© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Lebensformen und Entwicklungsrichtungen der Muscheln.

Von **Wilhelm Kühnelt**, Wien.

In einer Reihe von Arbeiten (K. 1930, 1931, 1933 a, 1933 b, 1937, 1938 a, 1938 b, 1939, 1942 und 1951) wurde versucht eine Anzahl extremer Typen von Muscheln in funktionell anatomischer Beziehung zu analysieren und ihren wahrscheinlichen phylogenetischen Entwicklungsgang darzustellen. Zur Vervollständigung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet haben ferner die Arbeiten von C. M. Yonge (1936, 1939, 1948, 1949, 1951 a, 1951 b, 1952 a, 1952 b, 1952 c und 1953 a, 1953 b) sehr viel beigetragen. Zusammen mit zahlreichen Einzelarbeiten anderer Autoren ergibt sich schon ein ziemlich anschauliches Bild der innerhalb der Muscheln vorhandenen, funktionell deutbaren Typen (Lebensformen) und ihrer mutmaßlichen Ableitung von weniger spezialisierten Formen. Es schien somit wünschenswert ein Gesamtbild der verschiedenen Ausprägungen des Muschelkörpers in Beziehung zu den vorwiegend mechanischen Einflüssen des jeweiligen Lebensraumes zu geben und auf die zahlreichen in dieser Hinsicht beobachteten Konvergenzen hinzuweisen. Letztere drängen sich bekanntermaßen bei den Muscheln so auf, daß so ziemlich alle früheren Systeme diese Merkmale an Stelle der stammesgeschichtlich bedeutungsvollen, viel weniger auffälligen Organisationsmerkmale in den Vordergrund gestellt haben. Für den Ökologen scheint mir eine solche Übersicht insofern von Bedeutung zu sein, als sie die innerhalb der ganzen Klasse der Muscheln in einheitlicher Weise wirksamen Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise klarstellt.

Protobranchiata.

Nuculidae: Morphologisch und phylogenetisch primitive Muscheln mit Ctenidien. Der Atemstrom tritt am Vorderende in die Mantelhöhle ein. Der sehr bewegliche Fuß ist am Vorderende zugespitzt und in seinem hinteren Abschnitt mündet eine Schleimdrüse, die als Vorläufer der Byssusdrüse anderer Muscheln angesehen wird. Die Fußmuskulatur ist sehr stark differenziert und dieser Zustand wurde von Pelseneer (1911) als ursprünglich angesehen, während Drew (1899) und Heath (1937) ebenso wie Yonge (1939) diese starke Differenzierung als abgeleitet ansehen. Die Schale besteht aus einer Konchinschicht, einer „Rippenlage" (= Vorstufe der Prismenschicht), bei der die einzelnen Prismen lang bandförmig sind, und einer Perlmutterschicht. Das Ligament ist amphidet. Unter den Wirbeln liegt in einer dreieckigen Grube ein Resilium, das nicht an die Oberfläche rückt, sondern einem nach innen gerichteten Vorsprunge

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

der Schloßplatte (Chondrophor) aufsitzt. Das Schloß ist taxodont. Die Mundlappen haben einen Appendix. Diese Tiere sind meist in tieferem, ruhigem Wasser in der obersten Schichte von Sandboden eingegraben.

Solenomyidae: Durch auf lange Strecken verwachsene Mantelränder von den übrigen Protobrachiaten abweichend. Der Wasserstrom tritt durch eine vordere Öffnung in den Mantelraum ein. Da die Tiere aber im Sediment eingegraben leben, füllt sich der Mantelraum leicht mit Detritus. Dieser wird durch starke Kontraktion der Adduktoren aus der Mantelhöhe ausgepreßt. Da die Schalenränder in beträchtlicher Breite unverkalkt sind, also nur von dem pergamentartigen Periostrakum gebildet werden, kann sich dieser Rand bei starker Kontraktion der Adduktoren nach innen einfalten, wodurch das Lumen der Mantelhöhle nahezu ganz schwindet und alles Wasser ausgepreßt wird (Drew 1900, Morse 1913).

Die Schale ist zylindrisch und stark verlängert. Sie besteht aus einer sehr dicken Konchinschicht und einer Prismenschicht, die durch die starke Streckung der einzelnen Prismen den Übergang zwischen der Rippenlage der Nuculiden und den normalen Prismenschichten anderer Muscheln darstellt. Die Perlmutterschicht fehlt. Das Schloß ist reduziert. Ein amphidetes Ligament ist ausgebildet und unter den Wirbeln liegt auf einem durch Stützpfeiler mit der Schale fest verbundenen Condrophor das Resilium. Im Zusammenhang mit dieser Anordnung ergeben sich Verhältnisse, die sich in vergleichbarer Form nur bei den Anatiniden wiederfinden. Dadurch, daß die Dicke der Schale sehr verringert ist, aber das Resilium direkt unter den Wirbeln steht und nicht bei weiterem Wachstum in schiefe Lage gerät, ist die Gefahr einer mechanischen Trennung von Schloßrand und Chondrophor gegeben. Durch den vom Chondrophor schief nach vorn an die Schale verlaufenden Stützpfeiler wird hier eine feste Verbindung erreicht, sodaß durch die Kontraktion des vorderen Adduktors der ganze Apparat in normaler Weise funktioniert. Da aber der Chondrophor nach rückwärts keinen Strebepfeiler abgibt, ist hier keine Konstruktion vorhanden, die eine normale Kraftübertragung bei Kontraktion des hinteren Adduktors gewährleistet. Dieser liegt außerdem infolge der Streckung der ganzen Schale weit hinten, weshalb seine Kontraktion ein langes Stück der Schale auf Biegung beansprucht. Dazu kommt noch, daß infolge der Reduktion der Perlmutterschicht und den auf die Längsachse senkrechten Verlauf der gestreckten Prismen ein Zerbrechen der Schale in dieser Richtung erleichtert wird. Es war mir nicht möglich, eine einigermaßen erwachsene Solenomya zu finden, bei der die beiden Klappen nicht hinter dem Chondrophor einen queren Sprung aufweisen. Daß dieses Zerspringen der Schale beim lebenden Tier vor sich geht, ergibt sich daraus, daß die verletzten Stellen von innen her mit Konchin wieder verkittet sind (Abb. 1). Es zeigt sich also, daß die mit dem Leben im Sand und Schlamm zusammenhängende Reduktion der Schalendicke bei den Protobranchiaten mit zwei ganz verschiedenen Anordnungen des Ligamentes kombiniert sein kann. Bei Malletia, die vermutlich auf Formen mit stark schief gestelltem Resilium zurückgeht, ergeben sich keine weiteren Komplikationen, als daß das Resilium zwischen vorderem und hinterem Ligament an die Oberfläche rückt. Bei Solenomya,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die ein gerades vom Schloßrand nach innen gerichtetes Resilium besitzt, ergeben sich Verhältnisse, die vom mechanischen Standpunkt als sehr ungünstig bezeichnet werden müssen.

Lediidae (Nuculanidae): Im Gegensatz zu den anderen Protobranchiaten sind hier Siphonen ausgebildet und der Wasserstrom tritt von hinten in den Mantelraum ein. Die Ctenidien sind hier hoch spezialisiert mit geringer Zahl von Cilien. Die Kiemen bilden hier eine mit quergestreifter Muskulatur versehene Membran, die als Septum die Mantelhöhle durchzieht. Durch pumpende Bewegungen dieses Septums wird der Wasserstrom erzeugt.

Leda: Siphonen vorhanden, miteinander verwachsen. Körper verlängert, Insertion des hinteren Retraktors, im Zusammenhang damit in

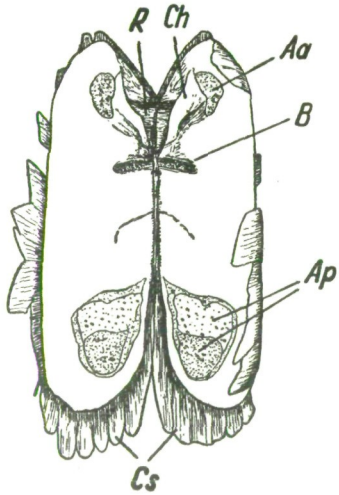

Abb. 1: Solenomya parkinsonii, geöffnete Schale von unten gesehen (Länge 78 mm).

einzelne Bündel aufgelöst. Mundlappen mit langem Anhang, der einen eigenen Retraktor besitzt. Die Anhänge werden wie bei Yoldia zur Nahrungsaufnahme verwendet. Ligament und Schloß wie bei den Nuculiden. Chondrophor meist nicht über die Schloßplatte nach innen vorspringend. Schale mitunter sehr gestreckt (Leda lanceolata). Bewohner schlammigen Bodens, meist in größerer Tiefe. Die Muscheln sind meist in den Untergrund eingegraben und es ragt nur ein kleiner Teil der Schale hervor.

Yoldia: Im allgemeinen mit Leda übereinstimmend, aber Chondrophor oft stark nach innen vortretend. Ein Extrem in dieser Richtung ist Yoldia thraciaeformis (Abb. 2). Schale hinten abgestutzt, Siphonen stark entwickelt. Sohle des Fußes anstatt nach unten nach vorn gerichtet, ähnlich wie bei den ebenfalls senkrecht im Boden steckenden Soleniden.

Malletia: Von Leda besonders durch den Bau des Ligamentes abweichend. Das schon bei einigen Nuculiden schief liegende Resilium drängt

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sich zwischen prosodeten und opistodeten Teil des Ligamentes und dringt an die Oberfläche vor. Die sehr dünnschaligen Malletiaarten leben ebenfalls eingegraben im Meeresboden.

Eutaxodonta.

Arcidae:

Arca: Besonders durch die mächtige Entwicklung des Byssusapparates und die damit zusammenhängende Verbreiterung der Area gekennzeichnet. Mit diesen Verhältnissen hängt auch die Persistenz der Trennung der beiden Herzkammern und die Ausbildung des „multivinkulären" Ligamentes zusammen. Dauernd mit Byssus befestigte, auf der Oberfläche von Felsen lebende Tiere (K 39).

Anomalocardia: Von Arca durch schmäleres Ligamentfeld und Reduktion des Byssus und seiner Retraktoren unterschieden. Schalen stark verdickt. Im Sand an der Flachküste lebende Arten (K 39).

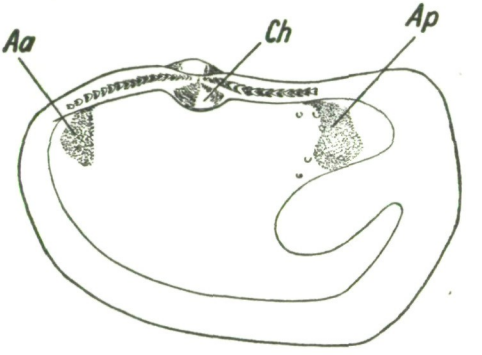

Abb. 2: Yoldia thraciaeformis, rechte Klappe von innen (Schalenlänge 57 mm).

Barbatia: Ebenfalls mit schmaler Area, aber mit mäßig entwickeltem Byssus. Bei an der Oberfläche von Felsen befestigten Arten ist das Wachstum der Schale an der Befestigungsstelle gehindert, es wächst also das vordere Ende langsamer als das hintere, wodurch sich ungleichseitige Formen ergeben, die als erste Stadien einer Reduktion des vorderen Körperabschnittes gelten können (Abb. 3). Einige Barbatiaarten zeigen die Tendenz, in Spalten und Höhlungen von Felsen einzudringen und sich dort mit Byssus zu befestigen. Diese Eigentümlichkeit führt bei Barbatia barbata, die sich meist in Lithodomuslöchern aufhält, zur Ausbildung zylindrischer Schalenformen, ohne daß unregelmäßige Deformationen auftreten (K 30). Andere Barbatia- und Scapharcaarten kehrten zur Lebensweise am Sandstrand zurück und reduzierten den Byssus. Der schon während des Aufenthaltes am Felsstrand reduzierte Fuß kann nicht wieder vergrößert werden, die Muschel liegt dann frei mit einer Klappe dem Untergrund auf. Die schon durch den asymmetrischen Verschluß der Byssusspalte angebahnte Torsion der Schale wird verstärkt und ergibt als Extremform Parallelepipedum tortuosum (K 30).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Cucullaea: Bei der sehr bauchigen, dünnschaligen Cucullaea concamerata ist der Byssus reduziert, während der Fuß erhalten bleibt. Er dürfte eine größere Bedeutung für die Fortbewegung haben, da ein eigener, an der Hinterseite der Apophyse des vorderen Adduktors ansetzender Protraktor ausgebildet ist. Cucullaea concamerata ist eine Form des Sandgrundes in tieferem, ruhigem Wasser.

Bathyarca: Die dünnschaligen Tiefseeformen der Gattung Bathyarca bilden eine Falte am Hinterrande des Mantels aus, die funktionell einem Siphonalseptum entspricht, da sie Einströmungs- und Ausströmungsöffnung trennt. Vermutlich ragt nur das Hinterende der Schale aus dem Schlamm hervor und unter solchen Umständen ist die Trennung der beiden nahe aneinander verlaufenden Wimperströmungen in der Mantelhöhle eine allgemein zu beobachtende Erscheinung.

Limopsidae:

Limopsis: Durch amphidetes Ligament und einfaches, unter den Wirbeln gelegenes, dreieckiges Resilium von den Arciden verschieden.

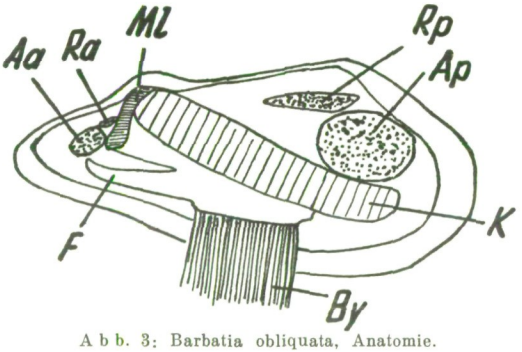

Abb. 3: Barbatia obliquata, Anatomie.

Byssusdrüse in der Mitte des nach vorn und hinten in eine Spitze ausgezogenen Fußes gelegen. Ein eigener Protraktor des Fußes setzt unter dem vorderen Adduktor an. Bewohner von Sandböden.

Philobryinae: Bei den tiefseebewohnenden Philobryinen führt die schon bei Limopsis angebahnte Verkleinerung des vorderen Adduktors zu seiner Reduktion (Adacnarca nitens) (Abb. 4 a), bei Philobrya und Hochstetteria sogar zu einem vollständigen Verschwinden (Abb. 4 b). Die Reduktion des Adduktors und des ganzen vorderen Körperabschnittes, durch die die Wirbel eine terminale Lage erhalten, dürfte auch hier mit dauernder cephalothetischer Befestigung an submarinem Aufwuchs zusammenhängen. Infolge der geringen Bewegung des Wassers sind aber die mechanischen Auswirkungen hier nicht so auffällig wie bei anderen Familien, wie Mytiliden und Carditiden.

Pectunculidae: Ligament multivinkulär wie bei Arca. Schalen meist dickbauchig. Körper sehr hoch (in dorsoventraler Richtung). Fuß kräftig, Byssusapparat reduziert. Bewohner des Sandstrandes. Einzelne Arten stark lateral zusammengedrückt (Pectunculus pectiniformis), wo-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

durch eine habituelle Ähnlichkeit mit gewissen Heterodonten, wie Lucina, entsteht.

Schizodonta.

Trigoniacea:

Trigoniidae: Ligament amphidet mit sehr schief unter den Wirbeln liegendem, einfachem Resilium. Fuß nach vorn und hinten in eine Spitze ausgezogen, gut entwickelt. Byssusapparat reduziert. Schloß schizodont, in der Gegend des vorderen Adduktors durch einen kräftigen Strebepfeiler mit der Schale verbunden. Adduktoren relativ klein und nahe dem Schloßrand inseriert. Konchinschicht kräftig. Bewohner des Sandstrandes.

Unionacea:

Süßwasserbewohner mit gut entwickeltem Fuß. Byssus fehlt. Siphonen sehr kurz. Ligament amphidet (prosodeter Teil in Reduktion begriffen).

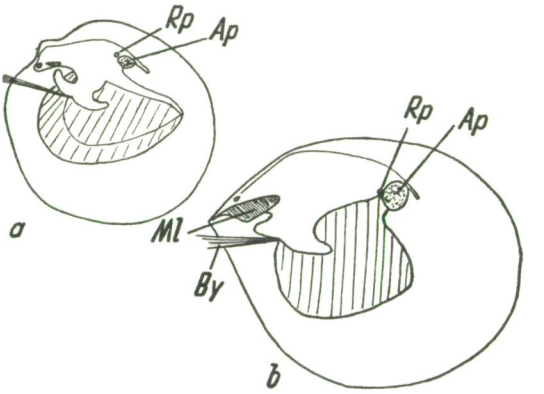

Abb. 4a: Adacnarca nitens (nach Pelseneer).
Abb. 4b: Philobrya sublaevis (nach Pelseneer).

Resilium einfach. Bei Bewohnern ruhigen Wassers (Anodonta) Reduktion des Schlosses und sehr dünne Schalen.

Mycetopus soleniformis: Schale zylindrisch. Fuß vorne zu einer Scheibe verbreitert. Lebt senkrecht eingebohrt im Schlamm.

Bolwantia soleniformis: Schale stark verlängert. Fuß sehr groß, kann nicht vollständig in die Schale zurückgezogen werden. Lebt in hartem Mergelboden reißender Flüsse eingebohrt. Vermutlich zu langsamer mechanischer Vergrößerung der von ihr bewohnten Bohrlöcher befähigt (K 42).

Aetheria: Mit einer Klappe (es kommen rechts und links aufgewachsene Stücke vor) am felsigen Grund afrikanischer Flüsse angewachsen. Infolge der pleurothetischen Festheftung Asymmetrie des Körpers. Unregelmäßige rundliche Form der Schale. Reduktion des Schlosses. Resilium ziemlich steil gestellt und zwischen vorderem und hinterem Ligament an die Oberfläche reichend. Fuß reduziert.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bartlettia ist eine südamerikanische Analogieform zu Aetheria, ist aber meist nicht so weitgehend verändert wie diese.

Mulleria ebenfalls pleurothetisch befestigt. Der vordere Schließmuskel ist reduziert.

Cyrenacea:

Mit langen, meist gestreckten Siphonen versehene, dünnschalige Süßwasserbewohner, die oft tief im Schlamm eingegraben leben. Byssus fehlt.

Heterodonta.

Astartacea:

Dickschalige Muscheln mit gut entwickeltem Fuß, mit Byssusdrüse. Körper in dorso-ventraler Richtung sehr hoch. Kiemen dadurch mit ihrer Längsachse beinahe senkrecht gestellt. Resilium in einer dreieckigen, schief unter den Wirbeln liegenden Grube (Crassatellidae) oder im Zusammenhang mit schwächerer Ausbildung des Schloßrandes an die Oberfläche unter das Ligament gerückt (Astartidae). Bewohner des Sandstrandes.

Carditacea:

Carditidae: Innerhalb der Carditiden finden sich Formen mit vollständig normalem, vorderem Adduktor und mäßig ausgebildetem Byssusapparat (z. B. Cardita incrassata), die sich am Sandstrand aufhalten, während bei ständig mit Byssus befestigten Arten eine Reduktion des vorderen Körperabschnittes zu beobachten ist, die zu Formen wie Cardita crassicostata führt (K 39).

Tridacnidae: An die anisomyaren Carditiden schließen sich die Tridacniden vollständig an, nur ist bei ihnen der vordere Adduktor vollständig reduziert und das allein übrigbleibende hintere Schalenfeld fächerartig ausgebreitet, eine Erscheinung, die mit der starken Vergrößerung des Mantelrandes zusammenhängen dürfte, auf dem Zooxanthellen leben, die der Muschel teilweise als Nahrung dienen (K 39).

Einige Arten, wie Tridacna crocea, können die von ihnen bewohnten Höhlen in Korallenriffen mechanisch durch schaukelnde Bewegungen der Schale erweitern, wobei der ausnehmend kräftige Byssus als Widerlager dient. Dagegen findet sich bei anderen Formen (Tridacna elongata) die Tendenz zum Verschluß der Byssusspalte und Reduktion des Byssus und seiner Retraktoren. Diese Spezialisation erreicht ihren Höhepunkt bei Hippopus (K 39). Die letztgenannten Arten liegen frei auf der Oberfläche von Korallenriffen. Der Umstand, daß gleichzeitig mit dem Byssus auch sein hinterer Retraktor reduziert wird, spricht gegen die Annahme von Vaillant (1865a), der dem Retractor posterior die Funktion eines accessorischen Adduktors zuschreibt.

Lucinacea:

Lucinidae: Bei den Luciniden finden sich zwei anscheinend mit der Umwelt in Beziehung stehende Ausbildungen sonst korrelativ wenig verbundener Organe. Die eine Gruppe, zu der Lucina exasperata, bengalensis und fragilis gehören, hat einen kurzen Fuß und an der Innenseite

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

des Mantels eigentümliche Lamellen, die von Semper (1880) als „Mantelkiemen" bezeichnet wurden. Keine deutliche Trennung zwischen Einströmungs- und Ausströmungsöffnung. Die andere Gruppe, zu der Lucina lactea und flabelliformis gehören, besitzt einen langen, wurmförmigen Fuß, keine „Mantelkiemen" und einen „Analsipho", der sich aber durch seine Einstülpbarkeit und das Fehlen eines Retraktors von den Siphonalbildungen der meisten anderen Muscheln unterscheidet. Allen Luciniden ist die Tendenz zur Bildung seitlicher Aussackungen des Eingeweidesackes, in denen Leber und Gonade liegen, gemeinsam.

Ungulinidae: Einzelne Ungulinaarten zeigen die Tendenz, in Felsspalten und Bohrmuschellöcher einzudringen, wo sie in eigentümlicher Weise deformiert werden. Zu aktiver Bohrtätigkeit sind sie nicht befähigt (K 33).

Erycinacea:

Die Vertreter dieser Gruppe, die sich morphologisch an die Lucinacea anschließen, weisen im Zusammenhang mit dem bei ihnen in allen Stadien vertretenen „Parasitismus" (Raumparasitismus — Kommensalismus — Ektoparasitismus — Entoparasitismus) Reduktionserscheinungen auf, die Schale, Ligament, die äußere Kieme, Fuß samt Byssusapparat und den vorderen Retraktor betreffen können (K 33). Während Eryciniden und Leptoniden als Raumparasiten in Höhlen von Krebsen angetroffen werden, finden sich Montacutaarten kommensalisch auf Seeigeln (Spatangus und Echinocardium) und auf Sipunculus nudus, Jousseaumiella auf dem Sipunculiden Aspidosiphen und den Korallen Heteropsammia nd Heterocyathus, Scioberetia ist ein Ektoparasit auf dem Seeigel Tripylus, während Entovalva als Entoparasit in Synaptiden lebt. Eigentümlicherweise wird aber die Galeommatide Chlamydoconcha orcutti, deren Schale vollständig vom Mantel umhüllt ist und die man nach ihrem Habitus als Parasiten ansprechen würde, vollständig frei am Meeresboden und zwischen Wasserpflanzen kriechend angetroffen.

Gaimardiacea:

In dieser Gruppe vollzieht sich eine Reduktion des vorderen Körperabschnittes und Adduktors, die ursprünglich die Einreihung bestimmter Formen, wie Modiolarca, unter die Anisomyarier veranlaßte (K 39). Möglicherweise ist der Anschluß der Dreissenacea hier zu suchen.

Dreissenacea:

Die wenigen Vertreter dieser Gruppe stellen einen so vollkommenen Parallelismus zu den Mytiliden der Gattung Septifer dar, daß die Zugehörigkeit zu den Heterodonten erst spät erkannt wurde. Der vordere Adduktor setzt an der Innenseite eines unter dem Wirbel liegenden Septums an, was mit der extremen Reduktion des vorderen Körperabschnittes bei gleichzeitiger kräftiger Beanspruchung des Adduktors zusammenhängen dürfte. Dieser „Septifertypus" unterscheidet sich vom „Mytilustypus" besonders dadurch, daß die ganze Unterseite der Schale dem Substrat breit aufliegt und der Körper in dorsoventraler Richtung abgeflacht wird. Die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tiere sind meist Bewohner bewegten Wassers und so erscheint die Persistenz des vorderen Adduktors verständlich, während er bei Mytilus reduziert wird, wo die Spitze der Schale dem Substrat zugewendet ist und die Bewegung des Wassers besonders auf den hinteren Teil der Schale wirkt (K 39).

Ein Versuch einer Ableitung der sehr extremen Schalenformen der fossilen Congeriaarten ergab eine geschlossene Formenreihe, die sowohl zu den pinnaartig im Substrat steckenden, also ausgesprochen cephalothetischen Formen (wie Congeria spathulata) führt als auch zu den wie Septifer dem Substrat mit der abgeplatteten Vorderfläche der Schale aufliegenden Formen. [K. 1937; die zu dieser Abhandlung gehörigen und damals aus drucktechnischen Gründen nicht veröffentlichten Abbildungen hat A. Papp (1953) auf seiner Tafel 20 in etwas modifizierter Form veröffentlicht].

Chamacea:

Mit einer der Klappen mit dem Substrat verwachsene Muscheln. Bei Chama pulchella kommen Stücke vor, deren rechte oder linke Klappe dem Substrat aufsitzt, während bei Ch. gryphina, cristella und echinata nur solche deren rechte Klappe, bei Ch. imbricata z. B. nur solche deren linke Klappe mit der Unterlage verwachsen sind, gefunden werden. Die durch die seitliche Verwachsung mit dem Substrat bedingte Asymmetrie des Weichkörpers ist bei den Formen deren rechte oder linke Klappe mit der Unterlage verwachsenen spiegelbildlich, was besonders im Verlauf der vorderen Aorta hervortritt, die immer näher der freien Klappe liegt. Die beiden Adduktoren sind kräftig entwickelt und befinden sich in normaler Lage. Der Fuß, der Byssusapparat und seine Retraktoren sind weitgehend reduziert.

Cardiacea.

Cardiidae:

Cardium (tuberculatum und verwandte Arten). Die gewöhnlichen Cardiumarten sind besonders durch die Ausbildung des langen, knieförmig abbiegbaren Fußes gekennzeichnet. Außer den normalen, aber nicht besonders großen Retraktoren, ist ein starker, im Wirbel der Schale ansetzender Elevator und meist auch ein hinter dem vorderen Adduktor inserierender Protraktor ausgebildet. Diese Komplikation der Fußmuskulatur dürfte mit der außerordentlichen Bewegungsfähigkeit des Fußes und seiner Verwendung zum Springen zusammenhängen. Der Byssusapparat ist reduziert, die Siphonen sind sehr kurz. Die genannten Cardiumarten sind Bewohner des Sandstrandes.

Hemicardium: Die extremen Vertreter, wie Hemicardium monstrosum, zeigen eine starke Verkürzung des Körpers in der Längsrichtung, durch die die Kiemen vertikal gestellt werden. In der übrigen Organisation ergeben sich keine wesentlichen Veränderungen. Siphonen fehlen. Der Fuß ist gut entwickelt und trägt einen sehr kräftigen, oft verzweigten Byssus (Abb. 5). Über die Lebensweise liegen leider keine Angaben vor, doch dürfte die Muschel mit der vorderen Fläche ihrer Unterlage aufliegen, an der sie auch mit Byssus befestigt ist. Infolge der starken Einrollung der

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wirbel kann die Schale nur sehr wenig geöffnet werden. Somit könnte Hemicardium gewissermaßen als Analogieform zu Septifer aufgefaßt werden, nur mit dem Unterschied, daß dort die Unterseite, bei Hemicardium die Vorderseite der Schale als Liegefläche dient.

Adacnidae: Brackwasserbewohner mit langen, verwachsenen Siphonen, reduziertem Schloß und kurzem Fuß. Leben im Schlamm.

Isocardiacea:

Fuß und Byssus mäßig ausgebildet. Siphonen sehr wenig entwickelt, aber meist mit deutlichem Retraktor. Isocardia sehr bauchig, mit sehr großen, stark eingerollten Wirbeln, frei in ruhigem Wasser lebend. Coralliophaga mit nicht eingerollten Wirbeln und zylindrischer, glatter Schale;

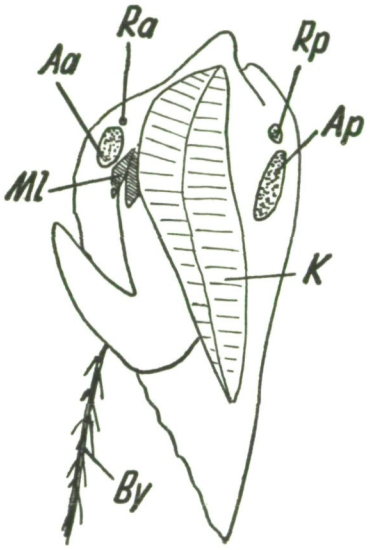

Abb. 5: Hemicardium dionaeum, Anatomie.

hält sich oft in Felsspalten oder in leeren Lithodomuslöchern auf, in denen sie infolge ihrer gestreckten Schalenform lange ohne wesentliche Deformation zu leben befähigt ist (K 33).

Cyprinacea:

Morphologisch wenig auffällige Formen mit schwach ausgebildeten Siphonen und mitunter sehr dicker Conchinschicht (Cyprina). Libitina oblonga soll gelegentlich in Felsspalten eindringen, sonst Bewohner des Sandstrandes (K 33).

Veneracea:

Veneridae: Innerhalb der Veneriden, die im allgemeinen einen recht wenig extremen, aber umso artenreicheren Typus der Muscheln repräsentieren, finden sich alle Übergänge von ganz kurzen Siphonen ohne

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Retraktoren (Venus affinis) zu langen, voneinander getrennten (Venus pseudomarica) zu ebenfalls langen, miteinander verwachsenen Siphonen (Venus picta). Damit im Zusammenhang finden sich die einen Formen nahe der Oberfläche des Bodens, die anderen mehr oder weniger tief eingegraben. Anthony (1905) hat darauf hingewiesen, daß Formen, die in Kiesgrund leben, vorzugsweise getrennte Siphonen haben; Formen, die in homogenen Tonböden leben, dagegen vorzugsweise der Länge nach verwachsene. Er erklärt diese Erscheinung damit, daß Arten des Kiesbodens sich mit ihren Siphonen zwischen größeren Steinen und anderen Fremdkörpern durcharbeiten müssen, um an die Oberfläche zu gelangen, wobei die Unabhängigkeit der Siphonen voneinander von Bedeutung sein kann. Einzelne Formen zeigen auch die Tendenz in Bohrmuschellöchern einzudringen (z. B. Tapes pullastra und Venerupisarten), wobei sie häufig deformiert werden (K 33).

Petricolidae: Die Petricoliden müssen als selbständige Bohrmuscheln gelten, was sich durch aufmerksame Untersuchung von ihnen bewohnter Gesteinsstücke einwandfrei nachweisen läßt. Auf die nahe verwandten Claudiconchaarten, die im Alter ihre Schale größtenteils dadurch verschließen, daß Lappen der rechten Klappe die linke umwachsen, wurde in K 33 ausführlich eingegangen.

Glaucomyidae: Diese Formen stellen gewissermaßen Parallelformen zu den Adacniden dar, indem sie ebenfalls in Brackwasser und Süßwasser leben, durch dünne Schale mit teilweise reduziertem Schloß und sehr lange Siphonen ausgezeichnet sind. Schlammbewohner.

Hemidapedonta.

Tellinacea:

Die Telliniden, die im allgemeinen sehr lange, voneinander getrennte Siphonen aufweisen, haben zwei ganz verschiedene Ausbildungsformen des Fußes, die mit dem jeweiligen Aufenthaltsort in Beziehung stehen (Pelseneer 1911 a). Bei Tellina pretiosa z. B. ist der Fuß mit einer tiefen Längsfurche und an ihrem Ende mit einer rudimentären Byssusdrüse versehen. Der Aufenthalt dieser Formen ist der Sandgrund. Eine Reihe anderer Arten (z. B. T. costata, assimilis und carnicolor) haben eine an die Nuculiden erinnernde breite Kriechsohle, die in der Mitte mitunter gekielt ist. Die letztgenannten Arten sind durchwegs Bewohner feinen Schlammes. Die Bedeutung der breiten Kriechsohle bei der Fortbewegung auf feinem Schlamm ist ohne weiteres verständlich. Außer den Retraktoren weist der Fuß der Telliniden auch einen Protraktor und einen Elevator auf. Semele ist besonders durch ein unter den Wirbeln liegendes inneres Resilium ausgezeichnet.

Bei den verwandten Donaxarten ist infolge der starken Entwicklung des breiten Fußes und der relativen Kleinheit der Siphonen die Schale stark epistogyr (Yonge 1949).

Psammobiidae: Innerhalb der Psammobiiden finden sich einerseits Formen mit relativ kurzer, ovaler Schale und außerordentlich verlängerten Siphonen (Psammobia), als auch solche, wo die Schale selbst

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zylindrisch verlängert ist und somit auch eine habituelle Annäherung an die Soleniden erreicht wird (Tagelus).

Solenacea:

Solenidae: Die Soleniden sind besonders durch die auffällige Streckung der vorn und hinten klaffenden Schale ausgezeichnet. Im Zusammenhang damit sind die Siphonen kurz. Der Fuß ist sehr kräftig und kann am Ende scheibenförmig ausgebreitet werden. Die Tiere dringen also ähnlich wie Mycetopus durch eine Art von „Peristaltik" des Fußes in den Schlamm ein. Zwei auffällig verschiedene Ausbildungsformen des Körpers lassen sich unterscheiden. Formen, bei denen die Wirbel terminal liegen (Solen) und solche, bei denen sie nahe an der Mitte liegen (Ensis, Cultellus). Siliqua erinnert einigermaßen (auch bezüglich der Zeichnung der Schale) an Donaciden, z. B. Latona. Auffällig ist die von den Wirbeln herablaufende Versteifungsleiste an der Innenseite der Schale, die darauf schließen läßt, daß bei Siliqua irgendwelche spezielle Beanspruchungen der Schale vorkommen, während sie bei den anderen Soleniden nur als Hülle des Körpers funktioniert und beim Eingraben in den Grund vollständig inaktiv bleibt.

Desmodonta.

Mactracea:

Mactridae: Ligament mit innerem Resilium. Schale ziemlich bauchig, Siphonen lang, verwachsen und mit einer Cuticula überzogen. Dieser Zustand kommt dadurch zustande, daß hier auch die sekretorischen Außenlappen des Mantels zur Bildung der Siphonen verschmelzen, wodurch diese einen dem Periostrakum entsprechenden Überzug erhalten (Yonge 1948). Mactra selbst lebt nur seicht eingegraben im Sand. Das Eindringen in den Sand erfolgt hauptsächlich dadurch, daß die Muschel durch heftiges Auf- und Zuklappen der Schalen Wasser aus dem Fußschlitz des Mantels auspreßt und so den Sand aufwirbelt (Jordan 1915). Lutraria, die bedeutend längere Schalen hat, lebt dagegen wie Solen ziemlich tief eingegraben im Sandboden.

Cardiliidae: Cardilia erinnert in ihrem Aussehen einigermaßen an Isocardia und dürfte auch eine ähnliche Lebensweise führen. Auffällig ist das Fehlen eines Pallialsinus, die bauchige kurze Schale mit dem stark eingerollten Wirbeln und die Insertion des hinteren Adduktors auf einem Septum.

Saxicavacea:

Saxicavidae: Der Vertreter der Gattung Panopaea stellen einen Typus sandbewohnender Muscheln dar, der ungefähr dem von Lutraria entspricht. Die Saxicavaarten dagegen befestigen sich mit Hilfe ihres gut entwickelten Byssus in Felsspalten, wo sie bei weiterem Wachstum oft extrem deformiert werden. Sie wurden lange unberechtigterweise als aktive Bohrmuscheln angesehen (K 33).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Myacea:

Corbulidae: Pleurothetische Desmodonten mit sehr reduzierten, aber oft noch von einer Cuticula überzogenen Siphonen. Fuß und Byssusapparat meist schwach ausgebildet. Infolge der dauernden Beibehaltung der Seitenlage ergeben sich Asymmetrien der inneren Organe. (Die Herzkammer ist nach links verlagert.) Die Muscheln liegen mit der viel tieferen rechten Klappe dem Boden auf und sind mitunter mit Byssus befestigt. Die flachere linke Klappe ist auch bedeutend kleiner als die rechte. Bei Corbula tunicata findet sich ein accessorisches Schalenstück, das das Hinterende der Schale linksseitig bedeckt, während die rechte Klappe einen entsprechenden Vorsprung aufweist. Die Schale ist im allgemeinen ziemlich dick.

Myidae: Obwohl die Myiden äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit Panopaea und Verwandten haben, sind sie durch die Asymmetrie der Chondrophore und das Eingreifen des Wirbels der rechten Klappe in eine Grube des linken als ehemals pleurothetische Formen gekennzeichnet. In der Lebensweise schließen sie sich aber vollständig den anderen sandbewohnenden Arten an. Bei der nahe verwandten Gattung Tugonia zeigen beide Schalen am Hinterende eine halbkreisförmige Ausrandung, durch die die Siphonen nach außen ragen.

Gastrochaenacea:

Gastrochaenidae: Obwohl sich die Gastrochaeniden morphologisch an den vorhergehenden Gruppen gut anschließen lassen, finden sich bei ihnen einige mit ihrer ganz anderen Lebensweise zusammenhängende Abweichungen. So sind die Mantelränder vorn bis auf eine kurze Spalte verwachsen und der Fuß ist relativ sehr klein. Die Schale klafft am unteren Teil des Vorderendes weit. Die dadurch freiliegenden Teile des Mantels werden der Unterlage angedrückt und diese lokal chemisch angegriffen. Von den normalen Bohrmuscheln führen verschiedene Übergänge zu Arten, die von einer Kalkröhre umschlossen im Sand leben (Fistulana), aber als vollständig abgeleitete Formen anzusehen sind, obwohl sie die gleiche Lebensweise führen, wie man sie für die Vorfahren der Gastrochaeniden annehmen muß (K 33).

Adesmacea:

Pholadidae: Die Pholadiden können als hochspezialisierte — im Zusammenhang damit, daß ihre Schale als mechanisch wirkendes Bohrwerkzeug verwendet wird — weit abgeleitete Desmodonten bezeichnet werden. Ihre Spezialisation betreffen hauptsächlich Bau und Mechanik der Schale. Bei den Martesiinen und Jouannetiinen zeigt sich eine zunehmende Verkürzung des ganzen Körpers. Daneben findet sich die Tendenz, nach Abschluß des individuellen Wachstums die beiden Klappen durch Abscheidung einer Kalklamelle vollständig miteinander zu verkitten (K 42).

Teredinidae: Neben einer Differenzierung der Schale wie bei den Pholadiden findet sich hier eine tiefgreifende Veränderung der gesamten Organisation, die in einer extremen Verlängerung des Weichkörpers

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

besteht; und außerdem ist Teredo teilweise zu Holznahrung übergegangen (K 42).

Anomalodesmata.

Anatinacea:

Anatinidae: Bei den Anatiniden finden sich hinsichtlich des Schloßapparates Verhältnisse, die an Solenomya erinnern. Die Schale ist auch hier (sekundär) dünn, wodurch eine besondere Verbindung des kräftigen, auf einem Chondrophor befestigten Resiliums mit der Schale notwendig wird. Umgekehrt wie bei Solenomya liegt hier der Strebepfeiler hinter dem Wirbel, wodurch eine normale Kraftübertragung des hinteren Adduktors gesichert ist. Dagegen wird bei Kontraktion des vorderen Adduktors ein langes Stück der Schale übermäßig beansprucht und bricht regelmäßig durch. Auch hier erfolgt eine Verkittung durch Konchin (Abb. 6). Diese bei der Mehrzahl der Anatiniden (z. B. Anatina amphora,

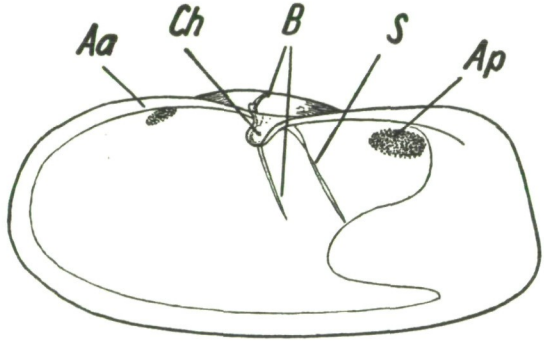

Abb. 6: Anatina anserifera, rechte Klappe von innen (Länge 51 mm).

anserifera, attenuata, bullata, gracilis, hispidula, labiata, navicula, subrostrata und vagina) vorliegende Anordnung erfährt bei einigen Arten (Anatina japonica, limicola und truncata) eine eigentümliche Komplikation. Vor den beiden Chondrophoren liegt, durch Ligamentsubstanz mit ihnen verbunden, ein gabelförmiges Kalkstück mit kurzem Stiel, das man zwar als modifiziertes Lithodesma ansehen könnte, das aber in derartiger Form meines Wissens noch nie beschrieben wurde (Abb. 7). Seine Bedeutung dürfte darin bestehen, daß es die Festigkeit der Verbindung der beiden Schalen erhöht und einer Verdrehung gegeneinander entgegenwirkt.

Bei den Periplomiden, die nach der asymmetrischen Ausbildung ihrer Schalen zu schließen, mit einer Klappe auf ihrer Unterlage liegen, finden sich ähnliche „Lithodesmen". Sehr auffällig ist das Auftreten zweier halbmondförmiger Stücke an Stelle der „Gabel" bei Periploma angasii.

Thraciidae: Die Thraciiden zeigen weitgehende Übereinstimmung mit den Myiden, nur sind die Chondrophore beider Klappen nahezu symmetrisch.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Lyonsiidae: Die Vertreter dieser Familie schließen sich habituell den Saxicaviden an, von denen sie sich hauptsächlich durch die Ausbildung eines normalen Lithodesmas, also einer Verkalkung des Mittelteiles des Resiliums, unterscheiden. Lyonsia und Entodesmaarten werden auch öfter in Felslöchern als Einmieter angetroffen.

Pandoridae: Die Besonderheit von Pandora besteht hauptsächlich darin, daß die pleurothetische Muschel seitlich stark zusammengedrückt ist, wodurch die Kieme in die Nähe des Unterrandes rückt und die Insertions-

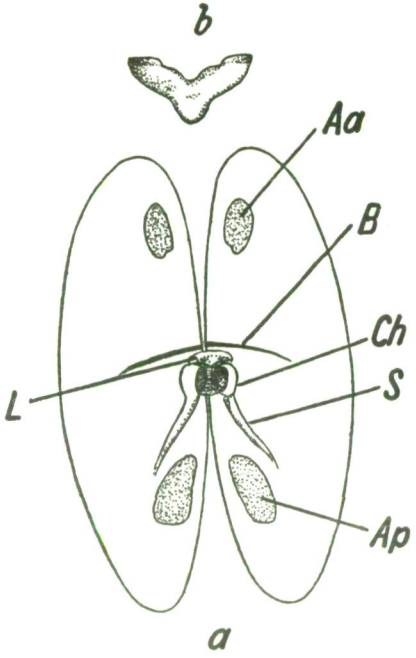

Abb. 7a: Anatina japonica, geöffnete Schale schief von unten gesehen.
Abb. 7b: Lithodesma, von vorne gesehen 3-fach gegenüber 7a vergrößert.

stellen des vorderen und hinteren Retraktors nicht oberhalb, sondern unterhalb der Insertionen der Adduktoren liegen. Das Resilium ist infolge der geringen Tiefe der Schalen weit nach innen ausgedehnt und von langen Leisten begleitet, wodurch der ganze Schloßapparat eine Ähnlichkeit mit dem von Placuna gewinnt, wo ebenfalls nur ein sehr niedriger Raum zur Verfügung steht (Allen 1954).

Myochamidae: Myochama lebt ähnlich wie Anomia auf anderen Muscheln mit einer Klappe angewachsen. Der Fuß ist reduziert, die Siphonen sind sehr kurz. Die dem Substrat aufliegende Klappe ist flach, die freie ist gewölbt und umgreift den Dorsalrand der flachen. Schloßapparat reduziert.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Chamostraeidae: Mit der linken stark gewölbten Klappe auf Felsen angewachsen. Die rechte Klappe funktioniert als Deckel. Resilium mit Lithodesma. Habituell erinnert Chamostrea an Chama.

Clistoconcha insignis: Diese von der Küste Südafrikas stammende Muschel, deren Weichkörper unbekannt ist, weist weitgehende Übereinstimmung mit den Anatiniden auf, sodaß ihre vorläufige Einreihung hier gerechtfertigt erscheint. Es ist sowohl ein durch einen Strebepfeiler mit der Schale verbundener Chondrophor als auch die vor ihm liegende „Bruchstelle" vorhanden. Die Besonderheit dieser Form liegt darin, daß die Schalen (im Alter?) bis auf das Siphonalende vollständig geschlossen ist. Der Verschluß erfolgt in der Weise, daß eine Klappe die andere

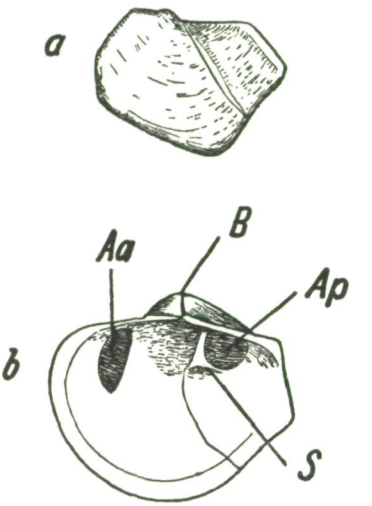

Abb. 8: Clistoconcha insignis (nach E. A. Smith umgezeichnet). a: linke Klappe von außen, b: rechte Klappe von innen.

umgreift. Aus der unregelmäßigen Form der Schalen kann geschlossen werden, daß hier Deformation vorliegt, daß Clistoconcha also einen Parallelfall zu Claudioconcha (Petricolidae) darstellt (Abb. 8). (E. A. Smith 1910 b).

Planktomya henseni: Diese von der Planktonexpedition im Atlantischen Ozean aufgefundene Muschel ist vor allem dadurch bemerkenswert, daß sie vermutlich dauernd planktonisch lebt. Die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Gruppe ist nicht sichergestellt. Das einzige Merkmal, das sie den desmodonten Typen nähert, ist das Vorhandensein eines Chondrophors. Die Schale ist nicht verkalkt. Durch das Vorhandensein von Ölkugeln im Mantel wird die Schwebefähigkeit noch erhöht. Der Fuß ist reduziert. Besonders auffällig ist, daß Simroth (1896) einige andere Formen im Plankton nachweisen konnte, die zwar schon das Velum verloren haben, aber noch immer als Jugendformen anzusprechen sind. Aus der

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verschiedenheit dieser hemiplanktonischen Formen läßt sich schließen, daß mehrere Stämme der Muscheln dazu neigen, das planktonische Leben der Larven länger beizubehalten, daß also Planktomya, obwohl sie die einzige im erwachsenen Zustand planktonische Muschel darstellt, nicht so isoliert steht, als es im ersten Augenblick scheinen möchte (Abb. 9).

Clavagellacea:

Clavagellidae: Von den habituell ähnlichen Gastrochaeniden unterscheiden sich die als chemisch arbeitende Bohrmuscheln in Felsen lebenden Clavagellaarten hauptsächlich dadurch, daß bei ihnen eine Klappe mit dem Substrat verwächst. Der beim Bohren erzielte Vorschub ermöglicht dem Tier ein Wachstum an Ort und Stelle, ohne daß die Muschel als Ganzes tiefer in das Substrat eindringt. Abgeleitete Formen, z. B. Clavagella

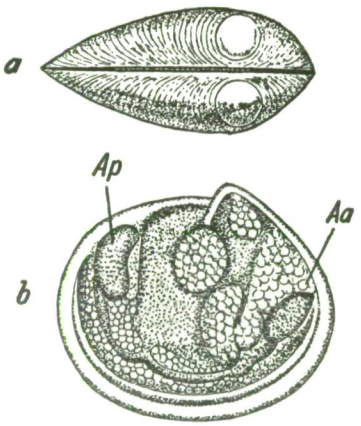

Abb. 9: Plamktomya henseni (nach Simroth umgezeichnet).
a: Dorsalansicht, b: Seitenansicht (man beachte die Öltropfen in den Geweben).

australis, leben so wie Fistulana im Sand und zeigen den Weg, auf dem die extremsten Formen der Gattung Aspergillum (Brechites) entstanden sein können, bei denen beide Klappen in die kompliziert gebaute Röhre eingekittet sind (K 33).

Poromyacea:

Die hauptsächlich in der Tiefsee lebenden Vertreter dieser Gruppe zeigen eine eigentümliche Umbildung der Kiemen, die sich in verschiedenen Stadien verfolgen läßt. Zuerst verwächst der Kiemenrand mit der Innenseite des Mantels, wodurch sie den Mantelraum als horizontales Septum teilt. Die zwischen den einzelnen Kiemenfäden vorhandenen Spalten werden numerisch reduziert, sodaß nur mehr wenige siebartige Stellen im Septum übrigbleiben (Poromya). Die Kieme kann so weit reduziert werden, daß jederseits nur mehr eine Lochreihe im Septum vorhanden ist (Cuspidaria). Bemerkenswert ist, daß auch andere Tiefseemuscheln die Kieme verklei-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nern wie Malletia (Ledidae) und Cryptodon (Lucinidae); es muß also eine gemeinsame Ursache für dieses Verhalten geben.

Anisomyaria.

Mytilacea:

Mytilidae: Die Mytiliden enthalten eine Formenreihe, die von nahezu vollständigen „Isomyariern" (Modiolaria) über Heteromyarier (Modiola und Mytilus) zu Monomyariern (Mytilus chorus) führt. Die Reduktion des Vorderendes steht im Zusammenhang mit dauernder cephalothetischer Befestigung mit Hilfe von Byssus (K 39).

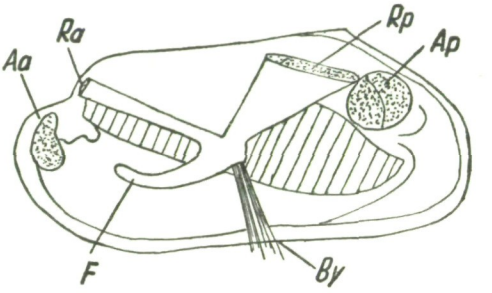

Abb. 10: Modiola arata (nach Pelseneer).

Die Gattung Septifer stellt insofern einen anderen Typus dar wie Mytilus, als dort der vordere Adduktor nicht der Reduktion verfällt, sondern infolge der anderen Befestigung auf dem Substrat, wie schon bei Dreissensia auseinandergesetzt, erhalten bleibt (K 39).

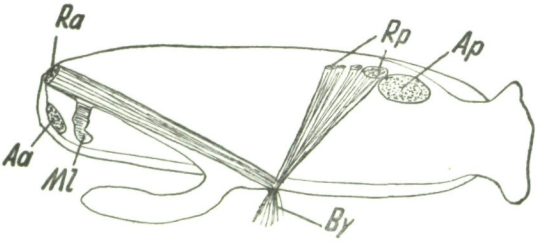

Abb. 11: Lithidomus lithophagus, Anatomie.

Außerdem finden sich Formen, die unter Erhaltung beider Adduktoren eine gestreckte Körperform erreichen (Modiola arata, Abb. 10). Hier findet sich eine deutliche Falte am Hinterrand des Mantels, deren Verstärkung zur Ausbildung richtiger, allerdings nicht verschlossener Siphonen führt, wie sie bei Lithodomus und Modiola elongata auftreten. Lithodomus zeigt, wohl im Zusammenhang mit der Bohrtätigkeit, eine beinahe zylindrische Schalenform. Die übrigen Organe sind nicht auffällig modifiziert (Abb. 11), nur kann der Mantelrand, der das Substrat auf chemischem Wege anätzt, weit über den Schalenrand vorgestreckt werden. (Näheres K 30 und K 31).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die stärkste Ausbildung der Siphonen besitzt Modiola elongata, die in größeren Tiefen auf Schlammböden lebt und häufig ein Nest aus Byssusfäden herstellt, in dem sie beinahe vollständig verborgen ist (Abb. 12).

Pteriacea:

Pinnidae: Die Pinniden erreichen nach zwei verschiedenen Richtungen extreme Ausbildungen. Einerseits können die ohnedies hinten klaffenden Schalen seitlich vollständig miteinander verwachsen und stark verlängert werden, wodurch ein mit Röhrenbewohnern vergleichbarer Bautypus entsteht (*Pinna saccata*), andererseits kann durch Abrücken des hinteren Adduktors vom Schalenrand eine fächerförmige Verbreiterung erzielt werden, die bei den habituell an Tridacna erinnernden Trichitesarten extrem entwickelt ist.

Pteriidae: Die Pteriiden schließen sich morphologisch an pinnaähnliche Formen an, bei denen der vordere Adduktor vollständig reduziert ist, während der hintere Adduktor, ähnlich wie bei Pinna vexillum, vom

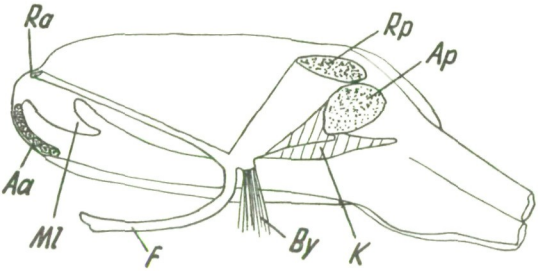

Abb. 12: Modiola elongate, Anatomie (nach Pelseneer).

Schalenrand abgerückt ist. Die Ausbildung des tiefen hinteren Einschnittes der Schale erklärt sich zwanglos dadurch, daß zwar der lange Schloßrand erhalten bleibt, aber der Raum zwischen ihm und dem hinteren Adduktor von keinem anderen Organ eingenommen, somit auch nicht weiter ausgebaut wird. Als Folge der seitlichen Anheftung an der Unterlage kann die oft sehr auffällige Asymmetrie der Byssusretraktoren und der Herzkammer gedeutet werden. In vielen Fällen ist auch die dem Substrat zugewendete Seite flach, die abgewendete Klappe dagegen bauchig. Bei Meleagrina tritt die immer in Zusammenhang mit dauernder seitlicher Befestigung stehende Abrundung der Schale in den Vordergrund, der tiefe Einschnitt an der Hinterseite der Schale verschwindet dadurch, daß der Schloßrand verkürzt wird, und die ganze Schale nimmt an Dicke zu (K 39).

Pernidae: Die ganze Gruppe ist durch das „multivinkuläre" Ligament gekennzeichnet. Am hinteren Ende des Schloßrandes entstehen im Laufe des Wachstums immer neue kurze Resiliumstücke, zwischen und über denen das unelastische Ligament liegt. Die innerhalb der Perniden zu beobachtende Reihe führt von mytilusähnlichen, cephalothetisch mit Byssus befestigten Formen zu solchen, die durch den Aufenthalt in Bohrmuschellöchern oder lebenden Substraten eine lang zungenförmige Gestalt erhalten

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und die Zahl der Resilien reduzieren. Von derartigen Formen lassen sich unter der Annahme, daß sie in einem leicht zerfallenden Substrat (Spongien oder dichten Algenbüscheln) ihre Entwicklung durchgemacht haben und nachträglich wieder frei wurden, die extremen Bildungen gewisser Malleusarten erklären (K 38). Ein allerdings bezüglich einer Fußmuskulatur weitgehend modifizierter Vertreter der Perniden, Crenatula, wird regelmäßig von Schwämmen überwachsen.

Vulsellidae: Die Vulselliden stellen einen sehr abgeleiteten Zweig der Pteriacea dar, da bei ihnen die Retraktoren des Fußes vollständig fehlen und der Fuß selbst stark reduziert ist. Durch die Reduktion der Mantelretraktoren auf wenige in der Nähe des hinteren Adduktors inserierende Bündel und durch die Befestigung des freien Teiles der Kiemen mit

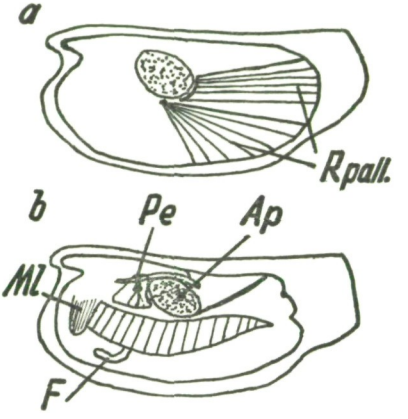

Abb. 13: Volseola spongiarum.
a: nach Abhebung der linken Klappe, b: nach Abhebung des linken Mantellappens.

Hilfe einer Haftwimperleiste fügen sie sich den Pteriacea gut ein. Dagegen ist die Duplizität der Herzkammer ein auf Vulsella beschränktes Merkmal, das sich sonst nur bei Arca findet (Abb. 13). Die lang zungenförmige Gestalt von Vulsella hängt damit zusammen, daß sie regelmäßig in Schwämmen lebt und deren Wachstum durch Zuwachs ihrer Schale kompensiert (Haffner 1956).

Pectinacea:

Dimyidae: Beide Adduktoren erhalten, Schale seitlich mit dem Substrat verwachsen, Fuß reduziert, Schale abgerundet.

Pectinidae: Den Ausgangspunkt für die innerhalb der Pectiniden zu beobachtenden Umbildungen stellen Formen nach Art des Pecten varius dar. Die beiden Klappen sind vollständig gleich, nur trägt die rechte eine durch eine Reihe von Zähnchen verengte Byssusspalte. Die Retraktoren der rechten Seite sind reduziert. Durch Reduktion des Byssusapparates und starke Wölbung der rechten Klappe bei gleichzeitiger Abflachung der linken, ergeben sich Formen nach Art von Vola maxima. Diese können durch

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schnelles Auf- und Zuklappen der Schalen infolge des Rückstoßes schwimmen. Der Mantelrand trägt hochentwickelte Augen. Die Befestigung mit Byssus kann aber auch zu einer Abflachung der rechten Klappe führen (Hemipecten). Sehr eigentümliche Verhältnisse zeigt Hinnites. Die Jugendform ähnelt einer Chlamys und ist wie diese mit Byssus befestigt. Später wächst Hinnites mit einer Klappe auf dem Substrat fest und nimmt eine unregelmäßige Schalenform an. Pedum leitet sich von chlamysähnlichen Formen ab und verdankt seine Besonderheit dem Aufenthalt in wachsenden Substraten (Korallen) (K 33).

Spondylidae: Mit der rechten Klappe mit der Unterlage verwachsen, Fuß reduziert, ohne Byssus. Bei Plicatula ist kein deutliches Schloß ausgebildet, während bei Spondylus zu beiden Seiten des Resiliums je ein

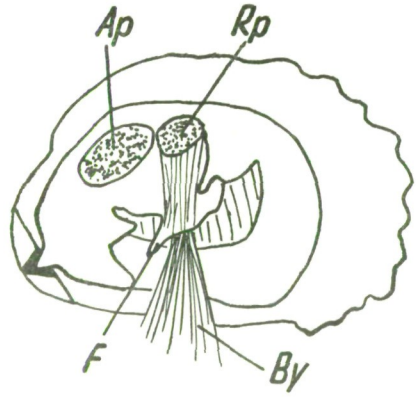

Abb. 14: Lima paucicostata, Anatomie.

Zahn und eine Grube steht. Die oft außerordentlich dicke rechte Schale von Spondylus ist nicht massiv gebaut, sondern besteht aus Querböden, durch die sich als massiver Pfeiler die Ansatzstelle des Adduktors zieht.

Limidae: Die Limiden zerfallen in zwei morphologisch deutlich getrennte Gruppen. Die Vertreter der einen Gruppe — Lima (sg. Radula) squamosa, paucicostata (Abb. 14) — leben cephalothetisch mit Byssus befestigt. Bemerkenswert ist, daß der allein vorhandene hintere Adduktor sehr nahe am Schloßrand liegt, wodurch er vor dem hinteren Retraktor zu liegen kommt. Die Schale dieser Formen ist relativ dick und schuppig skulpturiert. Die Vertreter der anderen Gruppe sind durch Reduktion des hinteren Retraktors und eigentümliche Drehung des distalen Fußabschnittes gekennzeichnet. (Lima hians und inflata). Daß wirklich eine Drehung des Fußes um 180 Grad stattgefunden hat, geht aus der Kreuzung der Fußnerven hervor (Seydel 1909). Die Formen dieser Gruppe bauen aus Lithothamnien oder Seegras (Poseidonia) mit Hilfe von Byssusfäden Nester, in denen sie sich aufhalten, können aber auch gut schwimmen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Anomiacea:

Anomiidae: Anomia ist deswegen bemerkenswert, weil bei ihr die in die rechte Klappe eingeschnittene Byssusspalte sehr tief ist und im Laufe der Ontogenie wieder zuwächst. Der Byssus selbst ist verkalkt. Anomia sitzt mit der flachen rechten Klappe dem Substrat dauernd auf und formt durch den ständigen Kontakt die Skulptur der Unterlage ab. Als anatomische Besonderheit ist zu erwähnen, daß ein Pericard anscheinend fehlt (Sassi 1903). Bei der verwandten Gattung Carolia erfolgt ein sekundärer Verschluß des Byssusloches im Zusammenhang mit der Reduktion des Byssus, während bei Placuna die Byssusspalte überhaupt nicht mehr angelegt wird.

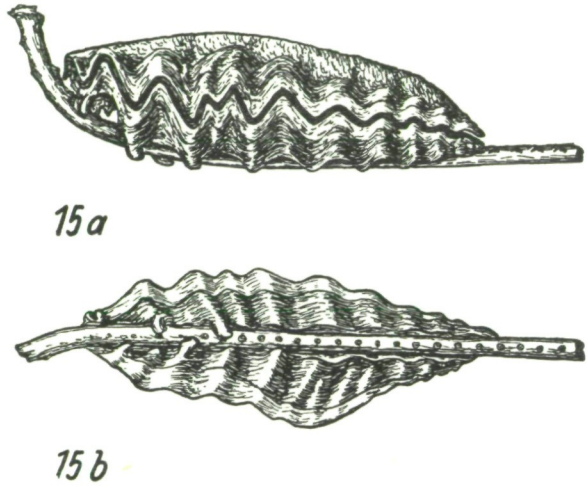

Abb. 15: Ostrea frons (Schalenlänge 55 mm) an einer Gorgonie befestigt.
a: Seitenansicht, b: Ansicht von unten.

Ostreacea:

Ostreidae: Die Austern sind vor allem durch den Aufbau der Schale aus dem sogenannten Calcitostracum gekennzeichnet. Die linke Klappe verwächst mit dem Substrat. Der Fuß und seine Muskulatur sind reduziert. Die Schalenform unregelmäßig oder abgerundet. Ein Schloß fehlt. Die Führung beim Schalenverschluß wird durch Verzahnung des freien Randes erreicht (Ostrea crista galli).

Eine besonders auffällige Extremform stellt Ostrea frons dar, die sich in der Jugend auf den dünnen Zweigen von Gorgonien anheftet und bei weiterem Wachstum Fortsätze bildet, die den tragenden Zweig wie Krallen umgreifen (Abb. 15 a, b).

Wenn vorstehend auch nur ein geringer Teil der Fragen, die sich an die Vielgestaltigkeit der Lebensformen der Muscheln knüpfen, behandelt werden konnte, so dürfte diese Darstellung insofern von Nutzen sein, als sie zu weiteren Detailuntersuchungen anregen könnte.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Vor allem könnte die Fülle der fossilen Formen in die Betrachtung einbezogen werden, was bisher nur in geringem Maß geschehen ist, und ihre eigentümlichen Differenzierungen, an die selbst die extremsten Formen der heutigen Fauna nicht heranreichen, dem Verständnis näher gebracht werden. Als letztes Ziel aller dieser Bestrebungen erscheint mir aber das Verständnis der ökologischen Verhältnisse der Lebensräume in denen sich die betreffenden Arten aufhalten oder aufgehalten haben.

Literatur.

Allen, J. A., 1954: On the structure and adaptions of Pandora inaequivalvis and P. pinna. — Quart. J. microsc. Sci. Vol. 95, No. 32, S. 473—482.

Anthony, R., 1905: Influence de la fixation pleurothetique sur la morphologie des mollusques acephales dimyaires. — Ann. Sci. Nat. (9) Zool. I, S. 165—396.

Atkins, D., 1937: On the ciliary mechanisms and interrelation ships of Lamellibranchs. Part. IV: Cuticular fusion, with special reference to the fourth aperture in certain Lamellibranchs. — Quart. J. microsc. Sci. Vol. 79, S. 423—445.

Bernard, F., 1898: Recherches ontogeniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches. — Ann. Sci. Nat. Zool. (8), S. 1—208.

Bispinghoff, W., 1914: Über die Anatomie von Modiolarca trapezina Lam. nebst Bemerkungen zu ihrer Entwicklungsgeschichte. Jena. Z. Naturw. (53), S. 341—388.

Bloomer, H. H., 1907: On the anatomy of Tagelus gibbus and T. divisus. Proc. Mal. Soc. London 7, S. 218—223.

Boettger, C. R., 1930: (A) Die Standortsmodifikationen der mediterranen Miesmuschel Mytilus galloprovincialis Lam. im Golf von Neapel. — Zool. Anz. (91), S. 16—23.

— (B) Sur la presence pretendu du Mytilus galloprovincialis Lam. dans la Manche, et les modifications biologiques du genre Mytilus. — Bull. Labor. mar. St. Servan, Fasc. 5, S. 1—18.

Calman, W. T., 1920: On marine boring animals. — Comm. Civil Engin. London 1920, S. 62—78.

Clapp, W. F., 1924: New species of shipworms in Bermuda. — Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. Boston (59), S. 279—294.

Drew, A. G., 1900: Locomotion in Solenomya and its relatives. — Anat. Anz. (17), S. 257—266.

Drew, A. G., 1899: Yoldia limatula. — Mem. biol. Labor. Johns Hopk. Univ. 4, No. 3.

Dubois, R., 1892: Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle. — Ann. Univ. Lyon. (2), S. 1—67.

Egger, E., 1887: Jouannetia cummingi Sow. — Arb. Zool. Inst. Würzburg (8), S. 129—199.

Fischer, P., 1887: Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie conchyliologique. — Paris 1887.

Fraenkel, G., 1927: Die Grabbewegung der Soleniden. — Z. Vergl. Physiol. (6), S. 167—220.

Grave, B. H., 1911: Anatomy and physiology of the wingshell Atrina rigida. — Bull. U.S. Bureau Fish. (29), S. 409—439.

Grobben, K., 1892: Beiträge zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria (Neaera) cuspidata Olivi, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien (10), S. 101—140.

— 1898: Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Tridacniden. — Denkschr. Ak. Wiss. Wien (65), S. 434—444.

— 1900: Zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie von Meleagrina, sowie der Aviculiden im allgemeinen. — Denkschr. Ak. Wiss. Wien (59), S. 487—496.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Haas, F., 1927: Bivalvia in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. — Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig, (ausführliches Schriftenverzeichnis).
Haffner, K. v., 1956: Über Muscheln der Gattung Vulsella als Einmieter in Badeschwämmen und die Bedeutung des Zusammenlebens. — Zool. Jb. (Anatomie) (75), S. 1—38.
Hancock, A., 1848: On the boring of the Mollusca into rocks. — Ann. Mag. Nat. Hist. (2), S. 225—248.
Haynes, T. H., 1926: Notes on shell growth and the process of hinge formation. — Proc. Mal. Soc. London (17), S. 44—48.
Heath, H., 1937: The anatomy of some protobranch molluscus. — Mem. Mus. hist. nat. Belg., 2. Fasc. 10, S. 1—26.
Hedley, C., 1921: A revision of the Australian Tridacna. — Rec. Austr. Mus. Sidney (13), S. 163—172.
Hoffmann, F., 1914: Beiträge zur Anatomie und Histologie von Tagelus tombeyi Lam. — Jena. Z. Naturw. (52), S. 521—561.
Hornell, G., 1909: Report upon the anatomy of Placuna placenta with notes upon its distribution and its economic uses. Rep. mar. Zool. Okhamandal I, S. 43—97.
Igel, J., 1908: Über die Anatomie von Phaseolicama magellanica Rousseau. — Zool. Jb. Anat. (26), S. 1—44.
Iredale, T., 1939: Mollusca Part I. Great Barrier Reef Expedition 1928/9. — Sci. Rep. Brit. Mus. Nat. Hist. (5), S. 209—425.
Jackson, R. T., 1890: Phylogeny of the Pelecypoda. — Mem. Boston, Soc. Nat. Hist. (4), S. 277—400.
Jeffreys, J. G., 1865: British Conchology. London.
Jordan, H., 1915: Über die Art, wie Mactra inflata sich in den Sand einwühlt. — Zool. Jb. Phys. (35), S. 289—300.
Kühnelt, W., 1930: Bohrmuschelstudien I. — Palaeobiol. (3), S. 53—91.
— 1931: Über ein Massenvorkommen von Bohrmuscheln im Leithakalk von Müllendorf im Burgenland. — Palaeobiol. (4), S. 239—250.
— 1933/A: Bohrmuschelstudien II. — Palaeobiol. (5), S. 371—408.
— 1933/B: Über Anpassung der Muscheln an ihren Aufenthaltsort. — Biol. gen. (9), S. 189—200.
— 1937: Versuch einer Deutung der Schalenformen der Congerien. — Verh. zool. bot. Ges. Wien (86/87), S. 375—381.
— 1938/A: Der Anpassungstypus der Hammermuschel. — Palaeobiol. (6), S. 230—241.
— 1938/B: Beziehungen zwischen Kalkstoffwechsel und Atmung bei Mollusken der Meeresküste. — Zool. Anz. (124), S. 182—190.
— 1939: Funktionell-anatomische Untersuchungen an Muscheln. Zool. Jb. (Anatomie) (65), S. 601—644.
— 1942: Bohrmuschelstudien III. — Palaeobiol. (7), S. 428—447.
— 1951: Beiträge zur Kenntnis der Endofauna mariner Hartböden. — Ann. Biol. (27), S. 513—523.
Leyborne Popham, M., 1939: On Phlyctaenachlamys lysiosquillina gen. and spec. nov., a lamellibranch commensal in the burrows of Lysiosquilla maculata. Great Barrier Reef Exp. 1928/9. — Sci Rep. Brit. Mus. Nat. Hist. (6), S. 61—84.
Lindsay, B., 1912: On the boring mollusca of St. Andrews. — Ann. Mag. Nat. Hist. (8), S. 369—374.
May, E., 1929: Beiträge zur Kenntnis der Hartteile der Terediniden. — Z. Morphol. Ökol. (15), S. 559—673.
Miller, R. C., 1924: The boring mechanism of Teredo. — Univ. Calif. Zool. Publ. (26), S. 41—80.
Morse, E. S., 1913: Observations on living Solenomya. — Biol. Bull. Woods Hole (25), S. 261—286.
— 1919: Observations on living Lamellibranchs of New England. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. (35), S. 139—196.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Moynier, R., de Villepoix, 1893: Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques. — J. Anat. Physiol. Paris (28), S. 461—518, 582—674.

Müller, F., 1885: Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. — Zool. Beitr. 1, S. 206—241.

Orton, J. H., u. C. Amirthalingham, 1927: Notes on shell despositions in Oysters. — J. mar. Biol. Ass. Plymouth (2), S. 935—953.

Papp, A., 1953: Die Molluskenfauna des Pannon im Wiener Becken. — Mitt. geol. Ges. Wien (44), S. 85—222.

Pelseneer, P., 1903: Resultats du voyage du S.Y. "Belgica" 1897/9. — Zoologie, S. 1—85.

— 1911: Les Lamellibranches de l'expedition du Siboga. — Siboga-Expedition 53 a, S. 1—125.

Quenstedt, W., 1930: Die Anpassung an die grabende Lebensweise in der Geschichte der Solenomyiden und Nuculaceen. — Geol. pal. Abh. N. F. (18), S. 1—119.

Quoy, J. R. C., et J. P. Gaimard, 1832: Mollusques-Voyage de l'Astrolabe 2, 3.

Redeke, H. C., 1912: Über den Schiffsbohrwurm und sein Vorkommen in Fischerfahrzeugen. — Fischerboote Jg. 4, Nr. 12.

Sassi, M., 1903: Zur Anatomie von Anomia ephippium. — Arb. Zool. Inst. Wien (15), S. 81—96.

Schwarz, R., 1908: Der Stilplan der Bivalven. — Morph. Jb. (38), S. 93—134.

Semper, C., 1880: Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Bd. 1.

Seydel, E., 1909: Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten. — Zool. Jb. Anat. (27), S. 465—582.

Sigerfoos, C. P., 1908: Natural history, organisation and late development of the Teredinidae or ship-worms. — Bull. Bur. Fish. Washington (27), S. 191—231.

Simroth, H., 1896: Die Acephalen der Planktonexpedition. — Erg. d. Planktonexpedition im Atlantischen Ozean.

Smith, E. A., 1910: On South African marine mollusca, with descriptions of new species. — Ann. Natal. Mus. (2), S. 175—220.

Stempell, W., 1898: Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. — Zool. Jb. Suppl. (4), S. 339—430.

— 1899: Zur Anatomie von Solenomya togata Poli. — Zool. Jb. Anat. (13), S. 89—170.

Stenta, M., 1903: Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraum der Lamellibranchiaten. — Arb. Zool. Inst. Wien (14), S. 211—240.

— 1908: Osservationi sul genere Pinna. — Atti. Ist. veneto Sci. Lett. (67), S. 495—518.

Stephen, A. C., 1928: Notes on the biology of Tellina tenuis da Costa. — J. Mar. Biol. Assoc. (15), S. 683—702.

Studnitz, G. v., 1930: Die Morphologie und Anatomie der Feilenmuschel Lima inflata nebst biologischen Untersuchungen an Lima hians. — Zool. Jb. Anat. (53), S. 199—316.

Tullberg, T., 1882: Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. — Svensk. Ak. Handl. (19), S. 1—57.

Vaillant, L., 1865: Recherches sur la famille des Tridacnidae. — Ann. Sci. Nat. Zool. (5), S. 65—172.

Voeltzkow, A., 1891: Entovalva mirabilis, eine schmarotzende Muschel aus dem Darm einer Holothurie. — Zool. Jb. Syst. (5), S. 619—628.

Watson, H., 1940: On the anatomy and affinities of Plicatula. — Proc. Mal. Soc. London (19), S. 25—31.

Wodsworth, 1883: Science London. S. 442.

Woodward, M. F., 1898: On the anatomy of Mulleria dallyi Smith. — Proc. Mal. Soc. London (3), S. 8—91.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Yonge, C. M., 1932: Giant clams and burrowing clams. — Natural History 32, No. 3.
— 1936: The evolution of the swimming habit in the Lambellibranchia. — Men. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. (2), S. 77—100.
— 1939: The protobranchiate mollusca; a functional interpretation of their structure and evolution. — Phil. Trans. R. Soc. London (230), S. 79—147.
— 1947: On the habits and adaptions of Aloidis (Corbula) gibba. — J. marin. biol. Ass. (26), S. 358—376.
— 1949: On the structure and adaptions of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. — Phil. Trans. R. Soc. London (234), S. 29—76.
— 1951 A: Studies on Pacific Coast Molluscs II. Structure and adaptions for rock boring in Platyodon cancellatus (Conrad). — Univ. Calif. Publ. Zool. (55), S. 401—408.
— B) Studies on Pacific Coast Molluscs III. Observations on Hinnites multirugosus (Gale). — Univ. Calif. Publ. Zool. (55), S. 409—420.
— 1951—53: The monomyarian condition in the Lamellibranchia. — Trans. R. Soc. Edinb. (62), S. 443—478.
— 1952: Studies on Pacific Coast Molluscs IV—VI. — Univ. Calif. Publ. Zool. (55), S. 421—454.
— 1953 A: Mantle chambers and water circulation in the Tridacnidae (Mollusca). — Proc. Zool. Soc. London (123), S. 551—561.
— B): Form and habit in Pinna Carnea Gmelin. — Phil. Trans. R. Soc. London (237), S. 335—374.

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen.

Aa = Adductor anterior
Ap = Adductor posterior
B = Bruchstelle der Schale
By = Byssus
Ch = Chondrophor
Co = Conchinschicht
F = Fuß
K = Kieme
L = Lithodesma
Ml = Mundlappen
Pe = Pericard
R = Resilium
Ra = Retractor anterior
Rp = Retractor posterior

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: Lebensformen und Entwicklungsrichtungen der Muscheln 16-41