur typischer Gastropodenschalen mit ihren Systemen rechtwinklig sich kreuzender Kalkplättchen, deren jedes wieder aus schräg geneigten Kalkfibrillen besteht, die in benachbarten Plättchen entgegengesetzt gerichtet sind und unter mannigfachen Biegungen sich aus einer Schicht in die andere fortsetzen, durch Bewegungen von Sekretionskomplexen erklären, so dürfte die absolute Unmöglichkeit eines solchen Versuches jedem von vornherein einleuchten.

Ohne jeden Zweifel sind wir genötigt, bis zu einem gewissen Grade einen die Richtung und Lage eines Kalkgebildes bestimmenden Einfluß der secernierenden Zellen zuzugeben. Ich wüßte wenigstens nicht, wie man zur Zeit die Thatsache anders deuten wollte, daß in Gastropodenschalen die Strukturelemente benachbarter Schichten sich immer annähernd rechtwinklig überkreuzen. Allein es dürfte dies wohl weniger auf einer Bewegung des secernierenden Epithels in einer bestimmten Richtung beruhen, als vielmehr durch eine schon die allerersten Anlagen solcher Gebilde charakterisierende besondere Anordnung der kleinsten Teilchen zu deuten sein, die ihrerseits ganz wohl von den Zellen

beeinflusst sein mag und die es bedingt, daß das weitere Wachstum wie bei einem Krystall durch eine gesetzmäßige Angliederung neuer Teilchen erfolgt, ohne daß nun weiterhin ein direkter formender Einfluß des secernierenden Epithels notwendig angenommen werden müßte. Man denke nur an die Beobachtungen von SOLLAS über das Wachstum der Kalkspicula von Spongien in Lösungen.

Wie dem aber auch immer sein mag, eines ist sicher, es bedarf weiterer und zwar vorwiegend experimenteller Untersuchungen, und alles Theoretisieren über die verschiedenen Möglichkeiten einer Erklärung der wunderbaren Schalenstrukturen der Mollusken erscheint so lange als eine ziemlich unfruchtbare Arbeit, als nicht weitere Erfahrungen gesammelt worden sind. Der richtige Weg dazu wurde aber, wie mir scheint, schon vor langer Zeit von HARTING gezeigt (18).

Schon 1872 hat dieser Forscher auf die eigenartigen Formen aufmerksam gemacht, welche der kohlen saure Kalk (oder ein Gemenge von Calciumkarbonat und Phosphat) annimmt, wenn er durch langsame chemische Wechselwirkung zweier Salze in einem Medium entsteht, welches colloide, organische Substanzen wie Eiweiß, Gelatine, Schleim u. s. w. enthält. Bringt man in eine flache, mit Eiereiweiß gefüllte Schale an zwei einander gegenüberliegenden Stellen der Wand einerseits einige Stückchen CaCl_2 , andererseits einige Krystalle von Na_2CO_3 , so bildet sich von den Rändern her nach einigen Tagen ein dünnes Häutchen, welches allmählich an Dicke zunimmt. Nach etwa 2 Wochen zeigt sich die Haut zusammengesetzt aus lauter Kügelchen, welche, anfangs vollkommen regelmäßig, sich später gegenseitig in ihrer Form beeinflussen, indem sie sich polyëdrisch abplatteln und auf diese Weise ein Bild bieten, das sehr an die Flächenansicht der Prismenschicht bei Muschelschalen erinnert. Die größeren Sphären erscheinen in der Regel deutlich konzentrisch und außerdem fein radiär gestreift, die Oberfläche bisweilen polygonal gefeldert. Die Schichtung, die bei Sphärolithenbildung überhaupt nicht selten ist (vergl. O. LEHMANN, Molekularphysik, Bd. I, S. 390), deutet ohne Zweifel auf Intermittenzen des Wachstums hin, deren Ursachen jedoch noch vollkommen dunkel sind. Also auch ein Fall von „chronogener Differenzierung“ im Sinne von STEMPPELL.

Außer diesen sphärischen Kalkkörpern („Calcophärite“ HARTING's) finden sich vereinzelt oder zu mehreren vereint sehr eigentümlich gestaltete Gebilde, welche aus einem soliden Kugelsegment und einem aufgesetzten kegelförmigen, hohlen Kragen bestehen, dessen

Spitze dem Centrum der Sphäre entspricht und dessen Innenfläche zierlich gefaltet erscheint. Im polarischen Lichte zeigen alle diese Kalkkörper ein schwarzes Kreuz und Farbenringe.

Von besonderem Interesse ist nun die Thatsache, daß dieselben eine organische Grundlage besitzen, welche die ursprüngliche Form und alle Details der Struktur vollkommen bewahrt, wenn der Kalk durch Behandlung mit Säuren entfernt wird. Durch Färbung mit Jod oder ammoniakalischem Karmin lassen sich diese Gebilde dann noch deutlicher machen. HARTING schlägt für diese (Eiweiß-) Substanz den Namen „Calcoglobulin“ vor. Das chemische Verhalten derselben ist sehr auffallend und vor allem die Widerstandsfähigkeit bemerkenswert. Konzentrierte Kalilauge wirkt in der Kälte auch nach Stunden kaum ein; bei Zusatz von Wasser quillt die Substanz und verwandelt sich, ohne sich zu lösen, in eine membranöse gefaltete Masse. Selbst in kochender Kalilauge tritt keine vollständige Lösung ein. Die Substanz giebt in ausgezeichneter Weise die Xanthoprotein-Reaktion. Hiernach scheint es sich um eine sehr weitgehende Modifikation des Eiweißes zu handeln, und H. weist direkt auf die Aehnlichkeit mit der organischen Grundlage der Molluskenschalen (des Conchiolins) hin. Höchst eigentümliche Kalkbildungen, welche in vieler Beziehung an die gefalteten „Pfeiler“ der Sepiaschulpen erinnern, entstehen bei dem in Rede stehenden Versuch rings um die Stelle, wo das Na_2CO_3 liegt, in Form eines harten Ringes, der nach einigen Tagen über das Niveau der Flüssigkeit herauswächst und ganz aus verkalkten und zierlich gefalteten Lamellen besteht. Die Mehrzahl derselben besteht aus lauter kleinen Kügelchen, doch finden sich auch ganz strukturlose, in einzelnen Fällen beobachtet man eine zierliche Querstreifung. Ganz ähnliche Kalkgebilde wie im Eiweiß entstehen unter gleichen Bedingungen auch in Gelatine. Man erhält Häutchen aus konzentrisch geschichteten, aneinander gelagerten Sphäriten, deren konvexe Unterseite mit zahlreichen prismatischen Krystallen besetzt ist. Nach Auflösung des Kalkes durch Säure bleibt noch einige Zeit ein System geschichteter Lamellen erkennbar, um aber bald zu verschwinden. Bemerkenswerte Verschiedenheiten zeigen die in Eiweiß oder Gelatinelösungen entstehenden Fällungen, wenn neben CaCO_3 auch Gelegenheit gegeben ist zur Entstehung von Ca-Phosphat. Uebersteigt die Menge des (dem Na_2CO_3 zugefügten) Na-Phosphates nicht eine gewisse Grenze, in welchem

Falle die Entstehung von Calcosphäriten überhaupt verhindert wird, so ändert sich deren Form in auffälliger Weise, indem an der Oberfläche Höcker oder Spitzen auftreten, wodurch dann diese Gebilde oft große Aehnlichkeit mit den Kalkspiculis der Alcyonarien gewinnen.

Auffallenderweise haben diese Beobachtungen HARTING's in der Folge nur wenig Berücksichtigung gefunden, und in ausgedehnterem Maße sind solche Versuche überhaupt nicht wieder angestellt worden. MOYNIER DE VILLEPOIX (Compt. rend. Soc. Biol., 1892, p. 40 ff.) hat einige Experimente in dieser Richtung mitgeteilt, auf welche ich in einer folgenden Mitteilung zurückkommen werde, und ganz neuerdings hat dann STEINMANN auf Grund einiger hierhergehöriger Versuche seine schon eingangs erwähnte Schalenbildungstheorie entwickelt.

STEINMANN steht auf dem, wie ich glaube, ganz richtigen Standpunkt, daß das Wesentliche der Schalenstruktur bei den Mollusken durch einen extracellulär sich abspielenden eigenartigen Krystallisationsprozeß erklärt werden kann, und daß daher vor allem die Bildung von Sphäriten aus kohlen saurem Kalk und einer organischen Grundlage bei weitem die wichtigste Rolle spielt. Auf demselben Standpunkt stand aber auch schon HARTING und steht neuerdings auch M. DE VILLEPOIX, dessen schöne Arbeiten STEINMANN offenbar nicht bekannt waren.

Gegen die näheren Ausführungen dieses Forschers, namentlich bezüglich der Ursache der Abscheidung von Calciumcarbonat, muß aber, wie ich schon in der Einleitung auseinandersetzte, entschiedenster Widerspruch erhoben werden. STEINMANN legt vor allem großes Gewicht darauf, daß es ihm gelungen ist, „Calcosphärite“ in Eiweißlösungen zu erzeugen ohne Zusatz von kohlen saurem Alkali. „Bringt man auf einen Objektträger einen Tropfen klaren, geruchlosen, aber schwach alkalisch reagierenden Eiweißes (aus einem Hühnerei entnommen) mit etwas konzentrierter CaCl_2 -Lösung oder mit Krystallen dieser Substanz zusammen, so scheiden sich sehr bald (nach 5—10 Min.) zahlreiche kugelige Körper aus, die eine Trübung der vorher klaren Lösung hervorrufen. Dieselben zeigen zwischen gekreuzten Nicols das schwarze Kreuz und häufig auch die Farbenringe einachsiger Sphärokrystalle mit negativ optischem Charakter, lösen sich in verdünnten Säuren unter Brausen auf und hinterlassen einen organischen Rückstand von gleicher Gestalt . . . Wird der Versuch in größerem Maßstabe und mit verdünnter Chlorcalcium-

lösung angestellt, so bilden sich außer den regelmäßig kugeligen „Calcosphäriten“ Zwillings- und Drillingskörper, „Conostaten (HARTING), feste Krusten oder größere Kugeln, die durch Zusammentreten der Calcosphärite entstehen . . . Die Eiweißsubstanz nimmt dabei den Charakter des Conchyolins an, sie wird weiß und fast ganz unlöslich in Alkalien wie in Säuren; nach längerem Stehen in mehrfach erneutem Wasser färbt sie sich bräunlich wie die Conchyolinmassen, welche die unbeschalteten Körperteile vieler Mollusken überziehen. Kurz, es entstehen auf diese Weise dieselben Produkte, wie sie HARTING unter Zusatz von kohlensauren Alkalien erhielt“ (STEINMANN l. c.). Das ist so ziemlich alles, was STEINMANN durch Versuche ermittelt hat. In einer späteren Mitteilung (1899) werden dann noch einige Beobachtungen über die Dunkelfärbung des künstlich erzeugten „Conchyolins“ mitgeteilt, auf welche hier nicht näher einzugehen ist.

Man sieht, es handelt sich hier um nichts, was irgendwie über die Versuche HARTING's hinausginge, dessen Arbeit außerdem noch eine Menge von Anknüpfungspunkten für weitere Forschungen bietet, die STEINMANN gar nicht berührt hat. Ich erinnere nur an den so auffallenden Einfluß einer Beimischung von Calciumphosphat auf die Gestaltung der sphäritischen Gebilde.

Je weniger eindringend STEINMANN's Versuche waren, desto weitgehender sind dagegen die daraus gezogenen Folgerungen. So sehr ich die Bedeutung sphäritischer Strukturen für den Aufbau der Molluskenschalen anerkenne — und ich glaube, in der vorliegenden Arbeit dieselbe sogar zuerst für die Prismen der Najaden und für die Gehäuse der Gastropoden erwiesen zu haben — so wenig Berechtigung scheint mir auf Grund unserer heutigen Kenntnisse vorzuliegen, die Molluskenschalen kurzweg als Aggregate von „Calcosphäriten“ in dem bisher gebräuchlichen Wortsinne, d. h. runder, radiärstrahliger Kalkgebilde mit organischer Grundlage zu bezeichnen, wie es vielleicht schon für die Skelete der Madreporarien zulässig erscheint. „Der Unterschied zwischen einem künstlich erzeugten Calcosphäriten und einer *Orbulina*- oder *Globigerina*-Schale besteht nach STEINMANN nur darin, daß letztere einen centralen Hohlraum und Wandporen besitzen. Die Anordnung und Beschaffenheit der Kalkspatkrystalle ist die gleiche; daher liefern beide das optische Bild eines Sphärokrystalles. Zwischen einer *Globigerinen*- und einer Molluskenschale ohne Perlmutterschicht existieren aber nur formelle Unterschiede.“ Erinnert

man sich dabei nur der homogen krystallinischen Prismen mariner Lamellibranchier, sowie der wunderbaren Strukturverhältnisse der Gastropodenschalen, so wird man das Ungerechtfertigte der Schlußfolgerung STEINMANN's ohne weiteres zugeben.

Noch weniger aber kann man die höchst eigenartigen Ansichten gerechtfertigt finden, zu welchen STEINMANN bezüglich der Bildungsweise des Schalenkalkes und der dabei wirksamen chemischen Kräfte gelangt. Als Ursache der Ausscheidung von kohlen-saurem Kalk bei Zusatz von Chlorcalcium zu Eiweiß wird wunderlicher Weise schon bei dem oben erwähnten Grundversuch eine „Zersetzung“ des letzteren unter Abscheidung von kohlen-saurem Ammoniak bezeichnet, obgleich vorher ausdrücklich angegeben wurde, daß das „schwach alkalische, klare und geruchlose Eiweiß“ frisch aus dem Ei entnommen war. STEINMANN glaubt sogar, daß das Verhalten bei Zusatz von CaCl_2 „vielleicht geeignet ist, um den Beginn der Zersetzung der Eiweißsubstanz selbst schärfer erkennen zu lassen, als das mit den bisherigen Erkennungsmitteln möglich ist“. Ich meine, viel näher liegend wäre doch wohl die Annahme einer Wechselwirkung zwischen dem im Eiweiß stets enthaltenen Natriumkarbonat und dem Chlorcalcium gewesen.

In konsequenter Weiterverfolgung seiner Vorstellungen über die chemische Ursache der Kalkabscheidung gelangt nun schließlich STEINMANN zu seiner früher schon kritisierten Fäulnis-theorie.

„Bekanntlich“, sagt er, „entsteht die Molluskenschale durch Verhärtung (Verkalkung) einer strukturlosen, eiweißhaltigen Schleim-masse, welche vom Epithel des Mantels erzeugt wird; aus derselben geht sowohl die Porzellanschicht wie auch die Perlmutter-lage hervor . . . Wird Chlorcalciumlösung zu Molluskenschleim (!) zugesetzt, so scheiden sich, einerlei ob derselbe an und für sich unter natürlichen Verhältnissen Schale bildet (Unio) oder nicht (Limax), zahlreiche Calcosphäriten aus, während derselbe Schleim, sich selbst überlassen, weniger reichliche oder gar keine Kalk-ausscheidung liefert. Hieraus geht hervor, daß die Schalen-substanz auch aus dem umgebenden Medium Kalksalze niederschlägt und dadurch eine Volumvermehrung erfahren kann“ (bei Wassermollusken). Die relative Dickschaligkeit der marinen Mollusken im Vergleich mit der im allgemeinen dünnen Schale der Landmollusken würde nach STEINMANN hauptsächlich auf einer derartigen Einwirkung des umgebenden Mediums beruhen.

Ich glaube nicht, daß es nach allem, was in der vorliegenden Abhandlung mitgeteilt wurde, notwendig ist, die vorstehenden Sätze noch einer eingehenden Kritik zu unterwerfen. Nur die merkwürdige Behauptung STEINMANN's das Dickenwachstum der Schale durch Apposition oder besser durch einen chemischen Niederschlag von außen her betreffend möchte ich noch herausgreifen. Es wird nicht recht klar, wie sich STEINMANN eine solche direkte Mitwirkung des umgebenden Wassers eigentlich denkt. Daß es sich nicht um einen überall gleichmäßig erfolgenden Niederschlag auf der Schalenoberfläche handeln kann, ist ja selbstverständlich und erscheint schon dadurch ausgeschlossen, daß man ja thatsächlich über und auf dem Periostracum der Muscheln niemals Schalensubstanz findet. Es bliebe also nur eine Mitwirkung des Wassers an den normalen Wachstumszonen der Schale übrig, d. h. am Mantelrande und an der Manteloberfläche. Die letztere, von welcher erfahrungsgemäß das Dickenwachstum der Schale fast ausschließlich abhängt, ist aber doch vor jeder unmittelbaren Berührung mit Wasser völlig geschützt, und vom Mantelrande hängt im allgemeinen nicht sowohl das Dicken- als vielmehr das Flächenwachstum ab. Auch ist es ja sicher, daß während der Schalenneubildung (die außerdem nur zu einer bestimmten Zeit des Jahres erfolgt) der betreffende Mantelabschnitt mit dem Schalenteil, welcher wachsen soll, so lange in innigster Berührung steht und bleibt, bis das gelieferte Sekret erstarrt ist, so daß zunächst gar nicht recht einzusehen wäre, wie und wo denn eigentlich das Wasser einen Angriffspunkt finden sollte.

Fassen wir alles zusammen, so können wir mit voller Bestimmtheit Eines behaupten: STEINMANN's Eiweißversuch lehrt uns über den eigentlichen chemischen Vorgang der Entstehung von Calciumkarbonat bei der Bildung der Molluskenschalen gar nichts. Ja, man kann sogar sagen, daß durch den Nachweis der primären Ablagerung von Calciumphosphat beim normalen Wachstum der Schale unserer Land- und Süßwassermollusken die endgiltige Entstehung von kohlen-saurem Kalk nur um so unverständlicher erscheint. Die wichtige Rolle, welche das Phosphat bei der Schalenbildung spielt, ergibt sich auch schon daraus, daß gerade zur Zeit des Wachstums die Gewebe des Mantelrandes (bei *Helix*) außerordentlich reich sind an phosphorsaurem Kalk, wie sich leicht auf mikrochemischem Wege mittels Kalilauge nachweisen läßt. Auch hat ja schon vor längerer

Zeit BARFURTH den Nachweis geliefert, daß bei *Helix* der in den Kalkzellen der Leber aufgespeicherte phosphorsaure Kalk bei der Schalenbildung Verwendung finden kann, wie sich besonders bei der Ausbesserung von Verletzungen des Gehäuses, sowie namentlich bei der Bildung des besonders phosphatreichen Winterdeckels (*Epiphragma*) zeigen läßt.

Im Hochsommer sind die Kalkzellen der Leber zahlreich und die einzelnen Zellen mit Körnern von Calciumphosphat geradezu vollgepfropft; je näher der Winter kommt, desto mehr nimmt sowohl die Zahl der Kalkzellen als auch der in ihnen liegenden Kalkkörner ab. BARFURTH hat sich von dieser Thatsache nicht nur mit dem Mikroskop, sondern auch durch quantitative Untersuchung überzeugt. Bestimmt man den Aschengehalt der bei 100° C getrockneten Lebersubstanz bei *H. pomatia* zu verschiedenen Jahreszeiten, so findet man sehr beträchtliche Schwankungen. Nach BARFURTH beträgt bei eingedeckelten Individuen von *Helix pomatia* mitten im Winter der Aschengehalt der trockenen Lebersubstanz 10,26 Proz. Sobald aber die Tiere im Frühjahr den Deckel abgeworfen haben und zu fressen beginnen, steigt der Aschengehalt der Leber rapide. BARFURTH fand im Mai 20,24 Proz., im September 25,72 Proz. Asche in der Trockensubstanz der Leber. Es scheint, daß die Schnecken Kalk nicht nur mit der gewöhnlichen Nahrung, sondern auch als solchen aufnehmen. So berichtet LEYDIG (Ueber Verbreitung der Tiere im Rhöngebirge etc., S. 118): „Die lebenden Schnecken benagen das leere Gehäuse oder bemächtigen sich des Kalkes wenigstens insoweit, daß nur das Chitinhäutchen übrig bleibt.“ Auch CLESSIN bemerkt, „daß unsere Gehäusemollusken ihr Kalkbedürfnis durch Belegen kalkhaltiger Erden und Steine ergänzen müssen und daß der mit der Nahrung aufgenommene Kalk unter keiner Bedingung hinreichend ist, das zum Hausbau nötige Material zu liefern“. BARFURTH sah sowohl *Arion empiricorum* als auch *H. pomatia* in Schutt- und Aschehaufen und an alten Mauern Kalk fressen und beobachtete auch oft, daß *H. pomatia* den Rand der eigenen Schale abnagte, wenn sie nicht genug Nahrung hatte (l. c.).

Da nun, wie BARFURTH fand, der hohe Aschen- (also auch Ca-) Gehalt der Leber im Herbst unmittelbar nach dem Eindeckeln wieder enorm (auf etwa 10 Proz.) herabsinkt, so liegt die Vermutung nahe, daß dies mit der durch die Bildung des Winterdeckels veranlaßten bedeutenden Ausschei-

dung von Kalk zusammenhängt, was um so wahrscheinlicher wird, wenn man berücksichtigt, daß gerade der Deckel im Gegensatze zur Schale einen beträchtlichen Gehalt an Ca-Phosphat zeigt. So enthält nach B. WIEKE (BRONN's Klassen und Ordngn., S. 1187) das Epiphragma von *Helix*:

CaCO ₃	86,75	Proz., die Schale dagegen	90,07	Proz.
MgCO ₃	0,96	"	0,98	"
Phosphors. Erden	5,36	"	0,85	"
" Eisen	0,15	"		"
Kieselerde	0,35	"	1,15	"
Organ. Substanz	6,42	"	0,95	"

Auch DÖRING (Untersuch. über die chem. Zusammensetzung der Pulmonatenschalen, Dissert. Göttingen 1871, S. 33) fand im Epiphragma 5,8668 Proz. phosphorsauren Kalk und BARFURTH 3,83 Proz. Phosphorsäure. Da nun in der Haut, bezw. im Mantelwulst, von welchem letzteren nicht nur die Schale, sondern auch der Deckel gebildet wird, für gewöhnlich kein Phosphat, sondern nur CaCO₃ sich findet, so wird man es mit BARFURTH als wahrscheinlich betrachten müssen, daß das Phosphat des Deckels wesentlich aus dem Lebervorrat stammt, der ja ausschließlich aus Phosphat besteht. Zu Gunsten dieser Annahme spricht vor allem der Umstand, daß nach BARFURTH der Mantel kurz vor dem Eindeckeln verhältnismäßig reich an Phosphorsäure ist, die sonst darin fast gänzlich fehlt, während die Leber entsprechend ärmer an Phosphaten geworden ist, und zwar zeigte sich, daß der Winterdeckel fast genau so viel Phosphorsäure enthält wie die aus der Leber verschwundenen anorganischen Bestandteile.

Es erhebt sich nun naturgemäß die Frage, ob der Kalkvorrat der Leber eventuell auch dem Schalenbau zu gute kommt, in welchem Falle freilich entsprechend der abweichenden Zusammensetzung der Schale, die ja fast nur CaCO₃ enthält, eine irgendwo stattfindende Umsetzung des Ca-Phosphates der Leber angenommen werden müßte. BARFURTH hat auch diese Frage auf experimentellem Wege zu entscheiden versucht und gefunden, daß in der That der Kalkgehalt der Leber bei *Helix pomat.* eine erhebliche Verminderung erfährt, wenn der Bedarf des Tieres an Kalk steigt, indem man es durch teilweise Entfernung der Schale zwingt, die Schäden auszubessern. „Während bei normalen Sommertieren die Mineralbestandteile der Leber 25,72 Proz. der Trockensubstanz

ausmachten, betrug bei 4 Tage vorher operierten Tieren nur noch 16,99 Proz.“ Kontrollversuche zeigten, daß das Absinken des Aschen-(Kalk-)Gehaltes nicht auf das Fasten der Versuchstiere zu beziehen ist. BARFURTH, welcher die Meinung vertritt, daß das CaCO_3 der „Kalkdrüsen“ vorzugsweise dem Schalenbau dient, ist geneigt, dem Leberkalk unter normalen Verhältnissen hierfür nur geringe Bedeutung beizumessen und in demselben nur ein „Reservematerial, das in Fällen der Not zur Verwendung kommt“, zu sehen. Nun wird aber sicher die Hauptmasse des CaCO_3 aus den Kalkdrüsen in fester Form ausgeschieden und dem Schleime beigemischt, während die Schalenbildung ebenso sicher auf der Ausscheidung einer von bestimmten Epithelzellen bereiteten kalkhaltigen Lösung beruht, aus welcher das CaCO_3 erst nachträglich in bestimmten Formen auskristallisiert. Schreibt man nun den Mantelepithelien die Hauptrolle bei der Schalenbildung zu, so muß diesen das Material und vor allem der Kalk irgendwie und irgendwoher zugeführt werden. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß hierbei vorwiegend der in der Haut selbst abgelagerte Kalk Verwendung findet, man müßte sonst wohl eine merkliche Abnahme desselben während des Gehäusebaues konstatieren können, wenn die betreffenden Individuen fasten. Daß, wie oft hervorgehoben wird, gerade der Mantelwulst, also die Stelle, wo die Schale anwächst, bei den Gehäuseschnecken besonders reich an Kalk- (resp. auch Schleim-)Drüsen ist, erklärt sich leicht, wenn man die Bedeutung des kalkhaltigen Schleimes als Schutz- und Verteidigungsmittel des gerade nur an dieser Stelle verwundbaren Tieres berücksichtigt. So erscheint es daher als das Wahrscheinlichste, daß mit dem Blute gelöster Kalk, der entweder direkt aus der Nahrung stammt oder aus den Kalkdepots (in erster Linie wohl der Leber), über welche das Tier verfügt, denjenigen Mantelpartien, welche Schalensubstanz ausscheiden sollen, zugeführt wird. Nach C. SCHMIDT (12) wäre der Kalk als „basisches Kalkalbuminat“ im Blute enthalten und würde durch die Thätigkeit der Epidermis teils als kohlen-saurer Kalk ausgeschieden, teils als phosphorsaurer Kalk dem Organismus wieder zugeführt. Die Rolle des in der Haut und sonst im Bindegewebe (Gefäße) abgelagerten kohlen-sauren Kalkes dürfte eine nach Umständen ziemlich wechselnde sein. Das Wichtigste bleibt jedenfalls immer die Ausscheidung mit dem Schleim, der, wie es scheint, durch den Kalk zäher und fester wird. Schon SEMPER (l. c.) hat ferner darauf hingewiesen, daß „die dichtereren Kalkmassen, wie

man sie namentlich auch im Fuße entwickelt antrifft, dazu bestimmt zu sein scheinen, der äußeren Haut eine gewisse Festigkeit zu verleihen“, und BARFURTH deutet die Möglichkeit an, daß jene oben schon erwähnte Wanderung des in den Leber- und Eingeweidegefäßen der Nacktschnecken abgelagerten CaCO_3 im Herbst ebenfalls dem Zwecke dient, die Haut im Winter widerstandsfähiger zu machen. Vergleichende Bestimmungen des Kalkgehaltes der Haut im Sommer und Winter liegen leider nicht vor. Wenn man die außerordentlich bedeutenden Verluste an Kalk berücksichtigt, welche die Landschnecken gerade während der Zeit regster Lebensthätigkeit erleiden, so wird es verständlich, daß sich Kalk an allen irgend verfügbaren Stellen gespeichert findet. Es erscheint daher auch die Annahme SEMPER'S (l. c. S. 380) keineswegs unwahrscheinlich, daß, wie die Leber, so auch das Bindegewebe als „eine kalkführende Vorratskammer anzusehen sei, die in Zeiten der Not und des Mangels von ihren aufgespeicherten Schätzen hergeben muß zum Gedeihen des Besitzers“.

In wesentlichen Punkten dürfte sich der Prozeß der Schalenbildung bei den im Wasser lebenden Mollusken kaum abweichend gestalten, obwohl ja der besonders bei sehr vielen Lamellibranchiern ganz verschiedene Bau der Schalen auf gewisse Verschiedenheiten hinweist. Auch hier scheint die Leber vielfach als Kalkdepot zu fungieren, denn „Kalkzellen“ finden sich nach FRENZEL in außerordentlich großer Verbreitung. Bei *Paludina* fand LEYDIG Kalk in Form kugeliger Konkretionen in Bindestanzzellen der Haut abgelagert (Lehrb. d. Histol., S. 104), und auch bei Muscheln sollen im Mantelgewebe reichlich Kalkkörnchen enthalten sein (PAGENSTECHER, Allgem. Zool., Bd. IV, S. 493). Nach SEMPER finden sich in dem den Magen umgebenden Bindegewebe bei *Lymnaeus stagnalis* reichlich Zellen, welche CaCO_3 in Form von ziemlich großen rundlichen oder ovalen, unkrystallinischen Konkrementen erhalten (Z. f. wiss. Zool. Bd. VIII, S. 362, Fig. 3).

Eine physiologische Erklärung der Schalenbildung der Muscheln, wie sie auf Grundlage der Sekretionstheorie stattfinden soll, hat schon v. HESSLING zu geben versucht. Nach ihm zerfällt der aus dem Innern des Tieres stammende, schalenbildende Stoff bei seiner Absetzung auf der Oberfläche des Mantels durch die Kohlensäure des Wassers in unauflösliches Conchiolin und in kohlensauren Kalk. Die oft polygonale Zeichnung der

Häutchen soll durch das Zusammenfließen der einzelnen, von den Zellen ausgeschiedenen Albuminattröpfchen entstanden sein.

Aehnlich äußert sich auch PAGENSTECHEK (Allgem. Zool., Bd. IV, S. 493), welcher glaubt, daß das Sekret, welches zum Zwecke der Schalenbildung geliefert wird, sich durch einen besonders hohen Kalkgehalt auszeichnet, und hält es mit Rücksicht auf das Verhalten des Calciumkarbonates und der Eiweißkörper in Bezug auf Kohlensäure (? B.) „im allgemeinen für begreiflich“, daß aus der abgesonderten Flüssigkeit „sich der Kalk zum Teil aussondert, während der organische Anteil mit Festhaltung eines anderen Teiles des Kalkes hautartig fest wird“, „wenngleich die Einzelheiten des chemischen Vorganges nicht übersehbar sind“.

Besondere Bedeutung für die einschlägigen Fragen kommt aus älterer Zeit den Arbeiten von C. SCHMIDT zu (12), der schon im Jahre 1845 ausgedehnte Experimente über die physiologisch-chemischen Vorgänge bei der Schalenbildung anstellte und dabei zu Resultaten gelangte, die noch heute unser volles Interesse verdienen. Vergleicht man die klaren und unzweideutigen Auseinandersetzungen SCHMIDT's mit vielen später geäußerten Anschauungen über denselben Gegenstand, so kann es nicht zweifelhaft sein, welche mehr Beachtung verdienen. Es sei gestattet, hier nur auf einige Punkte der SCHMIDT'schen Untersuchung hinzuweisen, die mit Rücksicht auf das bereits Mitgeteilte von besonderer Bedeutung sind. Bei der Analyse des Mantelgewebes vom *Anodonta* und *Unio* ergab sich stets ein enormer Gehalt an phosphorsaurem Kalk (über 14 Proz.), während der zwischen Schale und Mantel enthaltene formlose Schleim beim Einäschern fast nur kohlen-sauren Kalk zurückließ. Da solcher Schleim mit Säuren nicht aufbraust, „Oxalsäure jedoch sogleich einen dicken, weißen, aus oxalsaurem Kalk und Albumin bestehenden Niederschlag hervorbrachte“, schloß SCHMIDT auf das Vorhandensein einer löslichen, leicht zersetzbaren Verbindung von Kalk und einem Eiweißkörper, die er als „basisches Kalkalbuminat“ bezeichnet. Dieses sollte nun „als formlose Masse gegen die Schale hin abgesondert werden, um als solches fast unorganisiert, den Gesetzen der Krystallisation folgend, zur Verdickung derselben beizutragen“, während Calciumphosphat wieder in den Kreislauf zurückkehren sollte. Man wird diesen zunächst rein hypothetischen Annahmen eine besondere Bedeutung

nicht beizumessen brauchen und doch die Wichtigkeit des Nachweises so großer Mengen von Calciumphosphat im schalenbildenden Mantelgewebe anerkennen müssen, besonders in Hinblick darauf, daß, wie ich gezeigt habe, vorzugsweise phosphorsaurer und nicht kohlen-saurer Kalk primär beim Schalenwachstum von *Helix* und *Anodonta* abgelagert wird.

Damit ist auch die neuerdings von MOYNIER DE VILLEPOIX vertretene Ansicht widerlegt, die sonst ganz plausibel klingt. Er glaubte, daß der Kalk, mit Eiweißsubstanzen gemengt, im schalenbildenden Sekrete enthalten sei und zwar gelöst als doppeltkohlen-saures Salz. („Le carbonate de chaux absorbé par l'animal ou résultant de la décomposition dans l'organisme des sels de chaux absorbés, doit s'accumuler dans les cellules épithéliales de celui-ci d'où il est expulsé au dehors, en mélange avec l'albumine, sous forme de mucus. Mais encore faut-il que ce carbonate soit sous une forme soluble. Il m'a paru simple et conforme aux procédés habituels de la nature, d'admettre que c'est à la faveur de l'acide carbonique provenant des combustions de l'organisme, que le sang peut se changer du carbonate calcaire, qu'il transporte ainsi dissous, jusqu'aux cellules épithéliales. Le mucus une fois déversé au dehors par ces dernières, la cristallisation du calcaire ne serait plus qu'une question de séparation moléculaire: la dissociation du bicarbonate en dissolution dans le liquide devant forcément amener la cristallisation du carbonate en mélange avec l'albumine à l'état de calcosphérites de formes variables.“)

Man sieht, daß wir weiter denn je davon entfernt sind, die Ablagerung von kohlen-saurem Kalk seitens tierischer Organismen als eine „einfache chemische Reaktion“ zu begreifen, und daß es sich hier wie in so vielen anderen Fällen offenbar um sehr verwickelte chemische Prozesse der lebendigen Zellen handelt, als deren Endresultat kohlen-saurer und phosphorsaurer Kalk in bestimmtem Mischungsverhältnis auftritt¹⁾. Dagegen dürfen wir vielleicht schon jetzt behaupten, daß einige Aussicht besteht, die zum Teil höchst komplizierten Strukturen der Molluskenschalen zu

1) Vergl. meinen inzwischen im *Biolog. Centralblatt* (1901, S. 343) erschienenen Aufsatz „Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer“. Die dort beschriebenen Krystalle habe ich seither auch aus dem Blute von *Helix pomatia* erhalten.

deuten, ohne einen direkten gestaltenden Einfluß der lebendigen Zellen anzunehmen. Wenn ich also auch durchaus auf dem Standpunkt stehe, mit STEINMANN die Schalenbildung in dem Sinne nicht als einen unmittelbaren vitalen Prozeß anzusehen, als die feste Mineralsubstanz ihre spezifische Form unabhängig vom lebenden Plasmakörper und außerhalb desselben erhält, so muß doch andererseits auf das nachdrücklichste betont werden, daß ohne allen Zweifel jeder durch eine besondere Struktur ausgezeichneten Schalenschicht auch ein besonders geartetes, von besonderen Zellen bereitetes Sekret entspricht, aus dem sich unter Bedingungen, die zur Zeit noch nicht hinlänglich klargestellt erscheinen, aber jedenfalls nichts mit einer durch Fäulnis bewirkten Eiweißzersetzung zu thun haben, jene charakteristischen Formen ausscheiden.

Wenn irgendwo, so hat hier die entwicklungsmechanische Richtung Aussicht auf Erfolg, und ich hoffe die Beweise dafür in einer nächsten Mitteilung über künstliche Erzeugung von Schalenstrukturen zu liefern.

Litteraturverzeichnis.

- 1) JOHN MURRAY and ROB. IRVINE, Coral reefs and other carbonate of lime formations in moderne seas. *Nature*, Vol. XLIII, 1890.
 - 2) CURT HERBST, *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. LV, 1892, und *Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel*, XI.
 - 3) FORCHHAMMER, On the composition of sea water. *Philosoph. Transact.*, Vol. CLV, 1865.
 - 3a) W. S. ANDERSON, The solubility of carbonate of lime in fresh and sea water. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, Vol. XVI, 1889.
 - 4) IRVINE and WOODHEAD, Secretion of carbonate of lime by animals. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, Vol. V, No. 16.
 - 5) G. ROSE, Ueber die heteromorphen Zustände der kohlen sauren Kalkerde. *Abh. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin*, 1858.
 - 6) MOYNIER DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, T. XXVIII, 1892.
 - 7) W. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, Untersuchungen über nicht-celluläre Organismen, Berlin 1877.
 - 8) v. GÜMBEL, Ueber die Beschaffenheit der Molluskenschalen. Brief an DAMES, in *Z. d. D. Geolog. Ges.*, 1884.
 - 9) EHRENBAUM, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1885.
 - 10) THIELE, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1893. (Ueber die Molluskenschale.)
 - 11) F. MÜLLER, Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. *Zool. Beitr. von A. SCHNEIDER*, 1885.
 - 12) C. SCHMIDT, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere, 1845.
 - 13) VALENTIN, Untersuchungen der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Lichte, 1861.
 - 14) V. v. EBNER, Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen, Leipzig 1882.
 - 15) — Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. XCV, 1. Abt., 1887, März-Heft.
 - 16) LONGE et MER, *Compt. rend. de séanc. de l'Acad. d. Sc.*, 1880.
 - 17) Gräfin M. v. LINDEN, Entwicklung der Skulptur und Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1896.
 - 18) P. HARTING, Recherches de morphol. synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Amsterdam 1872.
 - 19) T. TULLBERG, Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. *Schwed. Akad. d. Wiss.*, 1881.
-

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Pinna*; zwischen den großen farblosen liegen vereinzelt kleine schwarze Prismen („black cells“ CARPENTER'S).

Fig. 2. Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Anodonta*, nahe der Schalenoberfläche; die dunklen Prismen sind hier in der Uebersicht.

Fig. 3. Querschliff durch die Prismenschicht von *Meleagrina margaritifera*, sehr deutliche Querstreifung, zahlreiche auskeilende Prismen; a Perlmuttersubstanz, im Querschnitt gesehen; b „Füßchen“ der Prismen.

Fig. 4. Flächenschliff durch gekerbte (gelappte) Prismen von *Anodonta*.

Fig. 5. Isoliertes Prisma von *Pinna* mit deutlicher Querstreifung und Kannellierung.

Fig. 6. Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Pinna*, entkalkt.

Tafel II.

Fig. 7. Einige entkalkte Prismen von *Meleagrina* (Zeiß A, 4).

Fig. 8. Teil eines entkalkten Prismas von *Meleagrina*, stärker vergrößert (Zeiß D, 4); Spalten und Vakuolen in der Wandsubstanz.

Fig. 9a und b. Aus einem entkalkten Flächenschliff durch gelappte Prismen von *Anodonta*; Schichtung in der Querrichtung und organische Längssepten (Zeiß D).

Fig. 10. Auflösung einer auskeilenden Prismenlage in ein System mäandrischer, von organischer Substanz (Conchiolin) durchsetzter Kalkwülste.

Fig. 11. Tangentialschliff (Flächenschliff) durch Perlmutter von *Anodonta*.

Fig. 12. Querschnitt durch Mantelrand, Periostracum und Prismenschicht am Schalenrande einer jungen *Anodonta*; Ursprung des Periostracums (*P*) in der unteren Mantelfalte (*a*); zwischen der jungen Prismenschicht (*pr*) und der Oberfläche des sie bildenden Epithels (*e*) der oberen Mantelfalte, liegt eine Schicht erhärteten, amorphen Sekretes, welches noch deutlich die Abdrücke der absondernden Epithelzellen erkennen läßt (*s*). (Nach MOYNIER DE VILLEPOIX.)

Fig. 13. Prismenentwicklung bei *Anodonta*.

Fig. 14a. Ebensolches Präparat, entkalkt.

Fig. 14b. Aeltere Prismen, entkalkt und im optischen Querschnitt gesehen. Sehr deutliche Schichtung, die einzelnen Schichten als konzentrische Kreise erscheinend.

Tafel III.

Fig. 15. Junger Schalenrand von *Anodonta*. Entwicklung der Prismen, die linke Hälfte des Präparates in gewöhnlichem Lichte, die rechte zwischen gekreuzten Nicols gesehen; Sphäritenkreuze.

Fig. 16. Dünner Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Anodonta* zwischen gekreuzten Nicols; Sphäritenkreuze und Schichtungsringe.

Fig. 17. Stück einer ganz jungen Austernschale; Mosaik großer Sphäriten in der homogenen organischen Grundlage (*Periostacum*).

Fig. 17a. Ein einzelner solcher Sphärit in gewöhnlichem Lichte.

Fig. 18. *Helix aspersa*. Schalenrand eines ganz jungen wachsenden Exemplares im polarisierten Lichte (gekreuzte Nicols), abwechselnd helle und dunkle Zonen (Anwachsstreifen).

Fig. 19. Ein Teil einer hellen Zone desselben Präparates, stark vergrößert (Zeiß D, 4); dunkle und helle stalaktitenförmige Kalkgebilde (gekreuzte Nicols).

Fig. 20. Flächenansicht der innersten Kalkschicht von *Helix pomatia*. Dünnschliff zwischen gekreuzten Nicols; helle und dunkle verzweigte Bänder als Ausdruck auf der schmalen Kante stehender Kalkplättchen, die entsprechend verzweigt (aufgesplittert) und ineinander verfalzt sind (Zeiß C, 3).

Fig. 21. *Helix pomatia*. Sphäritennetz von einem neugebildeten Schalenrand, der, im Wachsen begriffen, teilweise zerstört worden war.

Fig. 22. *Helix pomatia*. 3 ziemlich große Sphäriten aus einer 2 Tage alten regenerierten Schalenpartie.

Tafel IV.

Fig. 23. *Mitra cucumerina*. Die eine Hälfte eines Längsschliffes durch die Spindelachse; die 3 Schichten der Schale am Rande deutlich zu sehen (10mal vergr.).

Fig. 24. *Mitra cucumerina*. Das zwischen den Linien *a* und *b* eingeschlossene Stück der Schalenwand stärker vergrößert (Zeiß C, 3); äußere und innere Blätterschicht; die einzelnen Plättchen erscheinen hier, von der Kante gesehen, als schmale, abwechselnd hellere und dunklere Bänder (*a* und *i*); in der mittleren Blätterschicht (*m*), deren Elemente von der Fläche gesehen werden, treten die sich kreuzenden Kalkfasern benachbarter Plättchen deutlich hervor.

Fig. 25. Teil der inneren und mittleren Blätterschicht des vorigen Präparates, noch stärker vergrößert (Zeiß D, 3); die abwechselnde Längsfaserung und Punktierung der benachbarten Plättchen tritt deutlich hervor, ebenso der Uebertritt von Kalkfibrillen aus einer in die andere Schicht.

Fig. 26. Teil desselben Präparates, bei schräger Beleuchtung gezeichnet, um die Querstreifung (Bündelbildung) innerhalb der punktierten Plättchen zu zeigen.

Fig. 27. *Oliva peruviana*. Teil eines Querschliffes der Schalenwand. In der Mitte die mittlere Blätterschicht, deren Elemente hier von der Kante gesehen werden, beiderseits begrenzt von der äußeren resp. inneren Blätterschicht, deren Elemente hier im Gegensatz zu Fig. 24 von der Fläche gesehen werden und daher dieselben Streifensysteme erkennen lassen wie jene der mittleren Blätterschicht in Fig. 24.

Fig. 28. *Helix pomatia*. Teil eines wachsenden Schalenrandes nach Behandlung mit Karminlösung, bei schwacher Vergrößerung gezeichnet; am freien Rande (a) Beginn der parallel nebeneinander verlaufenden Hohlrinnen mit den eingeschlossenen Fasersträngen.

Fig. 29. *Helix pomatia*. Gleiches Präparat wie Fig. 28. Teil von 2 Fasersträngen, stark vergrößert, mit dazwischen liegender Epithelzeichnung des Periostracums.

Tafel V.

Fig. 30. *Helix pomatia*. Junger, wachsender, häutiger, noch rein organischer Schalenrand; Anfang von 3 Hohlrinnen mit Körnchenzügen; dazwischen das längs- und quengerippte Periostracum (Zeiß D, 3).

Fig. 31. *Helix pomatia*. Teil eines mit spindelförmigen Körperchen erfüllten Hohlkanales vom jungen, wachsenden Schalenrande.

Fig. 32. *Helix pomatia*. Teil vom Schalenrande eines ganz jungen, dem Ei entnommenen Exemplares; Mosaik von großen Scheibchen aus phosphorsaurem Kalk; die dunklen, unregelmäßigen Schollen bestehen aus kohlsaurem Kalk (Zeiß D, 3).

Fig. 33. 2 Scheibchen des vorigen Präparates, stark vergrößert (Zeiß, Apochrom.).

Fig. 34. *Helix pomatia*. Erster Beginn der Kalkablagerung am wachsenden Schalenrande: sehr kleine Scheibchen von Calciumphosphat (Zeiß, Apochrom.).

Fig. 35. *Lymnaeus stagnalis*. Entwicklung der zweiten (inneren) Stalaktitenlage, die sich mit der ersten rechtwinklig kreuzt. Flächenansicht der jungen Schale (Zeiß D, 3).

Fig. 38. *Helix pomatia*. Innerste Schicht eines an Stelle einer Verletzung neugebildeten (2 Wochen alten) Schalenstückes, a im gewöhnlichen, b im polarisierten Lichte (zwischen gekreuzten Nicols). Dünnschliff. Vergl. Beschreibung im Text. (Zeiß D, 3.)

Tafel VI.

Fig. 36. Querschnitt durch den Mantelwulst von *Helix aspersa* nach MOYNIER DE VILLEPOIX; man sieht die Falte, in welcher das Periostracum entspringt, *w* die drüsige Zellenlage, welche wahrscheinlich die erste Anlage der Kalkschicht liefert.

Fig. 39. Ein gleiches Präparat von *Helix pomatia*; etwas ältere Ausbesserung (4 Wochen).

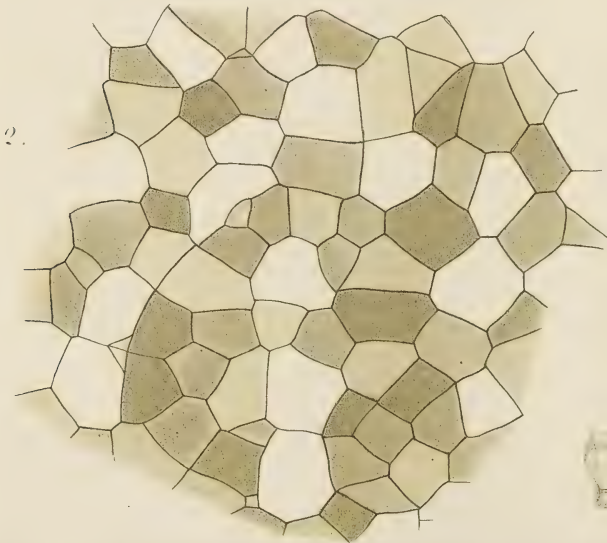
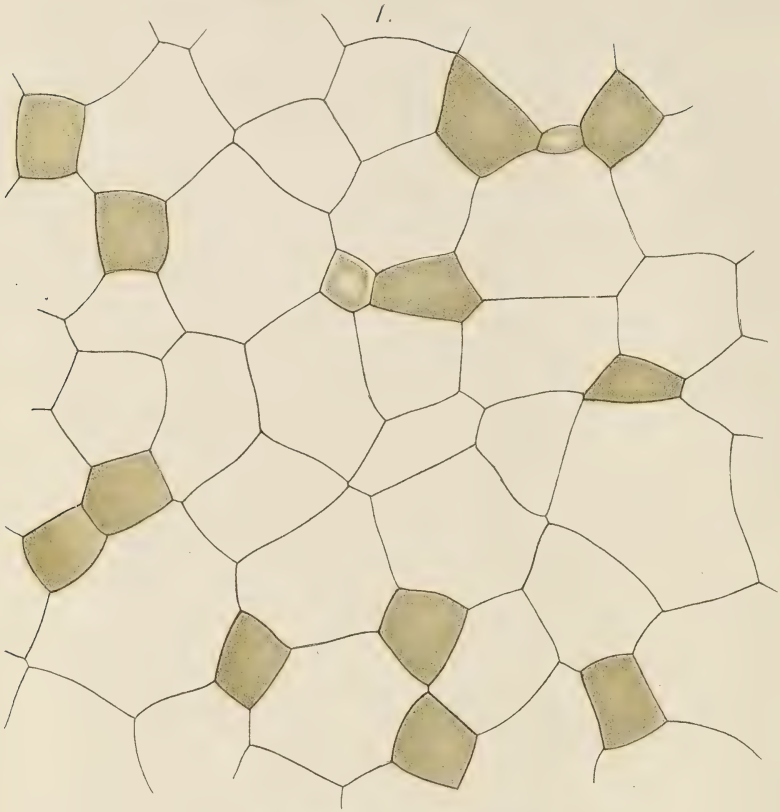
Fig. 37 und 37a. *Helix pomatia*. Mosaik großer, gegeneinander abgeplatteter Sphäriten in der zuerst gebildeten Deckschicht einer Schalenverletzung.

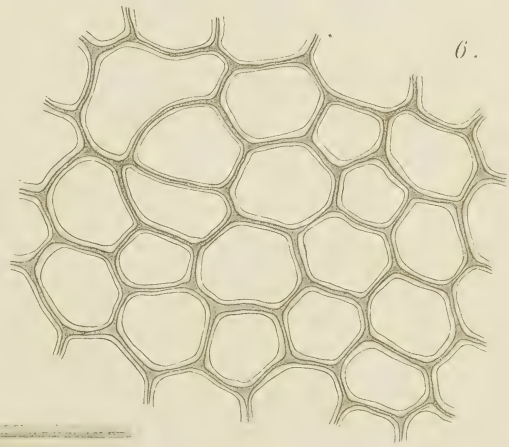
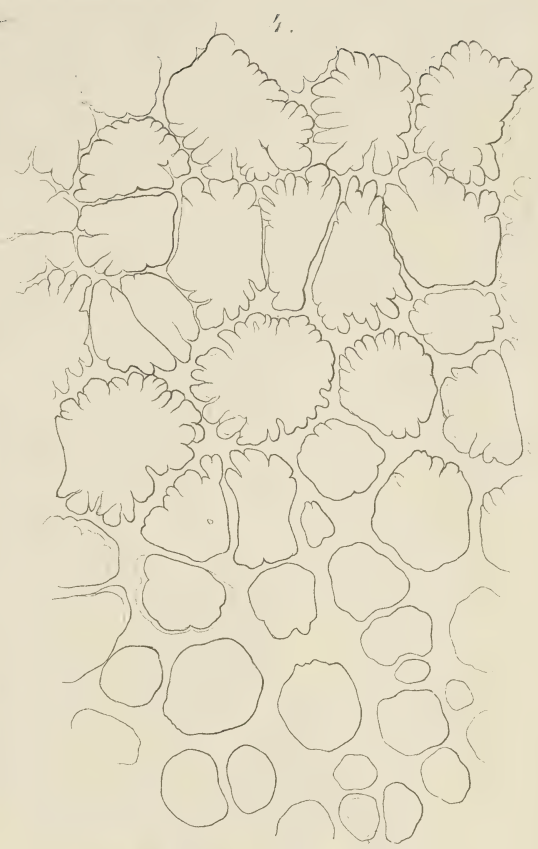
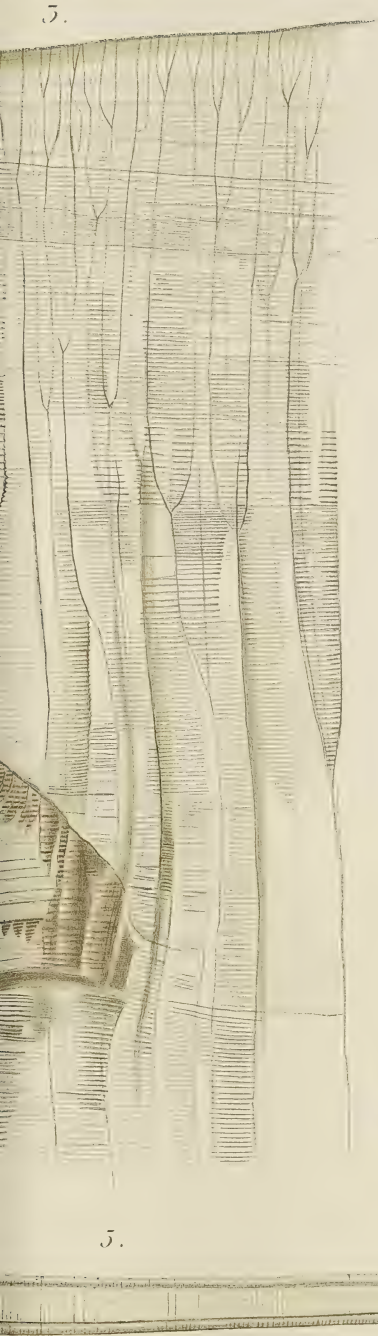
Fig. 40. Rhomboëdrische Krystalle von kohlensaurem Kalk, nach 1 Tag an Stelle einer Verletzung an der Manteloberfläche gebildet (*Helix pomatia*).

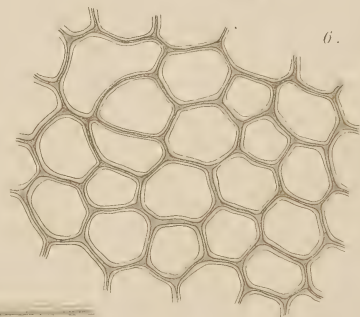
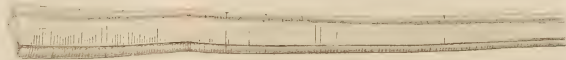
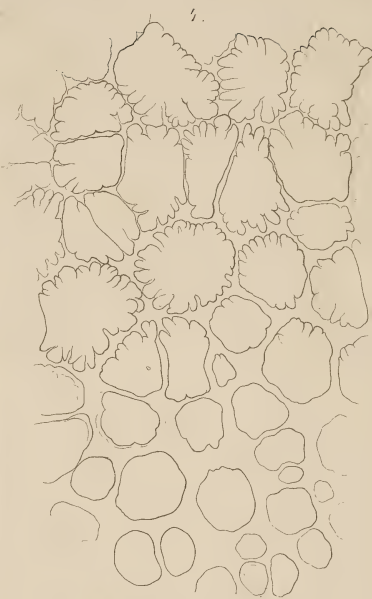
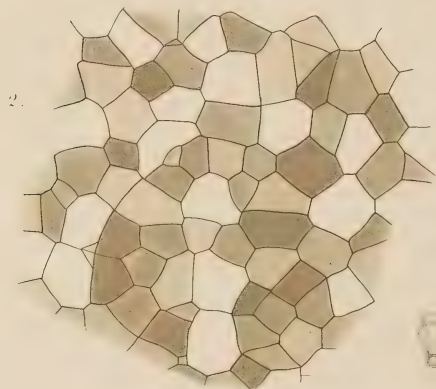
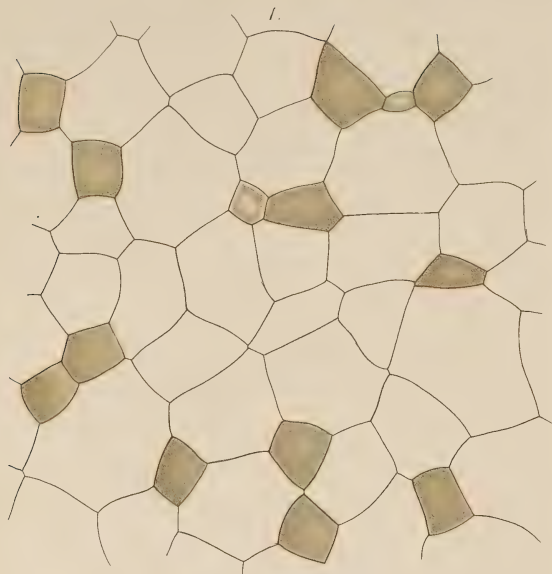
Fig. 41. *Helix pomatia*. Innerste Schicht eines an Stelle einer Verletzung neugebildeten (6 Wochen alten) Schalenstückes. Typische Bänder- (Blätter-)Struktur, wie an der ganz normalen Innenschicht (Zeiß C, 4).

Fig. 42. *Limax (agrestis?)*. Stück des Schälchens, schwach vergrößert (Zeiß A, 3).

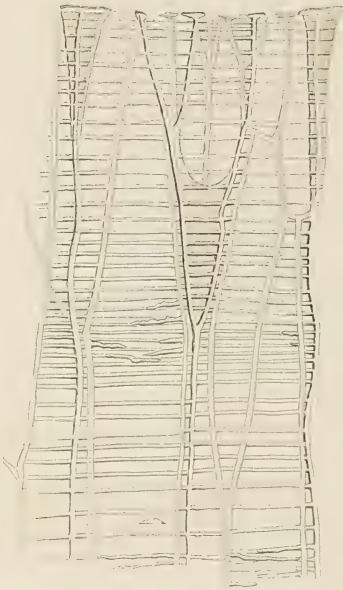
Fig. 43. Partie desselben Präparates, stärker vergrößert (Zeiß C, 4).





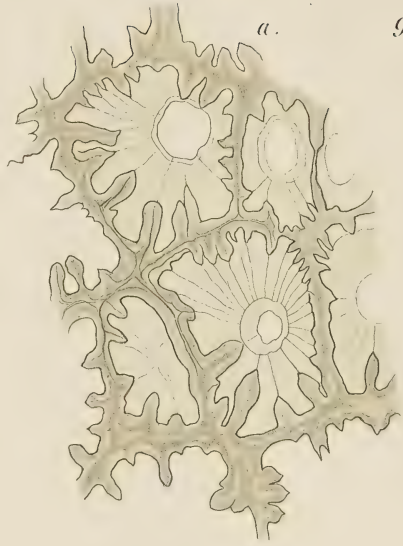


7.

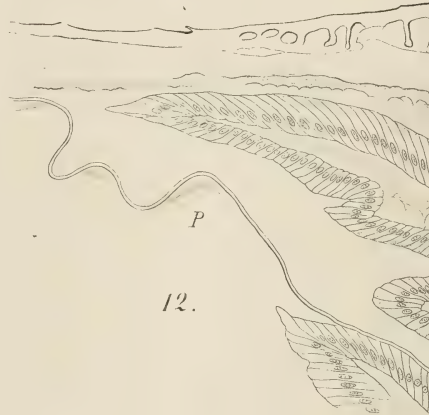
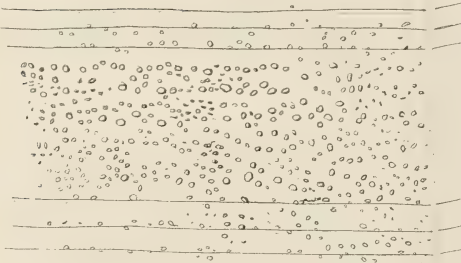


a.

9.

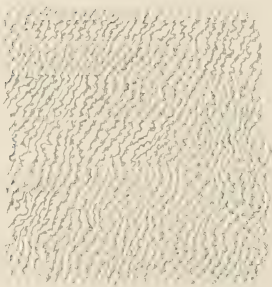


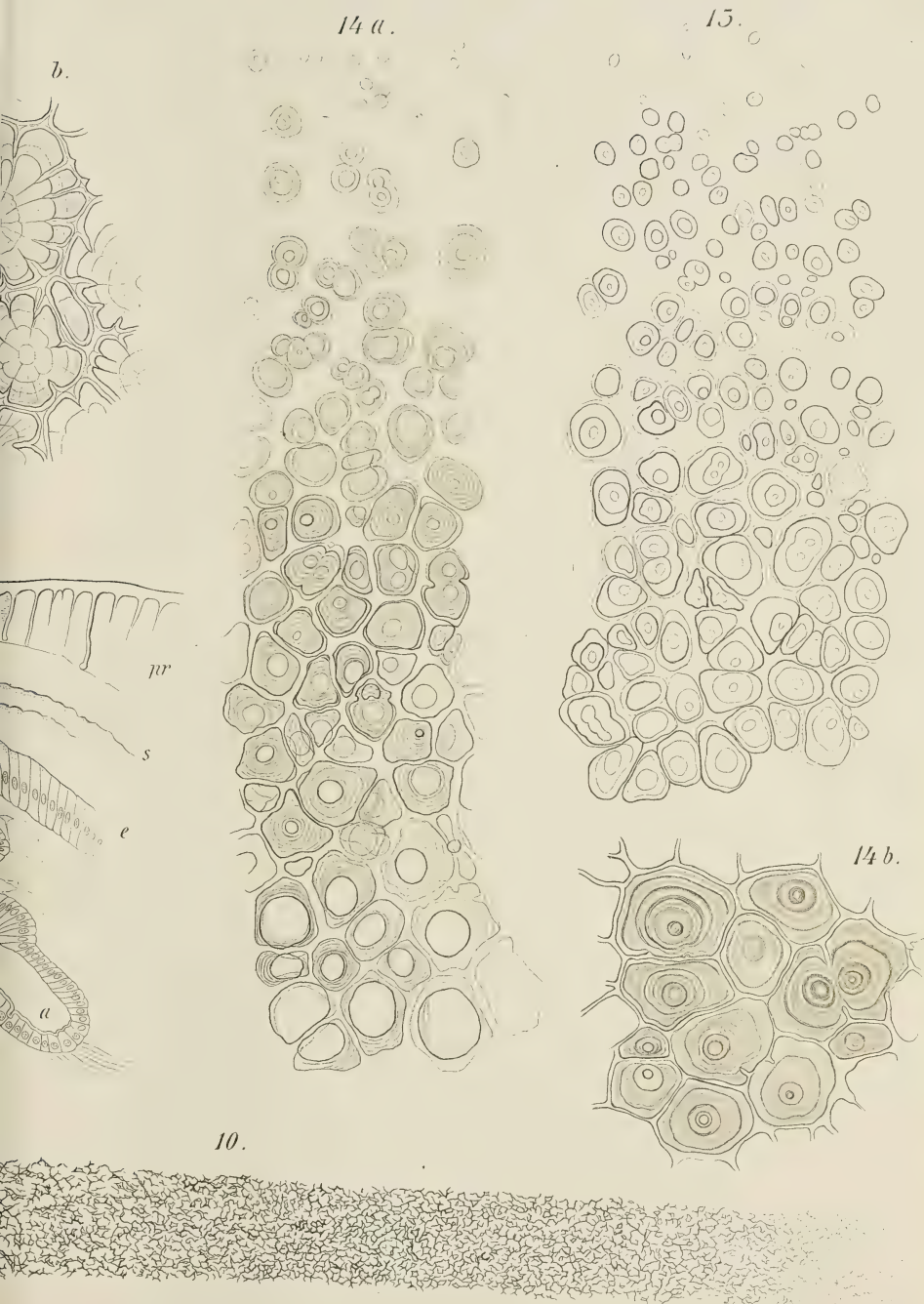
8.

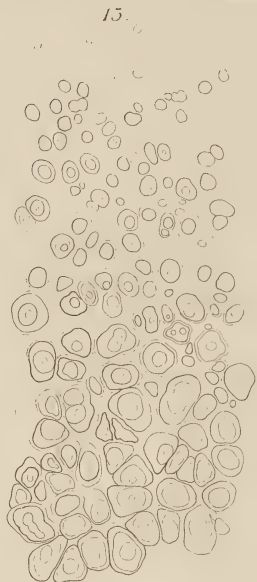
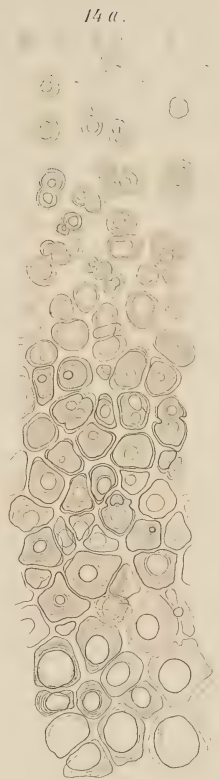
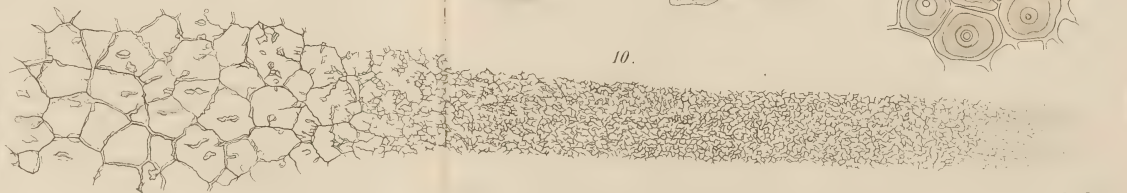
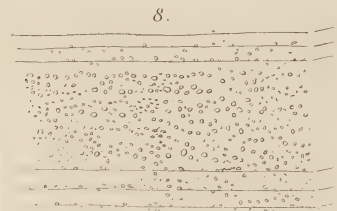
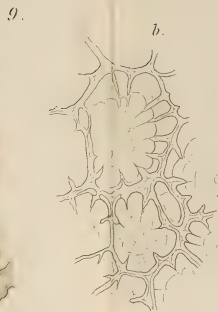
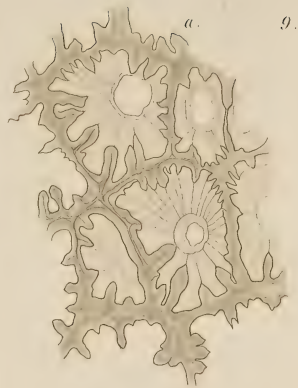
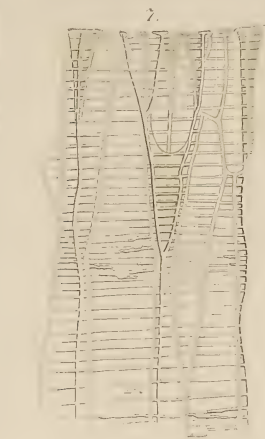


12.

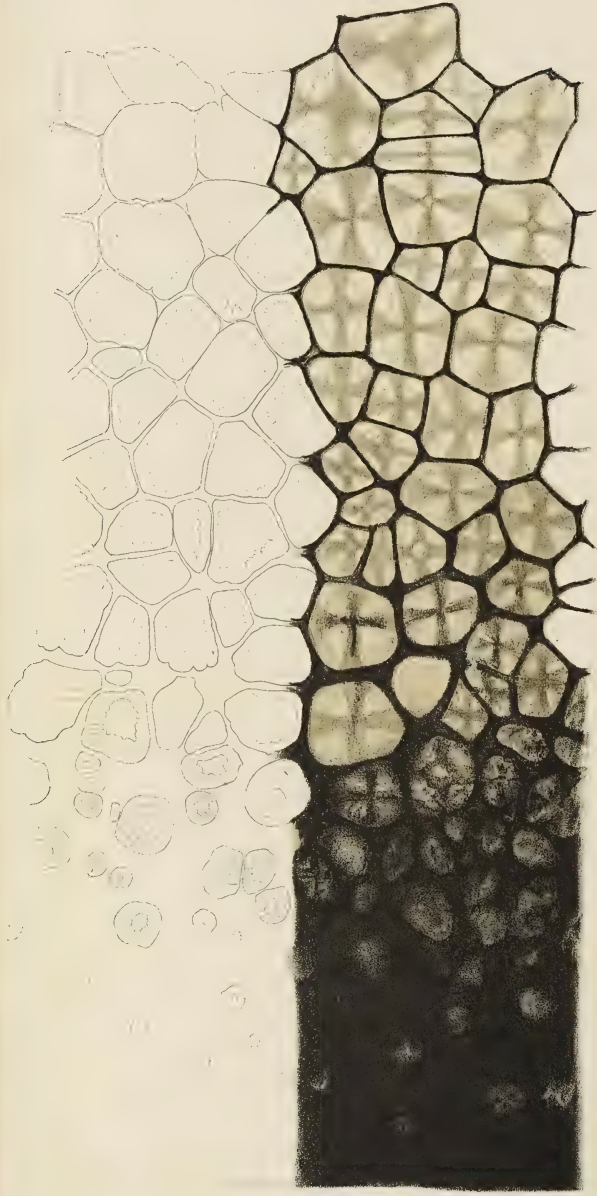
11.



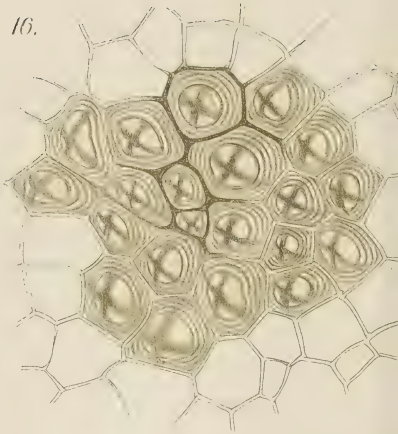




15.



16.



20.



17a.

19.



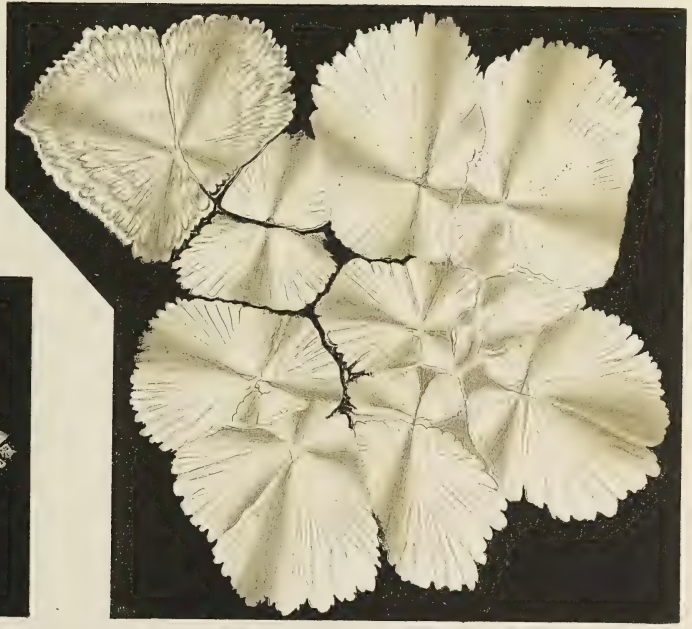
18.

22.

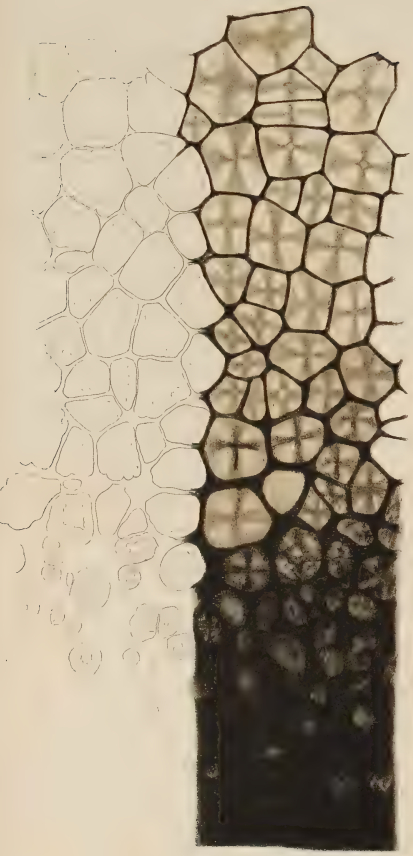


17.

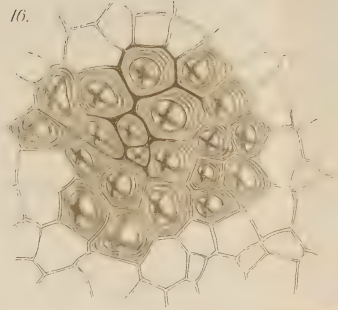
21.



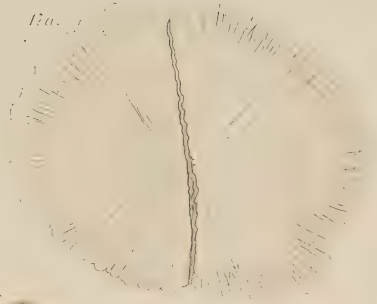
15.



16.



17a.



19.



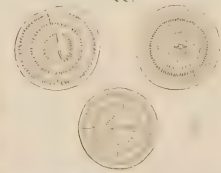
18.



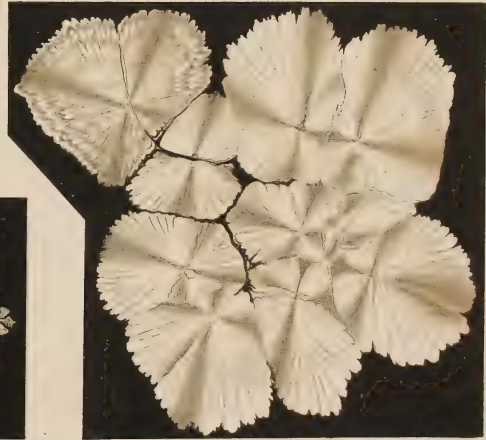
20.



22.



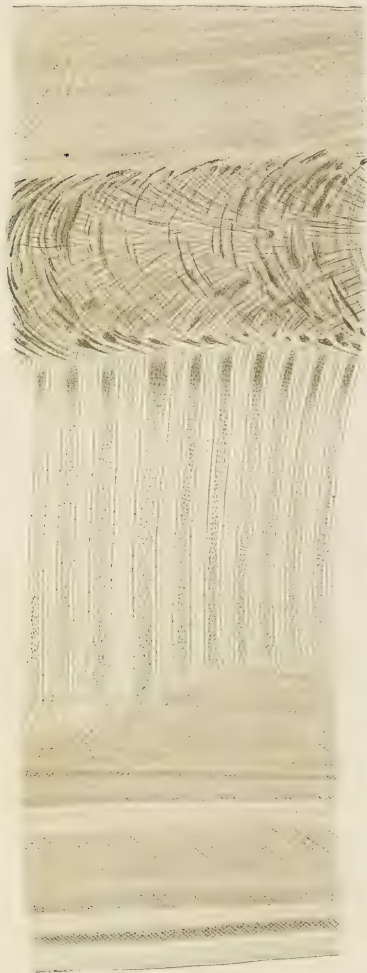
17.



21.



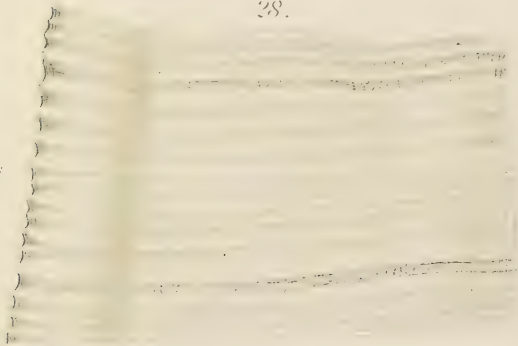
27.

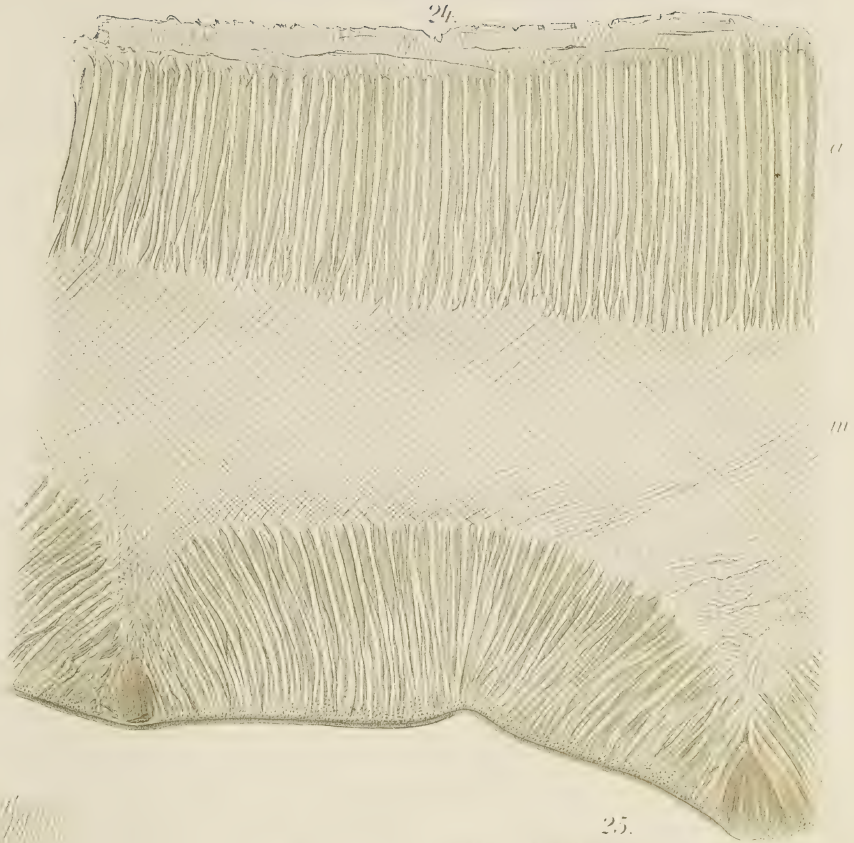


23.



28.



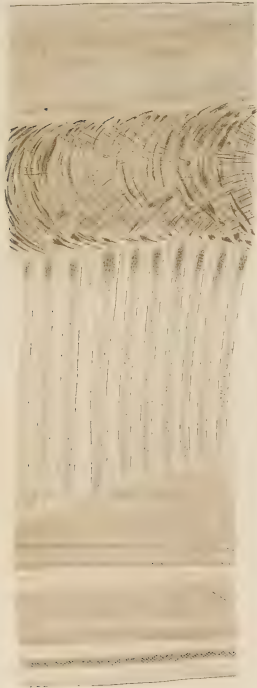


29.



25.

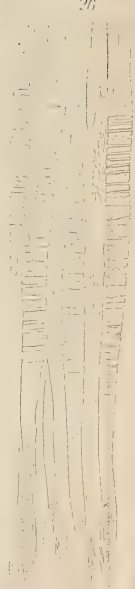
27.



23.



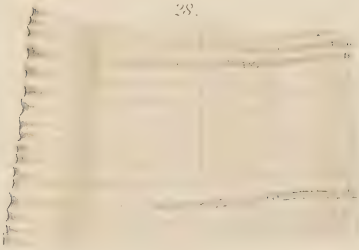
26.



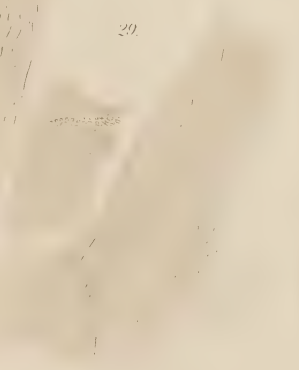
24.



28.



29.



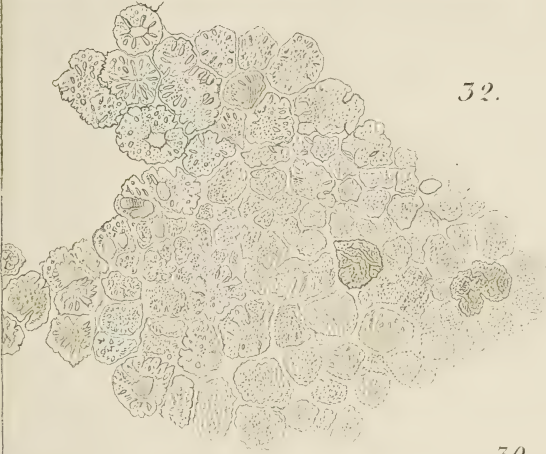
25.



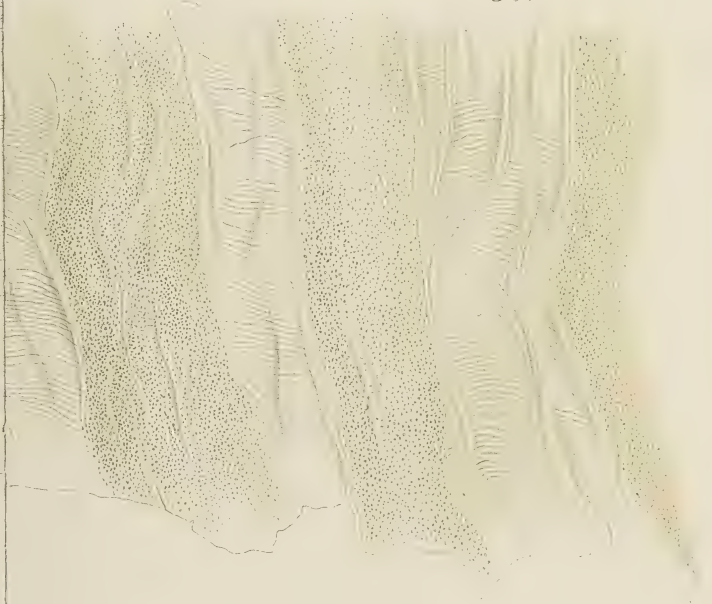
56.



52.



50.



51.

54.

53.

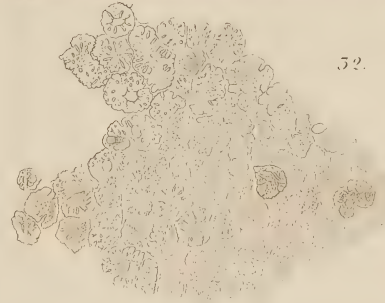
56.



58a.

58b.

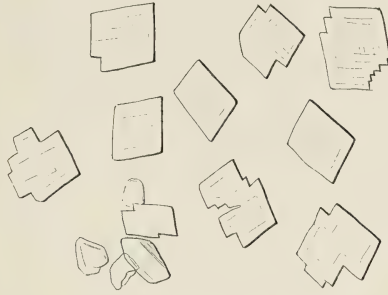
52.



50.

55.

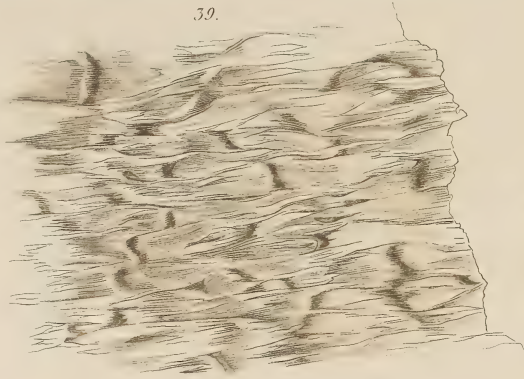
40.



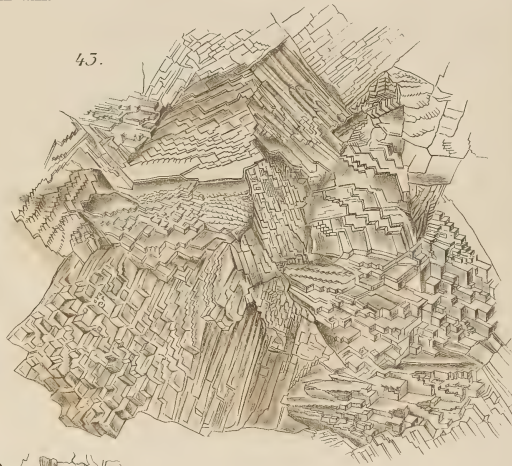
41.



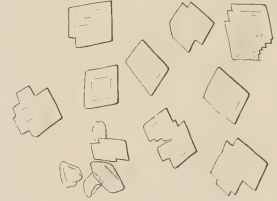
39.



43.



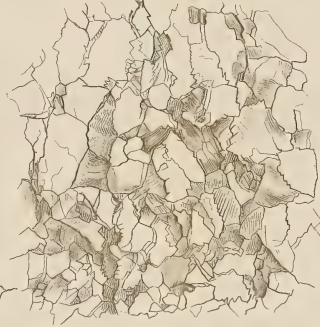
40.



37.



42.



44.



37a.



41.

