

# Ueber Anomia, nebst Bemerkungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur bei den Muscheln.

Von

**Hermann von Ihering.**

Mit Tafel II.

Fast in allen Thierklassen giebt es einzelne Formen, welche in so besonderer Weise modificirt sind, dass sie nur schwer in das System eingereiht werden können, und dass es lange währt, bis schliesslich mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und Embryologie es gelingt festzustellen, in welcher Weise die einzelnen Organe durch Umbildung, Verkümmern oder Erwerbung neuer Theile umgewandelt worden sind. Eine solche viel discutirte abweichende Form, für die es noch bis auf unsere Tage nicht gelungen ist, die einzelnen Theile des Körpers richtig zu deuten, resp. auf diejenigen der nächstverwandten Familien zurückzuführen, ist die Gattung *Anomia*. Von LINNÉ'S Zeit an vielfach mit Brachiopoden zusammengestellt, wurde sie noch von DESHAYES<sup>1)</sup>, AGASSIZ<sup>2)</sup>, OWEN<sup>3)</sup> und GARNER<sup>4)</sup> für ein Mittelglied zwischen Brachiopoden und Muscheln gehalten. Erst STEENSTRUP<sup>5)</sup> trat nachdrücklich dieser Ansicht entgegen, indem er zeigte, wie *Anomia* ihrer inneren Organisation nach den monomyen Acephalen sich an-

1) DESHAYES in TODD'S Cyclopaedia of Anatomy. Vol. I. 1836. Artikel Conchifera p. 716.

2) L. AGASSIZ. Memoires sur les Moules des Mollusques vivans et fossiles. I. Neuchâtel 1839, p. 43--48.

3) Nach Angabe STEENSTRUP'S. Die betreffende Literatur ist mir momentan nicht zugänglich.

4) R. GARNER. On the anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera. Transact. of the zool. Soc. of London. Vol. II. 1844. p. 87.

5) J. STEENSTRUP. Om Anomias Stilling til Muslingerne og Terebratulerne. Oeversigt over Vidensk. Selskabs Forhandl. 1848, p. 86--90.

schliesst, und schon deshalb nicht für ein Uebergangsglied zu den Brachiopoden gelten kann, weil die letzteren nichts mit den Muscheln gemein haben und überhaupt nicht zu den »Mollusken« gerechnet werden können. Nachdem dann LACAZE-DUTHIERS<sup>1)</sup> eine sorgfältige anatomische Untersuchung der *Anomia* veröffentlicht, und MORSE<sup>2)</sup> auf einige wichtige Verhältnisse in der postembryonalen Entwicklungsgeschichte derselben Gattung aufmerksam gemacht hatte, konnte darüber kein Zweifel mehr obwalten, dass *Anomia* nichts anderes ist, als eine besonders modificirte Ostreacee, welche u. a. mit *Ostrea* übereinstimmt in dem Fehlen der Durchbohrung des Herzens durch den Mastdarm, und die mit *Placuna* den gänzlichen Mangel eines Herzbeutels theilt. Mit letzterer Gattung theilt *Anomia*<sup>3)</sup> auch die Lage der Geschlechtsdrüse im Mantel der rechten Seite. Während aber die besonderen Verhältnisse von *Anomia*, soweit sie sich auf Mantel, Kiemen, Fuss etc. beziehen, dem Verständnisse keine wesentlichen Schwierigkeiten bereiten, steht das anders mit der Muskulatur und dem eigenthümlichen Schliessknöchelchen (*ossiculum*) nebst den dasselbe producirenden Theilen, und sie sind es daher auch, welche in den folgenden Zeilen besondere Berücksichtigung finden sollen.

Um das Verhalten der Muskulatur besprechen zu können, schiebe ich zunächst eine Beschreibung der Muskeleindrücke voraus. Von den beiden Schalen der *Anomia* ist die rechte flach, und sie ist es auch, welche die Durchbohrung resp. den Ausschnitt trägt. Die linke Schale ist gewölbt; in ihr finden sich vier Muskeleindrücke (cf. Fig. 4), ein kleinerer in der Spitze nahe dem Ligamente und drei grössere dicht nebeneinander stehende, welche auf einem gemeinsamen Felde sich befinden, das in Bezug auf Farbe und Glanz bald mehr, bald minder deutlich sich von den übrigen Theilen der Schale unterscheidet, und wohl in Beziehung steht zur Anheftung des Mantels. Von diesen vier Muskeleindrücken dient der vorderste, dicht am Schloss gelegene (*Ra* Fig. 4), einem Retractor des Fusses zum Ursprunge, und es ist daher nie bezweifelt, dass dieser Eindruck einem *Musc. retractor anterior pedis* angehört. Er existirt nur linkerseits. In der rechten Schale

1) LACAZE-DUTHIERS. Mémoire sur l'organisation de l'*Anomie* (*Anomia ephippium*). Annales d. sc. nat. IV. Ser. Zool. Tom. II. 1854. p. 5—35. Pl. I. u. II.

2) E. S. MORSE. On the systematic position of the Brachiopoda. Proceed. of the Boston Soc. of Nat. hist. Vol. XV. 1873 p. 362—365 (als Auszug aus einer kleinen Abhandlung on the relations of *Anomia*. Ibid. Vol. XIV. p. 452).

3) cf. über Anatomie von *Anomia* und *Placuna* R. S. WOODWARD. Description of the animals of certain Genera of Conchifera. Ann. and mag. of nat. hist. Vol. XVI. 1855. p. 22—27.

findet sich nur ein einziger nahezu central gelegener Muskeleindruck (*Ap* Fig. 2), von welchem ein Schliessmuskel entspringt, welcher in der linken Schale seine Insertion hat, in demjenigen Eindrucke (*Ap* Fig. 1), der am weitesten vom Schlosse entfernt und am meisten nach rechts und hinten gelegen ist. Dass dieser Muskel ein Schliessmuskel sei, und zwar der hintere, ist daher nie bezweifelt worden. Es geht das auch hervor aus seiner Beziehung zum Mastdarme, der wie gewöhnlich über und nach hinten von ihm gelegen ist, sowie aus seiner Innervation vom Visceralganglion<sup>1)</sup>. Schwer zu deuten sind nur die zwei anderen in der linken Schale befindlichen Eindrücke, deren entsprechende Muskel sich beide an das Schliessknöchelchen festsetzen. Die meisten Autoren, zumal die neueren, bringen diese beiden Muskel in Beziehung zu dem hinteren Fussmuskel, dem *Retractor posterior*, resp. auch zu demjenigen Theile desselben, welchen sie als »Byssusmuskel« bezeichnen. Bevor ich mich zur Discussion dieser Theile wende, müssen einige beschreibende Bemerkungen vorausgeschickt werden. Von den beiden neben einander entspringenden und an das Schliessknöchelchen sich fixirenden Muskeln ist der vordere und obere (*Rpl* Fig. 1), also näher dem Schlosse liegende, bedeutend grösser als der andere. Diese grössere Portion unterscheidet sich auch ihrem Aussehen und ihrer histologischen Zusammensetzung nach wesentlich von der anderen, indem sie nämlich von bläulichweisser glänzender Farbe ist, indess die andere kleinere Portion (*Rpm* Fig. 1) ebenso wie die übrige Muskulatur ein mehr blassgelbliches Aussehen hat.

Eine solche Differenzirung in einen festen Theil von bläulich weisser, und einen weicheren von gelblich grauer Farbe findet sich sehr allgemein in dem hinteren Schliessmuskel der Muscheln. Es ist dieses Verhalten bisher zu wenig beachtet worden, und es erklärt sich daraus auch die irrige früher zuweilen ausgesprochene Ansicht, wonach der eine aus zwei Theilen zusammengesetzte Schliessmuskel der *Monomyarier* den beiden *Adductoren* der *Dimyariar* entsprechen solle. Um über das physiologische Verhalten der beiden Portionen mir klar zu werden, habe ich im Herbste vorigen Jahres in der k. k. österreichischen zoologischen Station in Triest Experimente angestellt mit *Pecten varius* und *glaber*, bei welchen der Verschluss der Schale nur auf Rechnung des grossen *Adductor* (*Apl* und *Apm* Fig. 7) kommt. Nimmt man ein frisches Individuum aus dem Wasser und lässt es einige Zeit im Trockenen liegen, so dauert es nicht lange bis die Schalen klaffen und schliesslich weit offen stehen. Das Thier ist jedoch noch vollkom-

1) Bekanntlich wird bei den Muscheln der hintere *Adductor* vom Visceralganglion, der vordere vom Cerebralganglion aus innervirt.



men lebensfähig; reizt man es durch einen Nadelstich, so schliesst es rasch auf kurze Zeit die Schalen, und bringt man es ins Wasser zurück, so erholt es sich binnen kürzester Zeit. Man hat daher in diesem Stadium des Klaffens der Schalen einen sehr geeigneten Zeitpunkt zum Operiren. Durchschneidet man nun die gelblichgraue Portion des Adductor, so contrahirt sich die andere auf äussere Reize nur sehr wenig und langsam, andererseits aber tritt auch keine Abschwächung der Kraft ein, mit welcher die Schalen bei dem nur bis zu einer gewissen Grenze gehenden Klaffen noch zusammengehalten werden. Bringt man das Thier in frisches Wasser, so erholt es sich nach einiger Zeit wieder ganz; einem gewaltsamen Oeffnen der Schalen durch Auseinanderreissen derselben setzt es denselben Widerstand entgegen, wie ein völlig intactes frisches Thier. Ganz anders ist das Verhalten eines Thieres, bei welchem man die weisse Portion durchschnitten hat. Sucht man nun, sei es gleich oder nachdem man das Thier zuvor in Wasser sich wieder hat erholen lassen, die beiden Schalen voneinander zu reissen, so gelingt das unschwer. Bringt man das Thier nicht mehr ins Wasser, sondern lässt es im Trockenen, so klaffen die Schalen so weit als das nur angeht. Von Zeit zu Zeit sieht man das Thier einen Versuch machen, die Schalen zu schliessen, indem es durch Contraction des Muskels, oft mehrmals hinter einander, rasch die beiden Schalen einander nähert, aber nur für wenige Momente, indem der starke Zug des zum Oeffnen der Schalen dienenden Ligamentes zu mächtig ist, um von dem Thiere länger als ganz vorübergehend überwunden werden zu können. Es ist leicht, an dem Muskel die von Zeit zu Zeit auftretenden, ausserordentlich schnell vor sich gehenden — oft 3—4 oder mehr in der Secunde — Contractionen zu sehen, und man kann sie jederzeit willkürlich veranlassen durch Nadelstiche in den Muskel. Derartige rasche Contractionen treten nie ein an Thieren, bei welchen die weisse Portion allein noch persistirt. Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die gelblichgraue Portion des Adductor die eigentlich muskulöse ist, auf deren Rechnung die lebhaften Contractionen zu setzen sind, durch welche das Thier die Schalen rasch schliessen und damit dann auch die bekannte Ortsbewegung erzielen kann. Ganz anders steht es mit der festen weissen Portion. Sie contrahirt sich nur langsam, ihre Rolle ist mehr die einer Sehne, welche dem Ligamente, das beständig die Schalen zu öffnen trachtet, als Antagonist entgegenwirkt. Will das Thier die Schalen längere Zeit geschlossen halten, so fällt diese Aufgabe der weissen ligamentösen Portion zu, will das Thier nur vorübergehend aber rasch die Schale schliessen, so tritt die gelblichgraue muskulöse Portion in Function.

Diese muskulöse Portion des Adductor ist es also auch, welche das eigenthümliche Schwimmen oder Springen von Pecten vermittelt. Unter den vielen überraschenden biologischen Beobachtungen, welche dem am Mittelmeere weilenden Zoologen sich aufdrängen, ist eine der interessantesten, gewiss Jedem unvergessen, der sie einmal gemacht, das Schwimmen von Pecten. Unversehens erhebt sich von den in dem Aquarium am Boden ruhenden Exemplaren von Pecten eines, um durch rasch aufeinander folgende schnelle Schliessungen der Schalen sich in unberechenbaren Zickzacklinien durch das Aquarium zu bewegen, und dann nach mehreren Secunden wieder auf dem Boden zur Ruhe zu gelangen. Das Auffallendste dabei ist der Umstand, dass das Thier dabei sich vorbewegt mit nach vorn gerichtetem freiem, d. h. dem Ligamente entgegengesetzten, Rande. A priori erwartet man doch, dass bei dem Zusammenklappen der Schale in Folge des Rückstosses durch das ausgetriebene Wasser derjenige Theil der Schale nach vorn gelange, an welchem kein Wasser ausströmt, nämlich die Seite an der das Ligament liegt, und doch zeigt die Beobachtung das Gegentheil. Der Widerspruch erklärt sich, sobald man die geschlossenen Schalen von der Seite betrachtet. Man sieht dann (Fig. 8), wie jederseits die Seitenränder dicht am Ligamentrande eine Ausbuchtung besitzen, in Folge deren daselbst die Schalen nicht geschlossen sind, sondern eine weite spaltförmige Oeffnung <sup>1)</sup> besitzen, aus welcher beim Schlusse der Schale das Wasser unter starkem Drucke ausströmt. Es wird dadurch leicht verständlich, dass der vom Ligament am weitesten abstehende Rand der Schalen bei der Bewegung nach vorn gerichtet sein muss. Diese leicht sich darbietende Erklärung ist schon von FISCHER <sup>2)</sup> richtig vorgetragen worden. Wahrscheinlich liefert diese Ortsbewegung auch den Schlüssel für die gerade bei Pecten ja besonders auffällige hohe Entwicklung der Augen am Mantelrande. Da die Nahrung bei allen Muscheln aus feinsten Theilen organischer Masse besteht, welche fast überall mit dem Athemwasser zum Munde hingestrudelt werden, so kann der Besitz von Augen am Mantelrande der Muscheln nicht in Beziehung gebracht werden zur Nahrungsaufnahme. Es werden vielmehr aller Wahrscheinlichkeit nach diese Augen zur Wahrnehmung von

1) Eigentlich sind es zwei, denn, wie auch unsere Figur 7 und 8 bei  $x$  zeigt, es finden sich am Rande der Schalen jederseits zwei entsprechende in der Ruhe aufeinander liegende Höckerchen, so dass das Wasser sowohl vor als hinter ihnen austritt. Es handelt sich darin offenbar um eine das Zerbrechen der Schalen beim raschen heftigen Schliessen verhindernde Schutz Einrichtung.

2) P. FISCHER: Note sur la natation du Pecten maximus. Journ. de conchyl. Tom. XVII 1869, p. 121—123. cf. auch CROSSE: Ibidem Tom. XVI 1868, p. 6.

Feinden dienen, und es hat dann nichts überraschendes, wenn man solche Augen gerade bei denjenigen Gattungen besonders entwickelt findet, welche frei, d. h. nicht tief in Sand vergraben leben, und welche die Fähigkeit rascher Ortsbewegung besitzen. Dass gerade bei diesen nicht mit Siphonen versehenen, aber mit der Fähigkeit ausgedehnter Ortsbewegung begabten Muscheln Augen in höchster Entwicklung sich finden, scheint mir zumal deshalb kein Zufall zu sein, weil sich eben solche Augen auch bei einer ganz anderen Gruppe von Muscheln finden, nämlich bei vielen Cardiaceen<sup>1)</sup>. Diese Thiere sind aber gleichfalls mit der Gabe einer ausgiebigen Ortsbewegung versehen, wenn auch in anderer Weise; es ist nämlich bei ihnen, wie auch bei den Trigoniaceen, der lange im Winkel geknickte Fuss zum Springen befähigt. Bezüglich der Feinde, an welche man dabei zu denken hat, ist besonders daran zu erinnern, dass viele proboscidifere Arthrocochliden mit ihrem Rüssel Muscheln anbohren, um sie auszusaugen oder zu fressen. Es ist aus den Erfahrungen der französischen Austerulturen hinreichend bekannt, ein wie gefährlicher Feind derselben *Murex erinaceus*<sup>2)</sup> ist! Festgewachsene Muschelthiere sind natürlich solchen Insulten besonders stark ausgesetzt. Sie haben einen Schutz nur in der gerade bei den festliegenden oder angewachsenen Muscheln oft enormen Dicke der Schalen. Die mit Siphon versehenen Muscheln sind von dieser Gefahr nicht bedroht, da sie in der Tiefe des Sandes oder Schlammes festsitzend nur durch die langen ganz retractilen Siphonen den Verkehr mit dem Wasser unterhalten. Wo sich bei ihnen Augen finden, stehen dieselben auf der Spitze der Siphonen. Für ein von einer Arthrocochlide angegriffenes Individuum von *Pecten* genügt eine kurze Thätigkeit der Schalen, um dasselbe dem Gesichtskreise der langsam kriechenden Schnecke zu entführen.

In histologischer Beziehung stellt sich das Verhältniss so, dass der muskulöse Theil aus den bekannten glatten Faserzellen besteht, bei welchen die contractile Substanz peripher gelagert ist, indessen die Achse von einem körnigen Protoplasma gebildet wird, in welchem auch der Kern liegt. Wo bei Muscheln im Schliessmuskel Querstreifung auftritt, wie es ja gerade auch von *Pecten* bekannt ist, da findet sich dieselbe nur in dem muskulösen Theile, nie im ligamentösen. Der letztere

1) Dass auch bei *Cardium* wie bei vielen anderen Muscheln Augen vorkommen, war schon bekannt. Bei *Cardium papyraceum* Ch., *subretusum* Sow. und *crassum* Gm. fand ich aber Augen, die ebenso auffallend entwickelt waren, wie bei *Pecten*, und durch ihre bedeutende Grösse sofort auffielen.

2) cf. darüber u. a. FISCHER: Note sur les moeurs des *Murex erinaceus*. Journ. de Conchyl. Tom. XIII. 1865. p. 5—8.



zeigt in histologischer Beziehung ein ganz anderes Verhalten. Die einzelnen Muskelfasern dieser Portion sind fibrillär gebaut, in so exquisiter Weise, dass man fast eine Nervenfaser vor sich zu haben wähnen könnte. Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem einen und dem anderen Typus besteht darum doch nicht. Ich muss in dieser Beziehung auf meine Abhandlung zur Anatomie von Chiton<sup>1)</sup> verweisen, wo ich darauf aufmerksam gemacht habe, dass die sog. Querstreifung in den Muskelfasern der Schlundkopfmuskulatur bei Chiton und den Arthrocochliden in Wahrheit nichts ist als eine exquisite Fibrillenbildung. Dabei ist jedoch innerhalb der Fibrille die anisotrope Substanz in regelmässiger Weise durch Theile isotroper Substanz unterbrochen, während in den Fibrillen im ligamentösen Theile des Adductor der Muscheln eine solche Scheidung nicht eingetreten ist. Im muskulösen Theile des Schliessmuskels findet sich kein Zerfall in Fibrillen.

Was nun die Verbreitung betrifft, in der die Scheidung der Muskeln in eine muskulöse und eine ligamentöse Portion bei den Muscheln vorkommt, so findet sie sich allgemein bei den Monomyariern im hinteren Adductor und in demselben Muskel auch bei sehr vielen Dimyariern. Bei den letzteren findet sie sich zuweilen auch im vorderen Schliessmuskel<sup>2)</sup>. Nie erscheint aber eine solche Differenzirung in den Retractoren. Die einzige Ausnahme, welche letzterer Satz erleidet, ist Anomia, wo eben, meiner Meinung nach, die beiden an das Schliessknöchelchen tretenden Muskeln nichts anderes sind als die beiden Portionen des Retractor pedis posterior. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liefert die Entwicklungsgeschichte. Bei Untersuchung ganz kleiner Anomien fand ich linkerseits an Stelle der beim erwachsenen Thiere ziemlich nahe bei einander entspringenden drei Muskeln deren nur zwei. Das Verhalten des Adductor war das gleiche, aber an Stelle der zwei an das Schliessknöchelchen tretenden Muskeln fand sich nur ein einziger. An diesem war aber schon (cf. Fig. 9) die Zusammensetzung aus zwei Portionen, einer muskulösen und einer ligamentösen zu erkennen. Beide Portionen sind aber noch innig mit einander verschmolzen und erst im Verlaufe des weiteren Wachsthumes werden sie selbständig und entfernen sich von einander. Bei der Anomia sehr nahe stehenden Gattung Placunanomia, bei welcher das flache Schliessknöchelchen fest mit der Schale verschmilzt, finden sich

1) H. V. IBERING, Zur Anatomie von Chiton. Morphol. Jahrb. Bd. IV 1878, p. 428.

2) Eine ausführliche Mittheilung meines ausgedehnten Materiales zur vergleichenden Anatomie, speciell auch der Muskulatur, der Muscheln behalte ich mir für eine andere Stelle vor.

jederzeit nur zwei Eindrücke im Centrum der linken Schale, indem der Retractor posterior nur eine einfache Narbe erzeugt, nicht eine doppelté wie bei Anomia. So repräsentirt darin Placunanomia dauernd eine Stufe, welche bei Anomia früh durchlaufen wird. Uebrigens finden sich auch bei den verschiedenen Arten von Anomia erhebliche Differenzen bezüglich des Grades, bis zu dem die beiden Portionen des Retractor sich von einander entfernen. Bei Anomia squama Gm. fand ich nur einen einfachen Muskel wie bei Placunanomia.

Der Adductor von Anomia, der immer als einfach beschrieben wurde, bietet die gleiche Scheidung in zwei Portionen dar. Es ist aber die ligamentöse ziemlich klein. Sie ist innig mit der anderen verschmolzen und liegt wie gewöhnlich am meisten nach hinten und unten gegen den Mastdarm hin. Was den Retractor anterior betrifft, so findet sich derselbe nur linkerseits. Der rechte fehlt, ist verkümmert. Es ist das wieder eines der besonderen nur Anomia zukommenden Merkmale. Uebrigens sollen darin nicht alle Arten von Anomia übereinstimmen, indem nämlich Woodward<sup>1)</sup> angiebt, bei Anomia pernoides aus Californien existire auch in der rechten Schale der Eindruck des Retractor anterior.

Die hier betreffs der Deutung der Muskulatur vertretene Ansicht steht hinsichtlich mehrerer Punkte in Widerspruch mit den bis jetzt geltenden Anschauungen. Die meisten Autoren sehen, wie schon erwähnt, in den beiden Portionen des Retractor posterior zwei verschiedene Muskeln, indem sie nur den einen derselben als Retractor gelten lassen, den anderen aber als sog. Byssusmuskel betrachten. Nun ist aber bezüglich des letzteren zu bemerken, dass der Begriff des Byssusmuskel überhaupt nicht haltbar ist. Wer zahlreiche Vertreter der Mytilaceen auf ihre Muskulatur untersucht hat, wird nicht in Gefahr kommen, dieser älteren gänzlich verfehlten und unwissenschaftlichen Eintheilung sich anzuschliessen, er wird vielmehr erkennen, wie der ausserordentlich grosse, häufig sehr in die Länge gestreckte Retractor posterior bald als ein einziger Muskel erscheint, indem die Bündel desselben alle dicht neben einander entspringen, bald aus einer grossen Anzahl mehr oder minder weit von einander getrennter Bündel besteht, die also selbständig entspringen, in Verlauf und Insertion sich aber ebenso verhalten, wie die einzelnen Bündel des ungetheilt entspringenden einfachen Retractor. Ein Theil der Bündel inserirt sich rings um die Byssusdrüse, andere treten in die Masse des Fusses ein. Selbst wenn man nun aber auch daran festhält, dass der sog. Byssus-

1) S. P. WOODWARD: A Manuel of the Molluska. II. Edition. London 1874. p. 409.



Muskel der Autoren nichts anderes ist als ein Theil des Retractor posterior, so ist es doch keinesfalls statthaft, dementsprechend die beiden Portionen des Retractor posterior von Anomia zu deuten. Die Bündel des sog. Byssusmuskel verhalten sich in histologischer Hinsicht immer ganz so wie diejenigen des Rückziehers des Fusses. Bei Anomia aber handelt es sich, wie oben nachgewiesen wurde, um eine histologische Differenzirung innerhalb eines einzigen Muskels, der bei jungen Anomien noch nicht in zwei selbständige Schenkel zerfallen ist, und bei Placunanomia zeitlebens ein einfacher Muskel bleibt.

Aber noch in einer anderen Beziehung ist die von den Autoren vertretene Auffassung nicht haltbar. STEENSTRUP und LACAZE-DUTHIERS glaubten zur Erklärung für die bei Anomia bestehenden Verhältnisse namentlich die Gattung Pecten heranziehen zu dürfen, wo die Anordnung der Muskulatur Besonderheiten darbietet, die man freilich leicht in Versuchung kommen kann für die Deutung der Muskeln von Anomia zu verwerthen. Es finden sich bei Pecten (Fig. 7) in der linken Schale, wenn wir im Folgenden von dem Retractor anterior absehen, drei Muskeleindrücke gegen zwei in der rechten, so dass also auch da rechterseits weniger Eindrücke von Muskeln sich finden wie links. Die Verhältnisse sind jedoch ganz andere. Von den bezeichneten drei Muskeleindrücken der linken Schale gehören zwei dem Adductor posterior an (*Apl* und *Apm* Fig. 4), dessen dicht zusammenliegende ligamentöse und muskulöse Portion sie darstellen. Der dritte ist derjenige des Retractor posterior, von welchem nur der links entspringende Schenkel existirt<sup>1)</sup>, indem der rechte fehlt. In derselben Art nun soll nach der Meinung der genannten Autoren auch bei Anomia nur der linke Retractor posterior entwickelt sein, dessen Bündel sich dann an das von ihnen als Byssus gedeutete Schliessknöchelchen ansetzen. Die Frage, ob diese Auffassung richtig sei, konnte wohl wesentlich nur mit Hülfe der Entwicklungsgeschichte beantwortet werden. Es zeigte sich nun bei Untersuchung ganz junger Anomien, dass der Fuss da noch nicht in dem Maasse ein rudimentäres Organ ist, wie bei dem ausgewachsenen Thiere, und dass daher die Beziehung der Retractoren des Fusses zu diesem noch deutlicher ausgesprochen ist, indem einzelne Bündel derselben in den Fuss eintreten. Bezüglich des Retractor posterior zeigt sich, dass er ein grosser, den Körper durchsetzender Muskel ist, auf welchem in der Medianlinie der Fuss gleichsam reitet. Von

1) So bei allen Untergattungen von Pecten mit Ausnahme der Gattung *Vola* Klein, wo auch der linke Schenkel noch fehlt, so dass also der Retr. post. ganz hinweggefallen ist. So sah ich es bei *Vola* (Pecten) *maxima* und *jacobaea*. Dieser wichtige Character ist künftig in die Gattungsdiagnose aufzunehmen.

einer einseitigen Entwicklung des linken Schenkels ist weder zu dieser Zeit, noch später die Rede. Der einzige Unterschied zwischen beiden Hälften des Retractor posterior ist der, dass linkerseits die Ursprungsstelle desselben vom Mantel überzogen ist, während rechts das nicht der Fall ist, indem die Seitenwand des Körpers, in der sich der Ursprung des Muskels findet, nicht von dem höher oben entspringenden und einen Ausschnitt bildenden Mantel überzogen ist. Aus diesem Grunde ist es nicht statthaft, die Muskulatur von Pecten mit derjenigen von Anomia zu vergleichen, da bei Pecten von den beiden sonst sich findenden Schenkeln des Retractor posterior nur der eine, der linke, vorhanden ist.

Es sind mithin bei Anomia beide Schenkel des Retractor posterior, der rechte so gut wie der linke vorhanden und stark entwickelt. Da jedoch der Fuss einen kleinen rudimentären Anhang darstellt, so ist die Beziehung des grossen Retractor posterior zum Fusse fast ganz verloren gegangen, es hat derselbe eine andere Verwendung gefunden, indem er in Beziehung getreten ist zu dem Schliessknöchelchen. Ebenso steht es mit dem Retractor anterior, welcher bei jungen Thieren fast ganz in den Fuss tritt, während er sich bei alten an das Ossiculum ansetzt. Indem so der Retractor posterior pedis die Beziehung zu dem rudimentär gewordenen Fusse fast ganz verloren hat und den Körper von einer Seite zur anderen quer durchsetzt, gewinnt er ganz das Aussehen eines Adductor. Die Aehnlichkeit wird zu einer completeen bei Placunanomia, wo das niedrige Schliessknöchelchen ganz mit der Schale verwachsen ist, so dass dann der betreffende Muskel nur zur Annäherung resp. Schliessung der Schalen dient. Der Retractor posterior pedis von Placunanomia ist seiner Function nach ein Adductor. Es ist daher begreiflich genug, dass von vielen Autoren die Theile des Retractor posterior von Anomia als Adductoren gedeutet sind. Nach der Angabe von CUVIER<sup>1)</sup> und BLAINVILLE<sup>2)</sup> hat Anomia nur einen aus drei Portionen bestehenden Adductor, von dem ein Theil durch das Loch der rechten Schale tritt. Nach v. SIEBOLD<sup>3)</sup> und LEACH<sup>4)</sup> dagegen würde Anomia drei Adductoren haben, welcher Umstand LEACH veranlasste, für Anomia eine besondere Ordnung der Trimya aufzustellen, welche er den Monomya und Dimya entgegensetzte. So lange in der

1) CUVIER. Das Thierreich. Deutsch von F. S. VOIGT. 1834. Band III. p. 456.

2) D. DE BLAINVILLE. Manuel de Malacologie. Paris 1825. p. 519.

3) C. Th. v. SIEBOLD. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. 1848. p. 251.

4) W. E. LEACH. A synopsis of the Mollusca of Great Britain. London 1852. p. 353.

vergleichenden Anatomie die Function in besonderem Grade Berücksichtigung fand, war diese Auffassung durchaus zu billigen. Seitdem sich aber die vergleichende Anatomie von dem Einflusse der Physiologie emancipirt und zu einer rein morphologischen Wissenschaft entwickelt hat, kann die Identität der Function nicht mehr als ein massgebender Factor bei Ermittlung von Homologieen anerkannt werden. Der accessorische Adductor von Placunanomia entspricht nach seiner Lage und Insertion dem Retractor posterior der übrigen Monomyarier, und ist daher ihm homolog zu erachten, trotzdem er die Function eines Schliessmuskels übernommen hat. Wir haben also bei Anomia einen hinteren Adductor, der eine Differenzirung in zwei Portionen aufweist, einen nur links vorhandenen vorderen Retractor pedis und endlich einen hinteren Retractor pedis, welcher sowohl den linken wie den rechten Schenkel besitzt und eine Differenzirung in zwei Portionen, die ligamentöse und die muskulöse erlitten hat.

Darf ich hoffen die Deutung der Muskulatur von Anomia hiermit endgültig behandelt zu haben, so steht das anders mit dem eigenthümlichen Schliessknöchelchen, trotzdem ich gerade in diesem Punkte im Stande bin, wesentliche neue Thatsachen mitzuthellen. Ich wende mich gleich zur Beschreibung des genannten Gehildes, sowie desjenigen Organes, welches dasselbe erzeugt. Das Schliessknöchelchen (Fig. 6) ist ein Körper von ovalem Querschnitte, der eine grössere freie untere Fläche besitzt, durch welche er an fremde Körper befestigt ist und eine minder grosse obere, welche dem Retractor posterior zur Anheftung dient. Untersucht man ein frisch vom Thiere vorsichtig abgelöstes Ossiculum, so sieht man die obere Fläche desselben gebildet von ziemlich hohen, feinen, in der Längsrichtung verlaufenden Falten, die in grösserer Zahl wie die Blätter eines Buches nebeneinander stehen. Bei histologischer Untersuchung erkennt man, dass diese Lamellen aus einer sehr resistenten structurlosen Substanz bestehen. Entkalkt man das Schliessknöchelchen in verdünnter Chromsäure, so bemerkt man wie dasselbe in seiner ganzen Masse von diesen Lamellen gebildet resp. durchzogen wird. Es besteht also das Ossiculum aus einer grossen Anzahl von vertical gegen das Thier stehenden cuticularen Lamellen<sup>1)</sup>, welche durch kohlen sauren Kalk untereinander zu einem festen Gebilde vereint sind. Einmal mit diesen Verhältnissen vertraut, erkennt man auch schon äusserlich am Ossiculum die diesen Lamellen entsprechenden Linien. Löst man an einem in Weingeist gut conservirten

1) Diese Zusammensetzung des Ossiculum aus Lamellen ist schon angegeben bei JOANSTON, Einleitung in die Conchyliologie. Uebers. v. BRONN 1853. p. 141 Anm., nach Mittheilung von J. E. GRAY.



Thiere das Schliessknöchelchen ab, so sieht man wie die einzelnen Lamellen mit ihrem freien Saume hineinragen in die Vertiefungen eines besonderen Faltenorganes, welches sonderbarer Weise bisher nie beschrieben oder abgebildet worden ist. Hat man das Thier nach Entfernung der rechten Schale und des Ossiculum frei gelegt (Fig. 3), so sieht man den Mantel in seiner ganzen Ausdehnung an der rechten Seite vor sich. Er entspringt da viel höher oben am Körper wie links und zieht sich nach vorn in einen langen schmalen Zipfel aus, welcher um das Faltenorgan sich herumlagert. Da es die Mantelfläche ist, welche die Schale absondert <sup>1)</sup>, so ist es begreiflich, dass entsprechend diesem Verhalten des Mantels die Schale ein Loch resp. einen Ausschnitt besitzt. In diesem nun tritt die Seitenwand des Körpers frei zu Tage, d. h. also nicht überzogen vom Mantel. Diese Partie der Seitenwandung des Körpers, unter welcher der Retractor posterior endet, ist nun in das oben erwähnte Faltenorgan (*Fa* Fig. 3) umgebildet. Es besteht dasselbe aus einer feinen ringsherum laufenden Membran, welche dem Rande einer Schüssel vergleichbar, die äussere Begrenzung des Organes bildet. Der obere Rand dieser Ringmembran (Fig. 4 m), welche vielleicht mit dazu dient, im Verlaufe des Wachstumes durch Resorption der Schale den Ausschnitt entsprechend zu erweitern, legt sich an den freien Rand des Mantels an. Im Grunde des Faltenorganes stehen in der Richtung vom Ligamente der Schale gegen deren entgegengesetzten freien Rand zahlreiche Falten, deren Zahl sich auf ungefähr 50 belaufen mag. Die freie Fläche dieser Falten wird von einem Epithel flacher Zellen gebildet, welche scharf gegen einander sich abgrenzen und 0,014—0,02 Mm. gross sind. Figur 5 stellt einen durch den Körper von *Anomia* gelegten Schnitt dar, an welchem das Faltenorgan quer gegen die Richtung der Falten durchschnitten ist. Die Höhe der Falten beträgt 0,5—0,6 Mm., dann folgt eine hellere Zwischenschicht von 0,20 Mm. Ausdehnung und dann die Masse des Retractor posterior, dessen Dicke zu 1,15 Mm. bestimmt wurde. Ein grosser Theil der Muskelfasern endet unterhalb des Faltenorganes, doch ragen auch manche Muskelzüge in die Falten hinein.

1) Man wird hieran kaum zweifeln können, trotz des lebhaften Widerspruches, der neuerdings dagegen erhoben wurde von W. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (cf. dessen »Untersuchungen über nicht celluläre Organismen«. Berlin 1877. p. 46 ff.). NATHUSIUS meint, ein in die Schale gebrochenes Loch werde nicht vom Mantel her verschlossen, sondern verwachse durch selbständige Wucherung der Schale. Der Umstand, dass bei *Anomia* die Schale so genau der Ausdehnung des Mantels entspricht, ist kein geringer Einwurf gegen die Ansichten von NATHUSIUS, auf deren Kritik ich mich an dieser Stelle nicht einlassen kann.

Eine Beschreibung des Faltenorganes, trotzdem es kaum zu übersehen, habe ich nirgends finden können. Es erklären sich aus diesem Umstande wohl einige der Irrthümer, welche hinsichtlich der Deutung des Ossiculum begangen wurden, das früher allgemein als eine dritte Schale aufgefasst wurde, daher denn Anomia bei den Multivalvia stand. Die Angaben der Autoren lauten zumeist einfach dahin, dass der *Retractor posterior* an seinem freien — rechten — Ende an das Ossiculum trete, resp. dasselbe erzeuge. LAMARCK<sup>1)</sup> und PHILIPPI<sup>2)</sup> hielten das Ossiculum für die verkalkte Sehne des bezeichneten Muskel. Es ist jedoch dabei übersehen, dass der betreffende Muskel an seinem rechten Ende nicht frei an das Schliessknöchelchen tritt, sondern überzogen wird von dem hier zum Faltenorgane entwickelten Epithel der Seitenwandung des Körpers. STEENSTRUP, LACAZE-DUTHIERS u. a. deuteten das Ossiculum als einen verkalkten Byssus, ohne dass sie jedoch zu diesem Byssus eine entsprechende Byssusdrüse nachgewiesen hätten. Der Bau des Ossiculum steht ganz in Einklang mit dieser Deutung, da ja auch der Byssus von *Arca* eine solide aus Lamellen zusammengesetzte Masse darstellt. Andererseits ist von MORSE nachgewiesen worden, dass die Embryonen von *Anomia*, wie schon FORBES and HANLEY erwartet hatten, einen feinen Byssusfaden besitzen. Damit ist aber nicht gesagt, dass aus diesem echten im Fusse erzeugten Byssusfaden das Faltenorgan des erwachsenen Thieres hervorgehe, was MORSE (l. c.) ohne Weiteres anzunehmen scheint. Die Byssusdrüse<sup>3)</sup> ist eine im Inneren des Körpers gelegene Drüse, welche in der Medianlinie sich nach aussen öffnet. Das Ossiculum von *Anomia* aber wird an der rechten Seite des Körpers erzeugt von der äusseren Begrenzung des Körpers, welche daselbst in Falten erhoben ist. Die Verhältnisse sind so verschieden, dass man kein Recht hat, ohne Weiteres das Faltenorgan als Byssusdrüse zu

1) LAMARCK. Animaux sans vertèbres. II. ed. T. VII. p. 272 (nach LACAZE-DUTH.).

2) R. A. PHILIPPI. Enumeratio Molluscorum Siciliae. Berolini Vol. II. 1844. p. 92.

3) Die Ansicht von LEYDIG (Lehrbuch der Histologie 1857. p. 140), wonach die Byssusfäden chitinisirte Muskelfasern seien, dürfte wohl von Niemanden mehr vertheidigt werden, der genauer mit anderen histologischen Hilfsmitteln die Frage geprüft hat. Dass letzteres nicht der Fall ist mit W. v. NATHUSIUS (l. c. p. 72) stellt er selbst nicht in Abrede. NATHUSIUS schreibt dem Byssus einen fibrillären Bau zu und lässt die Fasern in diejenigen des Körpers übergehen, da eine Byssusdrüse nicht existire. Doch ist es an passenden Schnitten sehr leicht, letztere zu demonstrieren. Sie besteht aus zahlreichen parallelen durch Septen getrennten Taschen, in denen die Lamellen des Byssusstammes entstehen. Die an diesen Stamm angehefteten Byssusfäden haben einen anderen Ursprung. Ich glaube die entsprechenden Drüsen, als ich vor vier Jahren diese Untersuchungen anstellte, in die Byssusrinne des Fusses mündend gefunden zu haben, doch gelangten meine Untersuchungen hierüber damals nicht zum Abschlusse.

deuten. Der Umstand, dass Anomia im Embryonalleben einen Byssusfaden spinn, hat natürlich gar keine Bedeutung, denn das Vorhandensein des Byssusfaden bei den Embryonen von Muscheln ist ein ganz allgemeines, gleichviel ob die betreffenden Thiere im erwachsenen Zustande mit Byssus versehen sind oder nicht. Die Möglichkeit, dass bei Anomia so wunderbare Verschiebungen, Wanderungen etc. eintreten könnten, dass in der That das Faltenorgan aus der Byssusdrüse hervorginge, kann a priori nicht bestritten werden, und es wird diese Frage so lange als eine offene gelten müssen, als nicht die Entwicklungsgeschichte von Anomia hierauf untersucht ist. Wahrscheinlicher ist es aber jedenfalls, dass die Byssusdrüse bei Anomia in ihrer Existenz auf das Embryonalleben beschränkt ist und bald nachher zu Grunde geht, während das Faltenorgan und somit auch das Schliessknöchelchen ein besonderes nur Anomia zukommendes Gebilde repräsentirt.

Um zum Schlusse die wesentlichsten Resultate zusammenzufassen, so würden dieselben lauten:

1) Die Schliessmuskeln der Muscheln, besonders der hintere, erleiden vielfach eine Differenzirung in zwei morphologisch und physiologisch verschiedene Theile, einen muskulösen und einen ligamentösen. Letzterer bewirkt als Antagonist des Schalenligamentes den anhaltenden Schluss der Schalen, ersterer besorgt die plötzliche rasche Schliessung derselben. Die muskulöse Portion besteht aus glatten Muskelfasern, in denen zuweilen mehr oder minder deutlich Querstreifung auftritt. Die Muskelfasern der ligamentösen Portion zeigen stets einen exquisiten fibrillären Bau.

2) Eine solche Differenzirung in eine ligamentöse und eine muskulöse Portion findet sich bei Anomia, und nur bei ihr, auch im Retractor posterior pedis, welcher sich an das Schliessknöchelchen anheftet. An dem genannten Muskel sind beide Schenkel oder Hälften, die rechte so gut wie die linke entwickelt.

3) Das Schliessknöchelchen ist das Product eines besonderen, an der rechten Seite des Körpers gelegenen »Faltenorganes«, welches nach Bau und Lage nicht als Byssusdrüse in Anspruch genommen werden kann.

Erlangen, den 19. October 1877.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel II.

- Ap*, Adductor posterior.  
*Apl*, ligamentöse Portion.  
*Apm*, muskulöse Portion des Adductor posterior.  
*Ra*, Retractor anterior pedis.  
*Rp*, Retractor posterior pedis.  
*Rpl*, ligamentöse Portion.  
*Rpm*, muskulöse Portion von *Rp*.  
*Fa*, Faltenorgan.

Fig. 1. Linke Schale von *Anomia ephippium* L. mit den Muskeleindrücken.

Fig. 2. Rechte Schale derselben, mit dem Ausschnitte (*Au*) für das Schliessknöchelchen.

Fig. 3. Das Thier von *Anomia* nach Entfernung der rechten Schale.

Fig. 4. Das Faltenorgan, schwach vergrössert. *m* Randmembran desselben; *p* Fuss.

Fig. 5. Schnitt durch den Körper von *Anomia*, senkrecht gegen die Richtung der Lamellen des Faltenorganes. Vergrösserung 45 : 1.

Fig. 6. Das Schliessknöchelchen von der Seite.

Fig. 7. Linke Schale von *Pecten varius*, an der die Muskeleindrücke bei Präparation des frischen Thieres markirt wurden. *x* sind die kleinen Höckerchen, welche beim Schlusse der Schalen aufeinander liegen.

Fig. 8. Die beiden geschlossenen Schalen von *Pecten varius* von vorn gesehen. *rS* rechte, *lS* linke Schale; *Sp* oberer Theil, *Sp'* unterer Theil der Spalte, durch welche beim Schliessen der Schalen das Wasser ausfliesst; *x* wie in Fig. 7.

Fig. 9. Fuss- und Rückziehmuskel einer ganz jungen *Anomia*, wo die beiden Portionen von *Rp* noch nicht getrennt sind. *p* Fuss.

---

Fig. 1.

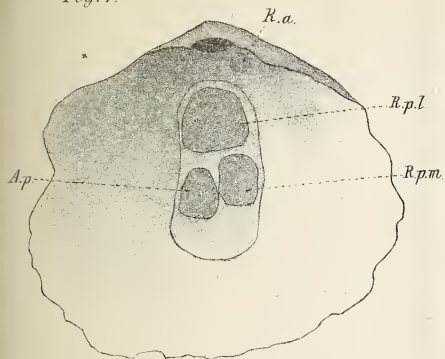


Fig. 2.

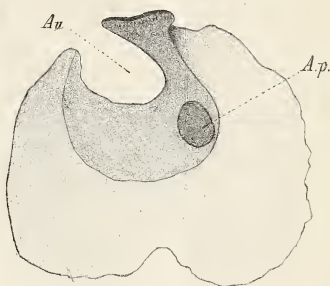


Fig. 3.

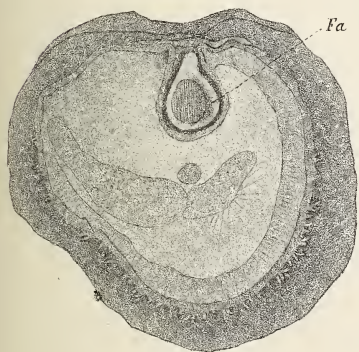


Fig. 4.

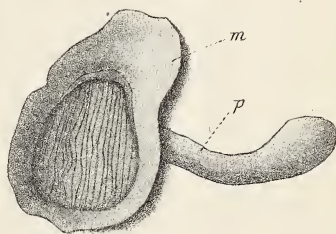


Fig. 5.

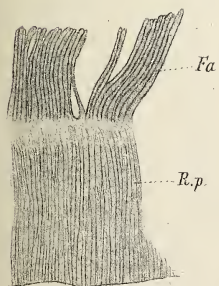


Fig. 6.



Fig. 8.

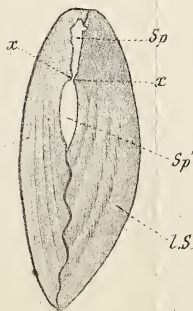


Fig. 7.

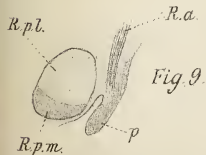
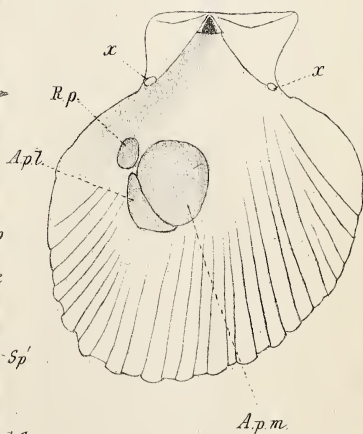


Fig. 9.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [30 Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: [Ueber Anomia, nebst Bemerkungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur bei den Muscheln 13-27](#)