

Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln.

Von

Ernst Ehrenbaum, cand. phil.

Mit Tafel I und II.

Die vorliegende Arbeit wurde im Sommer- und Wintersemester 1883/1884 im zoologischen Institut der Universität zu Kiel angefertigt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. K. MÖBIUS, erlaube ich mir an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank abzustatten für die Freundlichkeit, mit der derselbe mich bei meinen Arbeiten unterstützte und mir alle Hilfsmittel des Institutes zur Verfügung stellte.

Die Schale der Mollusken ist seit viel längerer Zeit Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen als die Organisation der sie bewohnenden Thiere. Indessen beschränkte sich die Kenntnis der Schalen lange Zeit wesentlich auf die ganz äußerlichen Eigenthümlichkeiten derselben, besonders ihre Form und ihre Farbe. Ihre innere Struktur und ihr feinerer Bau ist, abgesehen von den ersten Anfangsstudien, die noch ins vorige Jahrhundert fallen, erst in unserer Zeit einigermaßen erschlossen worden, im Ganzen aber und besonders in ihren Beziehungen zu den Wachsthumsvorgängen selbst heute noch so wenig gekannt, dass der modernen Forschung auf diesem Gebiet noch ein außerordentlich großes Feld zur Bearbeitung offen bleibt.

RÉAUMUR (4)¹ war wohl der Erste, der diesem Gegenstande ein eingehenderes Studium widmete. Er hatte, gestützt auf Regenerationsversuche, die er an verletzten Schneckenschalen anstellte, die Schale

¹ Die Zahlen hinter den Autorennamen verweisen auf das beigegebene Literatur-Verzeichnis.

für ein Absonderungsprodukt des Thieres erklärt. Dagegen wies schon sein Zeitgenosse MÉRYS (3) auf die Nothwendigkeit hin, ein selbständiges inneres Wachstum der Schale anzunehmen, da sonst das Fortrücken der mit ihr verbundenen Muskeln nicht zu erklären sei. Diesen Widerspruch löste RÉAUMUR (2) selbst in einer zweiten Arbeit, worin er seine frühere Theorie aufrecht hielt und darauf hinwies, dass die Muskeln nicht in, sondern an den Schalen fortrückten. Trotzdem erklärte später HÉRISSEANT (4) (1766), der Schale komme ein eignes inneres Wachstum zu, ähnlich wie den Knochen, denn das Wesentliche an ihr sei nicht der Kalk, sondern die organische Grundmasse, in welcher der Kalk nur eingelagert sei. Diese Ansicht blieb auch lange die herrschende, und Männer wie CUVIER, BLUMENBACH u. A. haben ihr gehuldigt. — Von ihr geleitet suchte man nun zunächst nach einer Gefäßverbindung zwischen Schale und Thier besonders im Schließmuskel. Man gab diese Ansicht auch nicht auf, trotzdem die meisten Forscher mit Ausnahme von POLI (5) bei der Aufsuchung dieser Verbindung zu negativen Resultaten gelangten. In der Schale selbst schien nämlich das Gefäßnetz nicht zu fehlen, wie noch die weit späteren und sehr gründlichen Untersuchungen BOWERBANK'S (6) bestätigten.

Ehe wir indessen die Entwicklung dieser Ansichten weiter verfolgen, müssen wir noch einer anderen dritten gedenken, die einem französischen Forscher, dem Grafen BOURNON (7), ihren Ursprung verdankt. Obwohl demselben das Vorhandensein der organischen Substanz in den Schalen nicht unbekannt war, so hielt er es doch gegenüber dem Kalk für nebensächlich. Er betonte vor Allem die Selbständigkeit des Kalkes, der allerdings durch das Thier abgesondert, später aber dessen Einflüssen gänzlich entzogen werde und dann gerade so krystallisire wie in der anorganischen Natur. Die Folge war, dass eine große Zahl der namhaftesten Physiker und Mineralogen die Beschaffenheit des Kalkes in den Molluskenschalen zum Gegenstande ihrer Untersuchungen machten. BOURNON selbst hatte bereits die Krystallform des Kalkspats an den charakteristischen rhomboedrischen Spaltungsflächen in vielen Theilen der Schalensubstanz nachgewiesen. Seine Resultate wurden ergänzt und zum Theil berichtigt durch BREWSTER (8), der nachwies, dass die Perlmutter, abgesehen von anderen ganz eigenthümlichen optischen Eigenschaften, doppelt brechend sei, durch DE LA BÈCHE (9), der aus dem specifischen Gewicht, NECKER (10), der aus der Härte, und LEYDOLT (11), der aus den erhaltenen Ätzfiguren den Schluss zog, der kohlen saure Kalk der Muschelschalen müsse wenigstens zum Theil aus Aragonit bestehen. — Die Resultate dieser Untersuchungen finden sich zusammengefasst, berichtigt und erweitert in der ausgezeichneten Arbeit von

G. ROSE (12), welcher Aragonitkrystalle besonders an Pinnaschalen direkt zu beobachten glaubte und zu dem Schluss kam, dass ein Theil der Molluskenschalen aus Kalkspat und Aragonit bestehe (Pinna, Unio-niden etc.), ein Theil nur aus Kalkspat (Ostreiden) und ein anderer nur aus Aragonit (Cephalophoren). — Eine sehr viel neuere Arbeit von SORBY (13) nimmt die Resultate ROSE's ziemlich rückhaltslos an und erweitert dieselben durch Untersuchung der Kalkabscheidungen der gesammten Wirbellosen in der angegebenen Richtung. Durch Anwendung derselben mangelhaften Methoden, die schon 25 Jahre früher seine Vorgänger geleitet, gelangt SORBY zu noch größeren Inkonsequenzen als jene. Wir werden im Verlauf unserer Untersuchungen noch auf den Werth der Resultate dieser ganzen Untersuchungsreihe zurückzukommen haben.

Schon etwa ein Decennium vor der ROSE'schen Arbeit waren von zwei namhaften englischen Forschern, BOWERBANK (6) und CARPENTER (14), Abhandlungen über den feineren Bau der Molluskenschale veröffentlicht worden, die in ihrer Eigenart von großer Bedeutung für die Entwicklung der ganzen Frage geworden sind. Beide geben der Schale einen cellulären Ursprung und Aufbau. BOWERBANK vindicirt der Schale eine knochenähnliche Struktur, die dadurch zu Stande kommt, dass kohlen-saurer Kalk in den Zellen der Häute abgesetzt wird, aus denen die Schale zusammengesetzt ist, oder dass die kalkführenden Zellen bei spärlicher Entwicklung der häutigen Theile sich zusammenhäufen und verschmelzen. Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangen die gleichzeitigen Untersuchungen CARPENTER's, der an einem außerordentlich reichhaltigen Untersuchungsmaterial — circa 1000 Präparate von 400 theils lebenden, theils fossilen Species — zu dem Schlusse kommt, die Schale entstehe durch Metamorphose der Mantelepithelzellen: die Prismen der äußeren Schalensubstanz bilden sich durch Verwachsung einer Reihe von Zellen. Dieselben werden wie Knorpelzellen im Innern einer Inter-cellularsubstanz gebildet, wobei diese allmählich zurücktritt in dem Maße, wie die Zellen sich vergrößern, Kalk in sich aufnehmen, um schließlich sich gegenseitig abplattend eine polygonale Gestalt anzunehmen. Auch die lamellären Schalentheile (membranous shell substance), wie z. B. die Perlmutter, entstehen aus Kalkzellen (calcigerous cells) dadurch, dass diese platzen und mit ihrem Inhalt eine membra-nöse Unterlage imprägniren. Selbst die Kanäle, welche die Schale durchsetzen und die übrigens auf fast allen Abbildungen CARPENTER's mit Bestimmtheit als Bohrgänge parasitischer Mikroorganismen erkannt worden sind¹, sollen durch Verwachsung von Zellen entstanden sein.

¹ cf. Nr. 15, 17 und 18 des Litteraturverzeichnisses.

Dieser Auffassung steht nun die Sekretionstheorie, welche mehr oder weniger modificirt auch jetzt noch die allgemein geltende ist, gegenüber. Sie erklärt alle Schichten der Schale für ein Absonderungsprodukt der Mantelepithelzellen, ähnlich wie schon RÉAUMUR behauptet hatte, und stellt diese Gebilde in die große Klasse der Cuticularsubstanzen, deren allgemeine Verbreitung im Thierreich erst von KÖLLIKER (16) genügend gewürdigt und hervorgehoben wurde.

LEYDIG (21) beansprucht für sich das Verdienst, zuerst auf das Wesen und die Bedeutung der Cuticularsubstanzen aufmerksam gemacht zu haben. Er war schon 1855 zu dem Satze gekommen: »Die Cuticularbildungen sind als Abscheidungen einer Matrix zu betrachten, welche entweder aus distinkten Zellen besteht oder aus verschmolzenen Zellen.« Dabei stellte er diese Bildungen in die Gruppe der Bindesubstanzen. Seit KÖLLIKER und LEYDIG hat die Ansicht, dass man es in den Molluskenschalen mit eigentlichen Cuticargebilden zu thun habe, die weitgehendste Bestätigung und Verbreitung gefunden, und die meisten Autoren, die sich neuerdings mit der Frage beschäftigt haben, sind ihr gefolgt; ich nenne z. B. v. IHERING (22), v. HESSLING (23), HUXLEY (19) und SEMPER (24). Besonders verdient an dieser Stelle auch C. SCHMIDT (25) erwähnt zu werden, der schon im Jahre 1845 ausgedehnte Experimente über die gesammten physiologischen Vorgänge bei der Schalenbildung anstellte und dabei zu Resultaten gelangte, die noch heute im vollsten Maße Geltung haben und in keiner Weise widerlegt worden sind. — Indessen hat diese Sekretionstheorie auch in neuerer Zeit mannigfache Widersprüche erfahren. MECKEL (26) war der Ansicht, dass z. B. bei *Helix* die Schale von Kalkdrüsen des Mantels abgesondert werde. SEMPER bewies darauf, dass nur die sog. Epidermis der Pulmonaten von Schleim und Pigment liefernden Drüsen, welche sich am Mantelrande finden, abgesondert werde, während die eigentlichen kalkhaltigen Theile der Schale immer der sekretorischen Thätigkeit der Epithelzellen ihren Ursprung verdanken. — Eine sehr eigenthümliche, wenn auch nicht sehr klare Auffassung der Schalenbildung findet sich bei KEFERSTEIN (27). Während BRONN selbst in seinen bekannten »Klassen und Ordnungen des Thierreichs« eine Cuticularbildung durch mechanische Abstoßung von Epithelialtheilen annimmt, vertritt KEFERSTEIN, der Fortsetzer jenes Werkes, eine etwas andere Ansicht. Auch er rechnet die Schale zu den »hautartigen Zellenausscheidungen«, will ihr aber doch eine »gewisse Belebtheit« zuertheilen, da sie sich sofort stark verändere, wenn sie vom Thiere entfernt werde. Man muss annehmen, sagt er, »dass die Schale vom Blute der Schnecken her durch

die bloße Kontinuität der Gewebe ernährt werde, wie es auch für den gefäßlosen Knorpel statt hat«.

Wir kommen schließlich zu den beiden neuesten Arbeiten auf diesem Gebiet, die für die vorliegenden Untersuchungen vorzugsweise zum Ausgangspunkt gedient haben. Die erste stammt von v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (28), die zweite von T. TULLBERG (29). Die letztere bringt verschiedene Beobachtungen über Strukturverhältnisse und im Zusammenhang damit eine fast ganz neue Theorie über die Bildung gewisser Schalentheile. Die Prüfung und Widerlegung dieser, wie es scheint, von HUXLEY stammenden Ansicht¹, dass gewisse Schalentheile, besonders die Epicuticula, durch »chemische Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper« entstanden, ist mit einer Aufgabe der vorliegenden Arbeit gewesen.

Was die höchst eigenthümlichen Theorien betrifft, die v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN über das Wachsthum der Schalen aufstellt, und die zum großen Theil auf die Ansichten von MÉRY und HÉRISANT zurückgreifen, so konnte denselben hier nur eine beschränkte Aufmerksamkeit geschenkt werden. Die ganze Art der Beweisführung ist viel zu eigenartig, als dass sie überzeugend sein könnte. Die Selbständigkeit der Schale als eines aus sich herauswachsenden Gewebes der Mollusken wird mit dem Fehlen eines festen Zusammenhanges zwischen Schale und Mantel begründet. Frühere ähnliche Theorien hatten gerade das Vorhandensein einer (Gefäß-) Verbindung zu konstatiren gesucht. »Das freie Wachsthum des Randes von *Mytilus*,« heißt es a. a. O. p. 445, »der durch die Randmembran (periostracum) nachweislich außer jedem Kontakt des Mantels steht, dessen Zellen man die Sekretion der Schale mit kühner Phantasie angedichtet hatte, würde allein genügen, um über die Cuticularhypothese den Stab zu brechen.« Wenn der wahre Sachverhalt schon so lange und sicher bekannt ist, wie in diesem Falle, so bedürfen solche geradezu falschen Angaben keiner Kritik, denn sie richten sich selbst. Dann vergleicht v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN die nach seiner Meinung einander entsprechenden Theile zweier verschieden großer Schalen, und schließt aus den gefundenen Zahlen auf ein selbständiges »innerliches Wachsthum in allen Dimensionen«, wobei dann »Verschiebungen« von der dünneren Mitte nach dem dickeren Rande so wie Knickungen und Stauchungen einzelner Theile — in denen die Lagerung der Kalknadeln eine unregelmäßige ist — angenommen werden. Derartige vergleichende Messungen haben aber offenbar nur einen Sinn, wenn man es mit unter ganz gleichen Bedingungen ernährten und gewachsenen Individuen zu thun hätte.

¹ cf. Nr. 20, p. 165 und Nr. 29, p. 7.

Es ist durchaus nicht festgestellt und sehr fraglich, ob die Dicke und Länge der Anwachsstreifen bei verschiedenen Schalen in gleicher und daher vergleichbarer Weise zunimmt, und es scheint, dass der genannte Autor Voraussetzungen gemacht hat, die das Resultat seiner Untersuchungen vorwegnehmen, was um so auffälliger ist, als er selbst über die Gewagtheit derselben kaum in Zweifel zu sein scheint.

Indessen verdient hervorgehoben zu werden, dass die Abhandlung von v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN ganz außerordentlich gründliche Untersuchungen über die Schalenstruktur verschiedener Mollusken enthält, unter denen besonders *Mytilus edulis* die eingehendste Berücksichtigung gefunden hat. Dieselben waren die Grundlage für TULLBERG's Beobachtungen und der Ausgangspunkt für meine hier folgenden Angaben über *Mytilus edulis*, die hauptsächlich kompilatorischer und kritischer Natur sind und nur in sehr wenigen Punkten Anspruch auf Neuheit haben.

Was den Gesamthabitus und die makroskopische Physiographie von *Mytilus* so wie aller anderen in den nachfolgenden Zeilen abgehandelten Muscheln betrifft, so verweise ich hier auf das umfangreiche mit naturgetreuen Abbildungen versehene Werk von MEYER und MÖBIUS (30) über die Fauna der Kieler Bucht.

Mytilus edulis L.

Die ganze Schale ist von einem schön braunen bis dunkelolivgrünen, zuweilen in allen Regenbogenfarben schillernden »Periostracum« überzogen, auch Epicuticula genannt, — die »Epidermis« früherer Autoren. Dasselbe ist um den Schalenrand umgebogen und mit dem äußersten Ende in einer Vertiefung des Mantelrandes befestigt, dem es seine Entstehung verdankt. Seine Dicke wächst von der Entstehungsstelle stetig bis zum Schalenrande und nimmt auf der Schale vom Rande nach dem Umbo zu an Dicke wieder ab, was sich in natürlichster Weise dadurch erklärt, dass das jüngere Thier weniger Cuticularmasse absondert als das ältere. Die äußere Oberfläche des Periostracum erscheint dem unbewaffneten Auge glatt; unter dem Mikroskop bemerkt man jedoch auf günstigen Flächenansichten ein System von sehr feinen parallelen Rillen, die auf senkrecht zu ihrer Richtung geführten Querschnitten eine feine zackige Ausrandung hervorrufen (Fig. 4 C). Ich werde auf diese Rillen noch einmal später bei Behandlung des Absonderungsmodus zurückzukommen haben, bemerke indessen schon hier, dass die rillige Außenfläche des Periostracums dieselbe ist, welche an der Ursprungsstelle dieses Gebildes den Epithelzellen des betreffenden Mantellappens

aufliegt, wie auch aus der Vergleichung der Figuren 3 und 5 leicht ersichtlich ist.

Das ganze Periostracum ist in einer bestimmten Zone von verschiedenartig gestalteten, auf Flächenansichten aber meist sehr regelmäßig polygonal erscheinenden Höhlungen durchsetzt (Fig. 4 A), die den Eindruck von Zellen machen und früher auch als solche beschrieben worden sind. Sie sind im natürlichen Zustande jedenfalls mit Flüssigkeit gefüllt, die dann bei der Präparation freilich häufig von Luftblasen verdrängt wird unter gleichzeitiger Verdunkelung der betreffenden Stellen des Präparates (Fig. 4 C). Die Höhlungen lassen sich bis zur Ursprungsstelle des Periostracum verfolgen. Man sieht auf Flächenbildern vom inneren Periostracum (d. i. der um den Schalenrand umgebogene Theil), dass die Höhlungen an den jüngsten Theilen ziemlich groß und sparsam, dann näher dem Schalenrande viel kleiner und zahlreicher werden (Fig. 4 B), um endlich auf der Oberfläche der Schale jene schon erwähnte regelmäßige Anordnung und Gestalt anzunehmen (Fig. 4 A). Natürlich lassen sich diese sonderbaren Verhältnisse nur durch sekundäre Veränderungen in der Cuticularmasse erklären. Diese brauchen aber eben so wenig wie die sekundären Prozesse in den eigentlichen Schalthteilen als das Resultat eines organischen Wachstums der betreffenden Theile angesehen zu werden. — Ein gelungener Querschnitt durch das innere Periostracum (Fig. 5) gestattet auch, die allmähliche Bildung der Hohlräume näher zu verfolgen. Sie erscheinen auf der distalen Seite des Cuticulategebildes als ganz flache allmählich sich vertiefende Ausrandungen. Je weiter sie sich aus der Tiefe der Mantelrandfalte entfernen, desto mehr schließen sie sich dann gegen außen ab und scheinen in das Innere hineinzuwandern, um schließlich der entgegengesetzten Seite — späteren Außenfläche — ziemlich genähert in einer bestimmten Zone zu verharren. — Die Höhlenbildung selbst hat man sich jedenfalls so zu erklären, dass eine ganz bestimmte Zone des Epithels *b* (Fig. 5) unvollkommen secernirt, dass aber später beim Fortrücken der Cuticularmasse die entstandenen Löcher von gleichmäßig secernirenden Theilen des Epithels mit einer kontinuierlichen Decke versehen werden.

Man kann im Periostracum von außen nach innen folgende Theile unterscheiden (Fig. 4 C):

- 1) einen äußerst schmalen sehr hellen Randsaum, der Träger der rilligen Oberflächenskulptur ist,
- 2) eine schmale Cuticularlamelle,
- 3) Höhlenschicht,
- 4) zweite Cuticularlamelle, welche nach dem Schalenrande zu —

also je älter das Thier wird — bedeutend an Dicke zunimmt und dann meist mehrere Schichten erkennen lässt, zuweilen auch sparsame kleinere Höhlungen ohne regelmäßige Anordnung enthält,

5) unterste durchweg dunkler gefärbte und ziemlich homogen erscheinende Cuticularschicht, welche in einer unregelmäßig gestalteten und oft stark ausgebuchteten Linie die Grenze nach der blauen Schalensubstanz hin bildet.

TULLBERG und v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN berichten von Stacheln, die die Oberfläche der Schale junger *Mytilus* bedecken sollen, selbst noch bei Thieren von 4—6 mm Länge. Ich habe das nicht bestätigen können, obwohl ich eine große Menge der jungen Brut, die im Juli so massenhaft im Kieler Hafen erscheint, darauf untersucht habe. Als konstantes Merkmal dürfen daher diese Bildungen nicht angesehen werden.

Das Periostracum geht am dorsalen Rande auf der Vorder- und Hinterseite des Thieres gleichmäßig in das sog. Schalenband über, welches hier nur als eine geringfügige Modifikation der Epicuticula erscheint. Der mittlere und eigentliche Haupttheil des Schlossbandes, der sog. Knorpel, zeigt aber eine abweichende und eigenartige Struktur, die in der Kombination einer prismatisch nadelartigen mit einer dazu senkrechten lamellären Anordnung den wesentlichsten Charakter der eigentlichen Schalensubstanzen dokumentirt. Diese Eigenthümlichkeit des Schlossbandes erklärt sich dadurch, dass die Hauptmasse desselben immer eine gewisse, wenn auch geringe Menge Kalk eingelagert enthält, der die hochgradige Brüchigkeit dieses Theiles mit zu bedingen scheint, während das Periostracum fast ganz frei von Kalk ist. TULLBERG hat in der citirten Abhandlung die gesammten Verhältnisse des Schlossbandes von *Mytilus* durch zahlreiche Abbildungen eingehend erläutert.

Was die eigentlichen harten Schalentheile anbetrifft, so kann man hier wie bei allen bis jetzt darauf untersuchten Lamellibranchiern zwei specifisch verschiedene Theile unterscheiden, die hier nicht minder scharf von einander abgesetzt sind als bei den in dieser Beziehung best bekannten Najaden. Die äußere wesentlich formbildende Schicht der Schale, die hier wegen ihrer intensiven in regelmäßigen streifigen Zonen blau bis violetten Färbung auch die blaue Schalensubstanz genannt ist, besteht aus zahlreichen regelmäßig dicht an einander liegenden Nadeln. Während beim ersten Anblick der Kalk diese Struktur wesentlich zu bedingen scheint, so bemerkt man doch, dass das nach dem Entkalken zurückbleibende Konchiolingerüst noch alle wesentlichen Eigenthümlichkeiten der gesammten Schicht erkennen lässt. — Die Richtung der Nadeln ist im Allgemeinen eine gleichmäßige und gegen die Oberfläche der Schale in einem bestimmten Winkel geneigte. Es

finden sich jedoch innerhalb der Schale an sehr vielen Stellen Unregelmäßigkeiten, die man nicht unpassend als Überwerfungen bezeichnet hat, weil die Richtung der Nadeln dort eine ganz abweichende ist (Fig. 2). Die Nadeln besitzen am Ende nach dem sie bedeckenden Periostracum hin rundliche Köpfe, wie man an genügend jungen und durchsichtigen Schalen mit Leichtigkeit auf Flächenansichten erkennen kann. Das andere Ende der Nadeln steht in direkter Berührung mit dem Cuticularsaum des Mantelepithels, und es scheint, dass der frisch ausgeschiedene Kalk in der durch die schon vorhandenen Nadeln gegebenen Form und Richtung ankrySTALLISIRT, während die Konchiolinsubstanz, sei es in gleicher Weise aktiv wie der Kalk, sei es mehr passiv betheilig, die entsprechenden Formen annimmt. Dass der Kalk hier bei *Mytilus* eben so wie bei allen anderen Schalen krystallinisch, in gewissen Theilen sogar krystallisirt ist, wie es z. B. bei *Pinna* u. a. ohne Frage der Fall ist, unterliegt keinem Zweifel. Das Vorhandensein jener krystallinischen Flächen, die schon TULLBERG beschrieben und abgebildet hat¹, kann ich bestätigen. Ich finde sogar drei verschiedene Spaltungsrichtungen in der blauen Substanz, von denen die eine untergeordnete mit der Längsachse der Kalknadeln zusammenfällt, während die beiden anderen regelmäßig wiederkehrende Winkel damit bilden. Ähnliches ist für *Pinna* und *Meleagrina*² schon früher konstatiert worden. So weit ich bei *Pinna* und *Mytilus* die Winkel der Spaltungsrichtungen gemessen, habe ich immer konstante Werthe gefunden. Natürlich besitzen die gefundenen Zahlen als absolute Größen keinen Werth, da man nicht erwarten darf, auf Schliffen, deren Lage und Richtung eine meist zufällige ist, die Spaltungsflächen gerade in ihren Neigungswinkeln getroffen zu finden. Obwohl sich viele Autoren dagegen sträuben, den Kalk in den Muschelschalen für krystallisirt zu erklären, so möchte ich dies wenigstens für *Mytilus* mit aller Entschiedenheit aufrecht erhalten, wenn auch in den meisten anderen Fällen, z. B. auch in der Perlmutter, der Kalk nur als krystallinisch bezeichnet werden kann. LEYDOLT und ROSE³ sind bei *Pinna* zu dem Resultate gekommen, dass jedes der großen säuligen Prismen als Krystallindividuum zu betrachten sei mit konstant gelagerter Hauptachse und variablen Nebenachsen, und ich finde, dass Querschliffe dieser Säulen im konvergenten polarisirten Licht in der That das charakteristische einfache dunkle Kreuz der optisch einachsigen Mineralien mit unverkennbarer Deutlichkeit zeigen. Wenn es mir nun auch nicht gelungen ist, dasselbe bei *Mytilus* in gleicher Weise

¹ cf. l. c. Taf. VI, Fig. 4.

² cf. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, l. c. Fig. 63.

³ cf. l. c. p. 79.

zur Ansicht zu bringen, da wegen der Kleinheit der Elemente das eine das Bild des anderen stört, so halte ich mich doch wegen der im Übrigen gleichen optischen Eigenschaften zu einem Analogieschluss berechtigt. Auch ist es mir gelungen, durch Maceration ganze Bündel oder auch einzelne Kalknadeln zu isoliren, wo ich dann besonders an den letzteren konstatiren konnte, dass sich dieselben im polarisirten Licht vollkommen wie hexagonale Krystallindividuen verhalten: beim Drehen des polarisirenden Nikols fallen nämlich die Auslöschungsrichtungen immer genau mit der Längsachse der Nadeln zusammen.

Neben der Anordnung in Nadeln zeigt die blaue Substanz eine fernere wesentliche Struktureigenthümlichkeit in den Anwachsstreifen, die die Richtung der Kalknadeln im spitzen Winkel schneiden und dem Ganzen einen allerdings wenig vorwiegenden lamellären Charakter verleihen (Fig. 2).

Was schließlich noch die äußere Begrenzung der blauen Substanz anbetrifft, so ist zu bemerken, dass dieselbe besonders in der Nähe des Schlosses gegen die innere weiße Substanz hin eine auffallende und scharfe ist. Die äußere Substanz springt hier ganz regelmäßig mit einem scharfen Ausläufer in die benachbarte weiße Substanz hinein¹, was um so auffälliger ist, als, wie wir auch später bestätigt finden werden, bei den Schalensubstanzen ganz allmähliche Übergänge der einen Struktur in die andere viel häufiger sind, als derartig scharf abgesetzte.

Die Angabe von v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, dass der Schalenrand eine Verdickung besitze, die dann beim Wachsthum der Schale kontinuierlich fortrücken soll, kann ich nicht bestätigen, finde vielmehr auf den Querschliffen zweier junger Mytilusschalen von 20—24 mm Länge, von denen sich ziemlich bestimmt sagen ließ, dass sie noch nicht ausgewachsen seien, ein gleichmäßiges Abnehmen der Schalendicke am Rande ohne irgend welche Wulstbildung. Es scheint demnach, dass die von v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN untersuchten Schalen doch wesentlich bereits ausgewachsen waren; denn dass in diesem Falle wie bei den meisten Bivalven eine Verdickung des Randes stattfindet als natürliche Folge der eigenthümlichen Bildung dieses Schalentheils, das hat schon CARPENTER in ganz korrekter Weise dargethan².

In der blauen Substanz von *Mytilus* finden sich auch vereinzelt meist längliche Hohlräume, die aber nach meinen Beobachtungen viel zu sporadisch und unregelmäßig auftreten, um als charakteristische Eigenthümlichkeiten des Konchiolingerüstes angesehen zu werden, wie

¹ cf. TULLBERG, l. c. Taf. IV, Fig. 4 und v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, l. c. Fig. 44 und 45.

² l. c. 1847. p. 97.

v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN anzunehmen scheint¹. Ich bezweifle allerdings, dass die Hohlräume, von denen ich hier spreche, mit denen des genannten Autors identisch sind. Ich halte dieselben nicht für Kanäle, d. h. für selbständige Bildungen, sondern nur für etwas Negatives, Zerklüftungen, die nachträglich mit zunehmender Festigkeit und Kompaktheit der Schalensubstanz entstanden sind, und die sich in ihrer (meist länglichen) Form natürlich dem Charakter der Schalensubstanz angepasst haben, der sie angehören. Die eigenthümlichen Höhlung- und Kanalbildungen im Konchiolingerüst der Najadenprismen machen einen ganz anderen Eindruck; ihr Vorhandensein kann nicht bezweifelt werden; sie wurden schon von MÖBIUS (34) beobachtet², und ihre Natur ist später durch v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN näher festgestellt worden³.

Die innere oder sogenannte weiße Substanz von *Mytilus*, welche bei allen Schalen die blaue Schicht bis auf eine schmale Randzone von innen her überdeckt, und welche bei älteren Schalen die Hauptmasse derselben ausmacht, zeigt alle charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Perlmuttersubstanz, wie sich dieselbe vor Allem bei *Meleagrina* aber auch bei *Pinna* und allen unseren Najaden findet. Die Ansicht, welche diese Substanz auf Schlifflinien parallel der Schalenoberfläche zeigt, ist so oft beschrieben und abgebildet worden⁴, dass es hier nur einer kurzen Erinnerung bedarf. Man erblickt eine große Zahl von Zickzacklinien, die mehr oder weniger parallel neben einander herlaufen, oder auch, obwohl seltener, in geschlossenen Kurven auftreten. In einigen Fällen, und regelmäßig bei Anwendung von Ätzmitteln oder auf ganz entkalkten Schlifflinien bemerkt man, dass die ganze Schlifflfläche außerdem eine polygonale Felderung zeigt, wobei die Grenzen der Polygone allemal mit den Zickzacklinien zusammenfallen.

Mit dieser Flächenansicht ist das Profil der Perlmutter nicht ganz leicht in Einklang zu bringen. Man bemerkt hier regelmäßig als Ausdruck einer lamellären Schichtung Systeme von äußerst zahlreichen fast ganz gerade und parallel mit einander verlaufenden Linien, die bei ihren geringen Abständen von einander oft eine solche Feinheit zeigen, dass sie jeder Wiedergabe durch die Zeichnung zu spotten scheinen. An vielen Stellen kann man diese parallelen Linien auf weite Strecken ohne Unterbrechung verfolgen, anderswo zeigen sich aber auch senkrechte Querwände in den einzelnen Lamellen, die dem Ganzen dann ein auffallend backsteinähnliches Aussehen verleihen. Dieses letzterwähnte Strukturverhältnis steht im engsten Zusammenhang mit einer

¹ l. c. p. 64.

² l. c. p. 72. Fig. 7.

³ l. c. p. 85, 86. Fig. 58.

⁴ cf. ROSE, l. c. Fig. 5—8.

durchgehenden prismatischen Gliederung, die nicht immer gleich deutlich hervortritt, zuweilen aber so auffallend ist, dass sie die lamelläre Anordnung in den Hintergrund drängt. Die hier auftretenden Prismen sind indessen denen der äußeren Substanz sehr unähnlich. Sie verlaufen weniger gerade, sondern erscheinen wellig und durch einander gebogen, so dass das Ganze oft den Eindruck eines Geflechtes macht. Auch stehen diese Prismen nicht immer lothrecht zur Ebene der Lamellen, sondern häufig etwas geneigt.

Es bleibt noch übrig, die beschriebenen so verschiedenen beiden Flächenansichten zu einer richtigen körperlichen Vorstellung von den Strukturverhältnissen der Perlmutter zu kombinieren. Das wird vielleicht am besten gelingen, wenn wir die Genese dieser Schalentheile, so weit sie überhaupt eruirt worden ist, ins Auge fassen.

Wenn man eine genügend junge und durchsichtige ganz frische Schale von innen betrachtet, so bemerkt man mit dem Mikroskop auf der Oberfläche höchst eigenthümlich begrenzte Schalentheile, die zwischen und in ihrer Substanz entsprechend begrenzte Räume frei lassen und also keine kontinuierliche Schicht bilden¹. Fig. 4 soll ein möglichst getreues Bild von diesem Verhalten geben. Es ist klar, dass diese Gebilde dadurch entstehen, dass — vielleicht abwechselnd — immer nur einzelne Bezirke der secernirenden Epithelzellen in Funktion sind. Ich fand diese Ansicht in gewisser Weise bestätigt, da es gelang, bei *Anodonta* das Epithel noch im Zusammenhang mit diesen seltsamen Bildungen darzustellen. Beim Fortgang des Absonderungsprocesses werden dann auch die anfänglich frei gebliebenen Stellen mit Sekretionsmasse angefüllt. Dadurch ist dann aber gleich von vorn herein der Grund zur Septirung jeder einzelnen Lamelle gegeben, und man versteht, wesshalb dieselben mit Leichtigkeit stets jene Zickzackbegrenzung annehmen beim Schleifen eben sowohl wie beim einfachen Zerschneiden. In der oben beschriebenen Flächenansicht sehen wir also in den zahlreichen Zickzacklinien die Begrenzungen von eben so vielen einzelnen Schalenlamellen. Diese Linien sind aber eigentlich nur hervorgerufen durch die im Verhältnis zur Dünne der Schichten unvollkommene Schleifmethode, wodurch die Ränder alle herausgebrochen werden. Dass dem so ist, wird durch Abdrücke bestätigt, die man von solchen Schliffen auf Siegellack etc. machen kann², und die dann in vieler Beziehung die gleichen optischen Eigenthümlichkeiten zeigen wie die Perlmutter selbst. Die Zickzacklinien sind also nicht, wie meist

¹ Vgl. LEYDIG'S Beobachtung an *Solen siliqua*, Histologie p. 409.

² cf. BREWSTER, l. c. p. 406 und MÖBIUS, l. c. p. 67.

angegeben wird¹, ein Ausdruck der welligen Biegungen der Lamellen; denn die Lamellen sind gar nicht gebogen, wie der Querschnitt zeigt, sondern verlaufen fast ganz eben in einer Furche.

Die auf Querschnitten hervortretende prismatische Gliederung der Perlmuttersubstanz, welche auf Flächenansichten in der polygonalen Felderung Ausdruck findet, zeigt, dass die Septirung benachbarter Schichten einander entspricht, und dass im Zusammenhang damit die Septa bildenden Konchiolinmembranen später eine geringere Kohärenz in der Richtung der Lamellen als in einer darauf senkrechten zeigen. Dagegen ist in den Theilen, wo das Backsteingefüge zu Tage tritt, ein solch enger Zusammenhang zwischen den benachbarten Schichten weniger vertreten. Es zeigt vielmehr jede einzelne Lamelle oder je ein paar zusammen eine von den Nachbarschichten abweichende Gliederung. Die kurzen Querwände des Backsteingefüges sind nichts Anderes als häufig aus der Ebene des Schliffes heraustretende Zacken der Lamellen, welche von der Fläche gesehen jene eigenthümlichen Zickzacklinien repräsentiren.

Die senkrechten Kanäle, die von früheren Autoren in der Perlmuttersubstanz gesehen und abgebildet² worden sind, habe ich mir niemals zur Ansicht bringen können. Die von TULLBERG abgebildeten senkrechten Streifen halte ich nicht für Kanäle, sondern für feine Konchiolinmembranen, die die schon erwähnte prismatische Gliederung hervorrufen. Übrigens fand ich sie nie so gerade und einander parallel verlaufend, wie sie hier abgebildet. Auf Flächenschliffen, wo sie doch besonders hervortreten müssten, konnte ich ihre Lumina nie sehen. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN vermuthet sie eigentlich nur und hat sie bloß auf Flächenschliffen nahe dem Schlossbandwall gesehen, d. h. wahrscheinlich in Theilen, die schon zu diesem zu rechnen sind. Dagegen habe ich eben so wie in der blauen Substanz häufig Spalten gefunden, die auch hier auf die Natur des eingelagerten kohlelsauren Kalkes zurückzuführen sind, da sie einestheils parallel den Lamellen laufen, anderentheils der prismatischen Septirung folgen und dann weniger senkrecht als geneigt zu der ersten Spaltungsrichtung stehen. Diese ganz richtig als treppenartig bezeichneten Spalten sah schon BOURNON auf Schalenbruchstücken; ROSE³ hielt sie ziemlich unmotivirter Weise für zufällige Dinge. Man kann freilich die Spalten auch für Artefakte erklären, welche durch die Schleifmanipulationen entstanden wären. An der Sache selbst würde das aber offenbar wenig ändern, die Spalten

¹ cf. z. B. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, l. c. p. 65.

² cf. TULLBERG, l. c. Taf. VI, Fig. 2.

³ cf. ROSE, l. c. p. 65.

beweisen nur, dass der Kalk in der Schale krystallinisch ist, und dass derselbe als solcher trotz der mit ihm verbundenen organischen Substanz eine gewisse Selbständigkeit bewahrt. Ist das aber einmal festgestellt, so ist auch gar nicht abzusehen, wesshalb solche Spalten nicht schon in der Schale entstehen sollten, wenn dieselbe noch mit dem Thiere verbunden ist, seien sie nun durch Erschütterungen oder sonst welche Ursachen hervorgerufen.

Es bleibt noch übrig hier zweier interessanter Modifikationen der weißen Substanz Erwähnung zu thun. Die eine wird als »durchsichtige Substanz« bezeichnet und findet sich regelmäßig an den Ansatzstellen der Muskel an die Schale. Im natürlichen Zusammenhang damit steht ihre Ausdehnung und Begrenzung in der Schale. Sie erscheint nämlich »gangartig« in die Perlmuttersubstanz »eingesprenkt« und die Richtung der Schalenlamellen schräg durchsetzend, indem sie dabei den Verlauf angiebt, welchen die Muskeln beim Wachsthum des Thieres genommen haben. Die große Helligkeit dieser Substanz macht es sehr schwierig, in ihr feinere Strukturverhältnisse zu unterscheiden. Der Aufbau aus dünnen Lamellen und eine noch ausgesprochenere Gliederung in kurze Säulen ist mit Leichtigkeit zu unterscheiden. Viel schwieriger sind die senkrecht durch die Substanz verlaufenden Kanäle zu erkennen, obwohl ihr wenn auch sparsames Vorkommen nicht bezweifelt werden kann. Während diese »Porenkanäle« bei *Mytilus* noch mit ausreichender Deutlichkeit zu erkennen waren, habe ich in der durchsichtigen Substanz von *Unio* und *Margaritana* kaum Andeutungen derselben gefunden, obwohl mir von beiden recht gute und tadellose Dünnschliffe vorlagen. Statt dessen konnte ich feststellen, dass die prismatische Gliederung hier meist durch eingelagerte kegel- oder cylinderförmige Kalkkonkremente bedingt ist, denen ähnlich — wenn auch viel kleiner —, welche ich später auch in der inneren Substanz vieler anderer Lamellibranchier fand und von *Mya* und *Corbula* in den Fig. 12 und 13 abgebildet habe. Nachträglich konnte ich dann auch für *Mytilus* das Vorkommen dieser Einlagerungen konstatiren, die man wahrscheinlich als sekundäre Ausfüllungen ursprünglich vorhandener Hohlräume anzusehen hat, und die als solche den Kanalbildungen derselben Substanz äquivalent sein würden. Auch finden sich zwischen den Kanälen und diesen Einlagerungen der Form nach viele Übergänge.

Als zweite Modifikation der weißen Substanz von *Mytilus* betrachte ich die sog. Schalenbandwälle, jene beiden längs des Schlossbandes hinziehenden weißen mit Grübchen versehenen Streifen, deren interessante Struktur durch v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN¹ zuerst beschrieben

¹ cf. l. c. p. 67. Fig. 40—47.

und seitdem durch zahlreiche Abbildungen erläutert wurde¹. Die »Schalenbandwallsubstanz« zeigt eine lamelläre Anordnung, aber hervortretender ist auch hier das prismatische Gefüge. Die Prismen erscheinen aus wellig gebogenen feinen Fasern zusammengesetzt, sind selten gerade in ihrem Verlauf, sondern hin und her gekrümmt. Hier ist die prismatische Gliederung wesentlich durch ein System von zahlreichen Kanälen bedingt, die aber wegen der Enge des Lumens und dadurch bedingten Dunkelheit auf Querschliffen schwerlich als solche zu erkennen sind. Dagegen präsentirt sich auf Schliffen parallel zur Schalenoberfläche das Lumen der Kanäle mit größter Deutlichkeit. Ich werde später nochmals auf diese Substanz zurückkommen; denn wenn sie auch anderswo niemals in gleicher Größe und Ausdehnung wie bei *Mytilus* vorkommt, so irrt v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN doch, wenn er ihr Vorkommen auf diese Species beschränkt glaubt.

Cyprina islandica L.

Die Epicuticula von *Cyprina* zeigt in ihrem Bau in vielen Punkten völlige Übereinstimmung mit der von *Mytilus*. Sie besitzt etwa die gleiche Farbe, Zähigkeit und Dicke und zeigt im Innern ebenfalls eine Menge von Höhlungen, die wie bei *Mytilus* auf eine ganz bestimmte Zone beschränkt sind. Die Form der Höhlungen, die man an leidlich dünnen Theilen leicht von der Fläche sehen kann, ist viel unregelmäßiger als bei *Mytilus*, und den Anblick einer gleichmäßigen polygonalen Fellegerung, wie er von *Mytilus* beschrieben wurde, vermisst man hier ganz. Der auffallendste Unterschied jedoch, der die beiden in Rede stehenden Schalen in ihrem ganzen Habitus weit von einander entfernt, liegt in der äußeren Begrenzung der Epicuticula. Während dieselben bei *Mytilus* eine ganz glatte Decke auf der Schale bildet, kommt es bei *Cyprina* in Folge eines übermäßigen Längenwachstums der Epicuticula am Rande der Schale zu massenhaften Faltenbildungen, welche später die ganze Oberfläche der Schale riefig oder rillig erscheinen lassen. Dabei verleihen die lappigen Anhängsel, weil sie genau der Richtung der Anwachsstreifen folgen, der Oberfläche der Schale doch noch ein ziemlich regelmäßiges Aussehen. Über den Bau und die Entstehung der lappigen Anhänge giebt ein Querschnitt durch diese Theile sofort Aufschluss (Fig. 19). Man sieht, dass es nur Ausstülpungen der Epicuticula sind, die sogar oft noch Höhlungen in ihrem Innern einschließen, wenn die an einander gelegten Wandungen nicht völlig mit einander verklebt sind. Die Verzweigung dieser Anhänge lässt sich zuweilen außerordent-

¹ cf. TULLBERG, Taf. II, Fig. 3; IV, Fig. 1 und 2; VI, Fig. 4.

lich weit verfolgen. Die Epicuticula zeigt auch bei anderen Arten ganz das gleiche Verhalten, aber nur selten in so ausgeprägtem Maße. Bei *Corbula gibba* sind die Anhänge noch zahlreicher und länger, aber wegen der geringen Dicke der Epicuticula weniger auffallend.

Die eigentlichen Kalktheile der Schale zeigen nur wenig Beziehungen zu den von *Mytilus* beschriebenen Verhältnissen. Man kann auch hier mit vollkommener Deutlichkeit eine äußere und eine innere Schicht unterscheiden, die im Bau sehr wesentlich von einander abweichen (Fig. 49). Die äußere Schicht besitzt etwa ganz die gleiche Ausdehnung wie bei *Mytilus* und besteht aus zahlreichen ziemlich regellos bei einander liegenden mikroskopisch kleinen Kalkblättchen oder -Körnchen. Diese zeigen aber keine Spur einer Anordnung zu Säulen, Prismen oder ähnlichen Gebilden, und sie sind es, die den betreffenden Theilen der Schale ihren vollkommen kreidigen Charakter verleihen. Man erkennt in dieser dichten Masse von körnigem Kalk bloß Spuren einer lamellären Gliederung, die auf die Entstehung und das Wachstum der Schale hindeuten. Merkwürdig ist, dass die Linien, welche die lamelläre Schichtung andeuten, an ihren Enden nicht mehr der Schalenoberfläche parallel laufen, sondern gegen diese und in gleicher Weise gegen die Lamellen der inneren Substanz um einen beträchtlichen Winkel geneigt oder vielmehr aufgerichtet erscheinen. Auf einem Schliff, der möglichst parallel der Schalenoberfläche durch die äußere Substanz geführt wurde, erscheinen die dichten Kalkmassen ebenfalls ohne ausgeprägte Struktur. Man vermisst aber hier jegliche Gliederung, da die Begrenzung der Lamellen natürlich hier nicht erkennbar ist.

Eine wesentlich viel vollkommenere Gliederung wird in der inneren Schalensubstanz angetroffen. Diese ist in ihrem Bau eben so eigenartig wie die äußere Substanz und scheint dieselbe an Menge von eingelagerter organischer Substanz ein wenig zu übertreffen. Dass aber doch beide Schalentheile beim Entkalken dünner Querschliffe jede Spur ihrer ohnehin wenig deutlichen Struktur einbüßen, habe ich zu meinem eigenen Schaden erfahren müssen. Die zurückbleibenden äußerst feinen Membranen erscheinen völlig homogen und strukturlos. Der wesentlichste Charakter der inneren Substanz besteht auch in einer lamellären Anordnung der Theile, die sich hier wie bei *Mytilus* bis zu einer enormen Feinheit verfolgen lässt. Die Lamellen sind an vielen Stellen scharf von einander abgesetzt, besonders dadurch, dass die Helligkeit der Schichten in allen Nuancen von der vollkommensten Dunkelheit bis zur klarsten Durchsichtigkeit wechselt (Fig. 49). Wodurch diese Lichteffekte bedingt sind, ist nicht ganz klar. Zuweilen scheint eine dunkle

Pigmentirung vorhanden zu sein; in vielen Schichten rührt aber die Dunkelheit zweifelsohne von dem Reichthum an Kanälen her, die die Lamellen etwa senkrecht durchsetzen. Diese Kanäle sind in sehr wechselnder Weise in der Schale vertheilt; sie verleihen einzelnen Schichten, in denen sie nicht sehr dicht stehen, eine — allerdings wenig hervortretende — prismatische Gliederung. In anderen Schichten, so besonders auch in der Nähe des Schlosses, treten sie, wie erwähnt, in ungeheuren Massen auf. Auf Schliften parallel der Schalenoberfläche sind sie an ihrem deutlich hervortretenden nicht unbedeutenden Lumen auch sofort zu erkennen. Fig. 18 zeigt die ziemlich genau längs getroffenen Kanäle in einem Schalenquerschliff von der Nähe des Schlosses. Man darf diese Gebilde vielleicht als Porenkanäle ansprechen, obwohl ihre physiologischen Beziehungen eben so wenig wie ihre Genese bekannt sind, und obwohl die Größe des Lumens, die Unregelmäßigkeit der Wandungen und ihre zahlreichen Verzweigungen ihnen einen ganz eigenartigen Charakter verleihen. Dass diese Kanäle sich kontinuierlich durch mehrere Schichten fortsetzen, lässt sich nur sehr selten konstatiren; an anderen Stellen ist es aber wiederum ganz klar, dass davon keine Rede sein kann. Ihr Verlauf ist nur selten ganz gerade; meist sind sie stark gekrümmt, wo dann auf Schalenquerschliffen jene mannigfaltigen Formen zum Vorschein kommen, wie sie in Fig. 18 wiedergegeben sind. Auch das Schalenband, das im Allgemeinen ganz die gleiche Form und Beschaffenheit zeigt wie bei *Mytilus*, ist von zahlreichen solchen Kanälen oder Hohlräumen durchsetzt.

Cyprina besitzt eben so wie *Mytilus* auf der Grenze zwischen Schlossband und Schalensubstanz jenen eigenthümlichen Theil, der als Schalenbandwall bezeichnet worden ist. Derselbe hat hier nur geringe Dimensionen, ist aber desshalb interessant, weil er der einzige Theil der Schale ist, der eine deutlich prismatische oder richtiger nadelige Struktur besitzt, die entfernt an die Kalknadeln der *Mytilus*-Schale erinnert. Bei aller Eigenart dieses Schalentheiles sieht man doch gerade hier bei *Cyprina* recht deutlich, dass er nichts als eine Modifikation der übrigen Schalensubstanz ist. Die lamelläre Schichtung der benachbarten inneren Substanz setzt sich ganz ungestört in die Schalenbandwallsubstanz fort, die nur durch eine hinzutretende ziemlich deutliche senkrechte Gliederung ihr eigenartiges Aussehen erhält. Diese senkrechte Gliederung ist in hohem Grade durch die auch hier vorhandenen Kanäle bedingt, aber auch die nadelige Form des eingelagerten Kalkes trägt ihr Theil dazu bei.

Astarte borealis Chemn.

Diese Muschel zeigt in ihrem Schalenbau eine außerordentlich weitgehende Ähnlichkeit mit *Cyprina*. Die Epicuticula tritt z. B. in ganz ähnlicher Form auf unter Bildung zahlreicher Falten und Anhänge; sie besitzt dieselbe gelbe Färbung, ist aber bei Weitem nicht so dick wie bei *Cyprina* und entbehrt im Zusammenhang damit auch der Höhlungen. — Eine äußere und eine innere Schalensubstanz lässt sich auch hier mit Bestimmtheit von einander trennen. Der Unterschied liegt jedoch wesentlich nur in einer geringfügigen Verschiedenheit der Färbung, während sie in ihrem Bau eine so weitgehende Konformität zeigen, wie ich sie sonst niemals gefunden habe. Die äußere Substanz bildet wie gewöhnlich die ganze Oberfläche der Schale; sie ist in der Nähe des Umbo nur in sehr dünner Schicht vorhanden, aber an der Bildung des Schalenrandes bis zu einer ziemlichen Breite ausschließlich betheilig. Dem entsprechend erreicht die innere Substanz in der Nähe des Schlosses ihre größte Ausdehnung. — Beide Schalentheile zeigen eine auffallende und sehr weit verfolgbare lamelläre Struktur, wobei die Lamellen auch wieder in den verschiedensten Abstufungen abwechselnd hell und dunkel sind. In der Nähe der Schalenoberfläche sind die Lamellen der äußeren Substanz ähnlich aber noch stärker aufgerichtet wie bei *Cyprina*. Alle Theile der Schale sind von zahlreichen Kanälen durchsetzt, welche in Form und Größe den bei *Cyprina* beschriebenen gleichen. Eine hier und da in die Augen fallende prismatische Gliederung ist in der äußeren Substanz ausschließlich auf die Anwesenheit dieser Kanäle zurückzuführen. In der inneren Substanz ist der Reichthum an Kanälen noch größer und wächst wie bei *Cyprina* zuweilen derart, dass einzelne Schichten dadurch ganz dunkel erscheinen.

Ein Schalenbandwall ist bei *Astarte* wenig unterschieden, und jedenfalls steht der etwa so zu nennende Schalenteil rücksichtlich seiner Struktur in engster Beziehung zu den benachbarten Theilen. — Es ist bemerkenswerth, dass die wulstartigen Verdickungen der Schale in der unmittelbaren Nähe des Schlosses, welche wie gewöhnlich von der inneren Substanz gebildet werden, hier wie auch in vielen anderen Fällen eine eigenartige Struktur besitzen. Es tritt hier erst spurenweise, dann ganz allmählich deutlicher werdend eine prismatische Gliederung hervor, die nicht bloß durch die Anwesenheit von Kanälen bedingt ist, sondern als genuine Bildung lebhaft an später näher zu beschreibende Verhältnisse bei *Tellina*, *Cardium* u. a. erinnert. Es unterliegt keinem Zweifel, dass dieses Bild, welches wie ein Schatten der in Fig. 7 wieder-

gegebenen Strukturverhältnisse erscheint, auf die gleichen Ursachen wie diese zurückzuführen ist.

Cardium, Scrobicularia, Tellina.

Die Schalen von *Cardium*, *Scrobicularia* und *Tellina* zeigen einen im Wesentlichen ganz übereinstimmenden Bau, der von *Mytilus* in hohem Grade abweicht. Die Differenzen zwischen diesen drei Gattungen sind kaum größer als sie auch zwischen verschiedenen Species ein und derselben Gattung angetroffen werden, z. B. zwischen *Cardium edule* L. und *C. fasciatum* Mont., oder zwischen *Scrobicularia piperata* Gmel. und *S. alba* Wood.

Die Epicuticula aller in diese Gruppe gestellten Formen zeigt ungefähr den gleichen Bau. Sie besteht aus einem feinen für eine mittlere Vergrößerung strukturlosen Häutchen, das auch hier seine Entstehung dem Mantelrande verdankt. Es liegt im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Mytilus* der Schale nicht ganz glatt auf, sondern bildet wie bei *Cyprina* häufige Falten und Anhänge.

In der eigentlichen Schalensubstanz kann man ziemlich regelmäßig zwei Schichten unterscheiden, die auch hier als innere und äußere bezeichnet werden sollen, da die Benennungen prismatische Schicht und lamelläre oder häutige Schicht hier eben so wenig zutreffen wie bei den schon betrachteten Formen.

Die organische Substanz der Schale tritt hier gegen den eingelagerten Kalk eben so sehr zurück wie bei *Cyprina*. Auch *Cardium*-schliffe hinterlassen beim Entkalken nur ein feines membranöses Häutchen, welches keine Spur mehr von den ursprünglichen Strukturverhältnissen der Schale erkennen lässt.

In der äußeren Schicht treffen wir eine Reihe von Strukturverhältnissen, die die engsten Beziehungen zu dem Bau der Gastropodenschale zeigen. Es ist von um so größerem Interesse diese höchst auffallende Thatsache zu konstatiren, als bisher rücksichtlich des Schalenbaues immer eine große Kluft zwischen Lamellibranchiern und Gastropoden angenommen worden ist. Die Überzeugung, dass die Übereinstimmung im Bau eine sehr weitgehende ist, habe ich durch Vergleichung meiner Schliffe mit solchen von *Strombus* (*gigas* Lam.), *Mitra* (*cucumerina*), *Cerithium* (*atrata*) und *Rizinula* (*sp.*) gewonnen, die mir alle in tadellosen Präparaten aus der Sammlung des hiesigen zoologischen Institutes zur Verfügung standen. Dabei zeigt sich, dass die äußere Schicht unserer Muscheln einer der drei unter sich gleichen Schichten der Gastropodenschale entspricht oder vielmehr derselben so

vollkommen gleicht, dass es nur schwer gelingen würde, dieselben auf Querschliffen mit Sicherheit zu unterscheiden.

Nach den Untersuchungen von BOURNON, BOWERBANK und besonders ROSE, die alle diesem Gegenstande eine eingehendere Aufmerksamkeit gewidmet haben, ist der Bau der Gastropodenschale ein ziemlich gleichförmiger und nur geringen Abweichungen unterworfen. — Man findet im Allgemeinen drei Schalenschichten, die aus gleichen aber verschieden angeordneten Elementen zusammengesetzt sind. Jede Schicht besteht aus dünnen über einander liegenden Blättern, die in der ersten und dritten Schicht die gleiche Richtung, in der zweiten dazwischen liegenden eine zur ersten und dritten Schicht senkrechte oder nahezu senkrechte Richtung besitzen. Jedes dieser Blätter besteht wieder aus zahlreichen Prismen von faseriger Struktur, welche mit ihren langen Seiten an einander gereiht sind und in je zwei auf einander folgenden Blättern eine entgegengesetzte, d. h. auf einander ungefähr senkrechte Richtung haben¹.

Werden die Schichten in der Richtung der Hauptflächen der sie aufbauenden Blätter durchschnitten, so erhält man auf dem Schlicke Systeme von sich kreuzenden Linien, weil die Blätter sehr dünn und durchsichtig sind, und weil, wie gesagt, die Richtung der Fasern in zwei benachbarten Blättern eine entgegengesetzte ist.

Ganz anders ist das Bild eines Schliffes, der eine der Schichten senkrecht gegen die Fläche der Blätter und parallel der Längsrichtung der Fasern je zweier abwechselnder Schichten durchschneidet. Man sieht dann in den Blättern 1, 3, 5, 7 . . . die Prismen, respektive ihre Fasern längs getroffen, in den Blättern 2, 4, 6, 8 . . . aber quer geschnitten. Derartige Ansichten sind oft abgebildet worden² und stimmen in hohem Grade mit dem von mir in Fig. 7 gegebenen Bilde überein. Dasselbe stellt einen Querschliff von *Cardium edule* dar, der senkrecht auf die Anwachsstreifen in der Richtung vom Schloss nach dem Bauchrande hin geführt wurde. In seltenen Fällen entspricht das sich hier darstellende Bild dem von ROSE gegebenen Schema auch nur annähernd. Man sieht meist ein System von schief längs getroffenen fein faserig gebauten Blättern, welches zwischen sich Raum lässt für ein zweites eben solches System, dessen Fasern aber schief quer getroffen sind. Meist zeigen aber auch die Blätter sehr große Unregelmäßigkeiten; sie verlaufen nicht gerade, treten vielfach aus der Schlifläche heraus oder erscheinen als mannigfach hin und her gebogene mit

¹ cf. ROSE, l. c. Taf. III, Fig. 4.

² cf. ROSE, l. c. Taf. III, Fig. 3; Taf. II, Fig. 9 (Schema). — v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, l. c. Fig. 22 A. — TULLBERG, l. c. Taf. XII, Fig. 4.

Fortsätzen und Verzweigungen versehene Gebilde. Dies Verhältniß tritt noch auffälliger hervor, wenn der Querschliff etwas schief oder fast der Schalenoberfläche parallel geführt wird. Man erhält dann jene höchst wunderbaren Zeichnungen, die in Fig. 6 von *Scrobicularia piperata* abgebildet sind. Diese eigenthümlichen Figuren, die auf Flächenansichten dünner Schalen in ganz gleicher wenig regelmäßigerer Form auftreten, sind es, die bei schwächerer Vergrößerung auf CARPENTER den Eindruck von spindelförmigen Zellen (fusiform cells) gemacht haben, und die er in verschiedener Ausbildung bei sehr vielen Arten findet und mehrmals abbildet¹. — Man sieht schon aus einem Vergleich der Fig. 6 und 7, dass die Oberfläche der Schale (6) entfernt etwa dasselbe Bild zeigt, wie ein Querschliff senkrecht gegen die Anwachsstreifen (7).

Ein ganz anderes Bild erhält man aber auf einer dritten Schliffrichtung, die auf den beiden genannten senkrecht steht und dabei ungefähr parallel zu den bogigen Anwachsstreifen der Schalenoberfläche verläuft. Es ist natürlich bei dem bogigen Verlauf der Anwachsstreifen nicht möglich, bei Anfertigung eines Schliffes deren Richtung inne zu halten, und man muss sich damit begnügen, in seinen Schliffen Tangenten an diese Anwachsbogen zu erhalten. Solche Schliffe zeigen dann aber an der Stelle, wo sie die Anwachsstreifen tangiren, die Blätter der Schale von der Fläche. Auf Schliffen also, die z. B. gerade von vorn nach hinten quer über die Rundung der Schale hin verlaufen, erhält man etwa in der Mitte des Präparates das zu erwartende Bild von zwei Systemen sich kreuzender Linien. Dieses Bild ist in Fig. 9 nach einem sehr kleinen Schalenbruchstück von *Cardium edule* wiedergegeben. Die *Cardium*-schale bricht verhältnismäßig leicht in der Richtung der Anwachsstreifen, nämlich längs den sie aufbauenden Blättern, welche auf der Schalenoberfläche senkrecht stehen. Die Figur stellt einige dieser äußerst feinen über einander liegenden Blätter dar. Die Fasern je zweier benachbarter Blätter verlaufen allemal in entgegengesetzter Richtung, also präsentiren sie sich bei der Durchsichtigkeit der Blätter in gekreuzten Strichsystemen.

Kombinirt man nun die drei eben beschriebenen Flächenbilder zu einer Vorstellung von den körperlichen Verhältnissen der in Rede stehenden Schalentheile, so kommt man nothwendigerweise zu folgendem Resultat.

Die äußere Schicht der Schale von *Cardium* und den ähnlichen oben angeführten Species besteht aus zahlreichen dünnen Blättern, die mit der Fläche auf einander liegend senkrecht auf der Schalenoberfläche

¹ cf. l. c. 4847. Fig. 46 und 47 von *Tellina* so wie Fig. 29 von *Mya arenaria*; dazu p. 402 ff.

stehen und dabei im Allgemeinen der Richtung der Anwachsstreifen folgen. Alle diese Blätter sind aus parallel verlaufenden Fasern aufgebaut; welche in den abwechselnden Schichten immer die gleiche Richtung haben, so zwar, dass die Faserrichtung der Schichten 1, 3, 5, 7 etwa einen rechten Winkel bildet mit der Faserrichtung der Schichten 2, 4, 6, 8, während beide Fasersysteme gegen die Schalenoberfläche gleich geneigt sind, etwa um einen Winkel von 45° . Die Blätter dieser Muschelschalen sind aber viel unregelmäßiger als bei den Gastropoden, niemals glatt in einer Fläche ausgebreitet, sondern vielfach wellig gebogen und besitzen verschieden gestaltete Verzweigungen. Diese bilden an vielen Stellen Kommunikationen zwischen den abwechselnden Blättern mit gleicher Faserrichtung.

Auf Querschliffen parallel den Anwachsstreifen sieht man nun die Blätter der Schale von der Fläche (Fig. 9); auf Schliffen parallel der Schalenoberfläche sieht man die Kanten der Blätter resp. ihre Querschnitte von der längeren Seitenfläche (Fig. 6); auf Querschliffen senkrecht gegen die Anwachsstreifen sieht man ebenfalls Querschnitte der Blätter aber von der kürzeren Seitenfläche (Fig. 7).

Es erleidet keinen Zweifel, dass alle Schalen, welche diese vielleicht am besten als »Gastropoden-Schalenstruktur« zu bezeichnenden Bauverhältnisse aufweisen, durch die weitgehende Durchdringung der beiden in einander verankerten Blättersysteme eine außerordentliche Festigkeit und erhöhte Widerstandsfähigkeit erhalten.

Das charakteristische optische Verhalten von Querschliffen durch die beschriebene äußere Substanz giebt eine volle Bestätigung resp. weitere Erklärung der angenommenen Strukturverhältnisse. Bei auffallendem Licht erscheint jedes der beiden Blättersysteme der Fig. 7 abwechselnd hell und dunkel, je nachdem man die Richtung der Lichtstrahlen so ändert, dass sie bald den Fasern des einen bald denen des anderen Blättersystems parallel einfallen. Auch das Verhalten im polarisirten Licht spricht dafür, dass die Kalktheilchen in den benachbarten Blättern allemal verschieden gelagert sind. In jedem Falle bezeichnet die Richtung der Fasern auch die Lage der optischen Achse. Auf Querschliffen, in denen die Fasern ziemlich genau längs getroffen sind, kann man beobachten, dass beim Drehen des polarisirenden Nikols die Auslöschung immer genau parallel der Längsachse der Fasern erfolgt (eben so wie bei den Kalknadeln von *Mytilus*).

In Wirklichkeit sind nun die beiden Blättersysteme selten völlig im Gleichgewicht, und bei allen, besonders bei *Cardium edule* tritt es deutlich hervor, dass eigentlich nur das eine als positives vorhanden ist, während das andere mehr nur eine negative Füllmasse oder Grundsub-

stanz bildet. Letztere zerklüftet besonders beim Schleifen leicht in der Richtung ihrer Fasern in prismatische Stücke, wie man das sowohl auf Schliffen parallel der Oberfläche als auch auf solchen senkrecht gegen die Anwachsstreifen (Fig. 7) häufig in scharfen Spaltungslinien angedeutet findet (dieselben treten noch häufiger und regelmäßiger in Querschliffen der Gastropodenschale hervor). Solche Spaltungen zeigen sich in dem als positiv bezeichneten Blättersystem nicht; dieses erscheint vielmehr in Schliffen, die der Fig. 7 entsprechen, immer in Form von langen zum Theil verzweigten Blättern oder Säulen, deren Faserrichtung in sehr wechselnder Weise manchmal mehr längs, manchmal mehr quer getroffen ist, und die eingebettet erscheinen in einer Grundsubstanz, welche durch die erwähnten häufigen Spalten, die meist in der Richtung der Anwachslineien verlaufen, einen hervorragend lamellären Charakter zu erhalten scheint.

Eine wirkliche lamelläre Gliederung parallel der Oberfläche, wie sie z. B. die Perlmutter zeigt, tritt aber in den in Rede stehenden Schalentheilen der Natur der Sache nach wenig hervor, obwohl sie niemals fehlt. In den meisten Fällen ist die Kohärenz der Schalentheile in der Richtung der sie aufbauenden Blätter eine größere als in der Richtung der horizontalen Lamellen. Trotzdem lässt sich die auf die Genese der Schale hindeutende Gliederung in Lamellen, wie sie in Fig. 7 wiedergegeben ist, stets verfolgen und oft sogar bis in ein sehr feines Detail. Aber die parallele Streifung, in der sich diese Lamellen präsentiren, ist, abgesehen von den mit ihr koincidirenden Spalten des einen Blättersystems, gar nicht im Zusammenhang mit den beschriebenen allgemeinen Strukturverhältnissen der Schale und scheint besonders bei *Cardium* das Hauptblättersystem so zu sagen rücksichtslos zu durchsetzen (Ähnliches findet sich bei den Gastropoden). Bei *Scrobicularia* und *Tellina* tritt, wie wir noch sehen werden, die lamelläre Gliederung schon bedeutend mehr in den Vordergrund.

Im Zusammenhang mit der spezifischen Verschiedenheit der beiden Blättersysteme der äußeren Schalensubstanz steht auch die höchst eigenthümliche Struktur, welche die *Cardium*-schale regelmäßig in einer unter der Epicuticula liegenden äußersten Randzone zeigt, die wohl als Modifikation der äußeren Schalensubstanz, aber nicht als besondere Schicht anzusehen ist. Wir hatten schon bei *Cyprina* und *Astarte* gesehen, dass die äußersten Enden der Schalenlamellen unter der Epicuticula regelmäßig aufwärts gebogen sind. Dasselbe ist bei *Cardium* der Fall. Der erwähnte unter der Epicuticula liegende äußerste Schalentheil (Fig. 7 a) ist nichts Anderes als die stark aufwärts gebogenen Enden der Schalenlamellen. Die Biegung ist hier bis zu einer vollkommen

halbkreisförmigen Krümmung gesteigert, wobei die konvexe Seite natürlich dem Schalenrande zugekehrt ist. Die lamelläre Gliederung tritt hier in den bogigen Linien viel deutlicher und schärfer hervor als in den geraden Liniensystemen in den übrigen Theilen der äußeren Schalensubstanz. Zudem ist dieser Schalentheil nicht in jene zwei Blättersysteme verschiedener Faserrichtung differenzirt; er besitzt vielmehr nur eine Art ganz gleichartig gerichteter Fasern, welche in allen Theilen senkrecht auf den Lamellen stehen und mithin in den halbkreisförmig gebogenen Theilen radiär verlaufen. Diese einheitliche Faserrichtung geht allmählich in die doppelte der eigentlichen äußeren Schalensubstanz über in demselben Maße, als die Auflösung in die beschriebenen beiden Blättersysteme stattfindet. Daher erhält man auf Querschliffen, die der Fig. 7 entsprechen, immer den Eindruck, als ob die beiden Blättersysteme der äußeren Substanz in dieser äußersten Randzone wurzelten, und sie gehen ja auch thatsächlich gewissermaßen aus derselben hervor.

Diese äußerste Randzone von Cardium, eben sowohl wie die ganze äußere Schalensubstanz von allen hier besprochenen Arten, ist voll von kleinen Hohlräumen, die zum großen Theil in Form von Kanälen auftreten. Dieselben durchsetzen die Schalentheile in den verschiedensten Richtungen, wobei sie sich jedoch meist den gegebenen Strukturverhältnissen in ihrem Verlauf anpassen. Da ihre Lumina durchweg schmal und eng sind und selten ähnliche Dimensionen erreichen wie bei *Cyprina*, und da sie immer in großer Zahl bei einander vorkommen, so erscheinen sie wie dunkle Schattirungen, die die Strukturzeichnungen scheinbar en relief hervortreten lassen, weil sie deren Konturen ganz regelmäßig begleiten. Die letztere Erscheinung wird dadurch noch frappanter, dass in den meisten Fällen die verschieden gestalteten Hohlräume mit dunklem körnigen Pigment ausgekleidet oder ausgefüllt sind, wo man dann im letzteren Falle statt von Höhlungen, mit gleichem Rechte von Pigmenteinlagerungen sprechen kann. Die Kanäle und Pigmentanhäufungen sind also, wie gesagt, auf bestimmte Zonen vertheilt und verleihen besonders der Oberflächenansicht der Schale, wo man die Kanäle meist quer geschnitten sieht, ein höchst wunderbares, im ersten Augenblick fast verwirrendes Aussehen. So sieht man sie z. B. auf der Oberfläche von *Scrobicularia piperata* häufig zu ganz regelmäßig angeordneten dunklen rundlichen Flecken vereinigt, die jeder, der die CARPENTER'schen Abbildungen kennt, sofort mit den von demselben beschriebenen Zellkernen (nuclear spots) identificiren wird. Im Allgemeinen ist das Auftreten dieser Kanäle und Einlagerungen ein so massenhaftes und häufiges, dass die betreffenden Theile der Schale ganz dunkel erscheinen und sich scharf gegen benachbarte hellere Zonen, die des Pigments entbehren,

abheben. Ganz besonders breite und dunkle Zonen treten regelmäßig in den dicken Schalenwülsten auf, welche sich in der Nähe des Schlosses befinden (cf. Fig. 10). Eins von den mannigfach verschiedenen Bildern, in denen sich die besagten Kanäle in den einzelnen Schliften darstellen, ist in Fig. 6 wiedergegeben. Auf diesem etwas schief durch die Schale verlaufenden Querschliff sieht man einzelne dunkle Bänder quer über die Strukturzeichnungen hinziehen; dieselben werden lediglich von einer sehr großen Zahl ziemlich genau quer getroffener Kanäle hervorgerufen. Außerdem werden aber die scharfen Konturen der quer geschnittenen Blättersysteme desselben Bildes auch wesentlich von den hier angehäuften Kanal- und Pigmentbildungen bedingt.

Obwohl schon im Laufe der vorhergehenden allgemeinen Charakteristik wiederholt und eingehend auf specielle Eigenthümlichkeiten einzelner Schalen, besonders Cardium, hingewiesen wurde, so kommen wir doch hier im Zusammenhange nochmals auf gewisse spezifische Verhältnisse der einzelnen hier behandelten Arten zurück. — Cardium zeigt speciell auf Querschliffen senkrecht zu den Anwachsstreifen große Unregelmäßigkeiten und Abweichungen von dem gegebenen Schema, die als solche erst eine Erklärung finden, wenn der Einfluss der bekannten höchst eigenthümlichen Skulpturen der Schalenoberfläche mit in Rechnung gezogen wird. Der Schalenrand verläuft ja hier nicht wie bei *Mytilus* u. a. in einer geraden Linie oder einfachen Kurve, sondern in regelmäßigen welligen Bogen, so dass auf der inneren und äußeren Oberfläche des Schalenrandes Rillen mit Buckeln regelmäßig abwechseln. Je mehr aber der so weit ausgebildete Schalentheil sich beim weiteren Wachsthum vom Schalenrande entfernt, desto mehr wird auf der Innenseite der Schale, besonders in den Rillen, neue Schalensubstanz abgelagert, so dass diese in der Nähe des Umbo ganz ausgefüllt sind und sich nicht mehr von den früheren Buckeln unterscheiden lassen. Auf Querschliffen parallel den Anwachsstreifen kann man aber die bogigen Wachsthumslinien in allen Theilen der Schale mit Leichtigkeit wiederfinden. Da nun die Blätter der Schale in allen Theilen etwa den gleichen Winkel mit der welligen Schalenoberfläche bilden, so erklärt es sich, wesshalb man auf Schliffen senkrecht gegen die Anwachsstreifen meist ganz unregelmäßige Bilder erhält. Die Schalenblätter müssen in den verschiedensten Richtungen schief getroffen werden, wenn der Schliff nicht genau auf der Höhe eines Schalenbuckels oder in der Tiefe einer Rille verläuft. Diese Linien sind aber natürlich bei der Anfertigung von Schliffen, und zwar besonders in der Nähe des Umbo, nur sehr schwer inne zu halten, und so erhält man meist Kombinationen von Flächenbildern der Schale (Fig. 6) mit geraden Querschnitten

(Fig. 7). — Alle bisher erwähnten Eigenthümlichkeiten der Cardiumschale wurden im Wesentlichen an dem im hiesigen Hafen sehr häufigen *Cardium edule* beobachtet, finden aber in fast allen Beziehungen auch auf das etwas seltenere und kleinere *Cardium fasciatum* Anwendung. Die dieser Art in vielen Theilen der Schale eigenthümliche gelbe bis gelbrothe diffuse Pigmentirung findet sich auch bei *C. edule*, aber auf einzelne Zonen der äußeren Substanz beschränkt, besonders am Schalenrande und in der Nähe der Schließmuskel. Die Blättersysteme der Schale treten bei *C. fasciatum* bei Weitem nicht so präcis hervor wie bei *C. edule*; in einzelnen Theilen der äußeren Substanz sind sie kaum angedeutet oder fehlen ganz und lassen dann einen einfachen höchst regelmäßigen Aufbau aus horizontalen Lamellen erkennen. Wo sie vorhanden sind, tragen aber die Blätter der Schale stets das beschriebene charakteristische Gepräge. Auch die eigenthümliche Randzone unter der Epicuticula ist bei *C. fasciatum* in ganz typischer Weise ausgebildet.

Bei *Scrobicularia piperata* zeigt die äußere Substanz, welche sich durch ihr etwas gelbes opakes Aussehen scharf von der helleren inneren Substanz abhebt, regelmäßig einen Aufbau aus Blättersystemen. Im Übrigen tritt der lamelläre Aufbau der Schale hier bedeutend schärfer hervor als bei der äußeren Substanz von *Cardium*. Bei der kleineren und äußerst dünnchaligen *Scrobicularia alba* treten die Blättersysteme der Schale nur sehr schwach hervor. Dasselbe gilt von der etwa gleich großen *Tellina baltica* L.; auch hier tritt die beschriebene senkrechte Gliederung der äußeren Substanz nur in einzelnen Theilen deutlicher hervor (sehr schön sichtbar war sie bei einem ziemlich dickschaligen Individuum von der englischen Küste), fehlt aber zuweilen ganz, um auch einer einfachen lamellären Gliederung parallel der Schalenoberfläche Platz zu machen, die in allen Fällen sehr deutlich und scharf hervortritt. Dieses Verhalten spricht sich bei *Tellina* wie bei *Scrobicularia* auch schon darin aus, dass die Schalen — besonders beim Schleifen — leicht parallel der Oberfläche in Lamellen zerspalten, was bei *Cardium* niemals eintritt. Die eigenthümliche rothe Färbung der Tellinaschale gehört, wenn sie überhaupt vorhanden ist, gewöhnlich sowohl der äußeren als der inneren Schalensubstanz an; in anderen Fällen ist sie auf die innere Substanz beschränkt.

Die innere Schalensubstanz zeigt bei allen erwähnten Formen ungefähr den gleichen Charakter. An vielen Stellen tritt sie als eine ganz helle und durchsichtige aus äußerst dünnen und feinen Lamellen zusammengesetzte Masse auf. In der Mehrzahl der Fälle zeigt sie aber sekundäre Veränderungen der verschiedensten Art und erhält durch die Regellosigkeit derselben ein mannigfach wechselndes Aussehen. Dabei

kann man in vielen Fällen alle möglichen Übergänge von einer einfachen lamellären Gliederung zu einer der äußeren Substanz ähnlichen Anordnung beobachten. Auch dies Verhältnis tritt am deutlichsten bei *Cardium* hervor. Ein erstes Stadium der sekundären Veränderungen ist in Fig. 8 A wiedergegeben: Die Kalklamellen erscheinen in verschiedener Weise zerklüftet und in Fasern aufgelöst, wobei schon hier wesentlich zwei Faserrichtungen vorwalten. Bei der weiteren Ausbildung dieses Verhältnisses treten dann jene wunderbaren Bilder auf, die durch die Gleichmäßigkeit der Faserrichtung und die oft scharfen und dunklen welligen Konturen wie das Profil einer Berglandschaft erscheinen. In einem weiteren Stadium, wie es Fig. 8 B wiedergibt, findet man dann die wesentlichen Elemente der äußeren Substanz, wenn auch in ganz unregelmäßiger Form, so doch schon präziser angedeutet; und häufig sieht man, dass die einzelnen Faserschichten, welche wie durch einander geflochten erscheinen, direkt in die Fasersysteme der äußeren Substanz übergehen. In diesem Fall setzen sich die Blätter der äußeren Substanz in die innere hinein fort, sind aber beim Übergang um einen gewissen Winkel (etwa 90°) gedreht. Dennoch findet man die als innere Schalensubstanz zu bezeichnenden Theile niemals völlig identisch mit denen der äußeren Substanz, und es ist mir z. B. niemals gelungen das charakteristische Querschnittsbild der letzteren, wie es Fig. 7 giebt, in der inneren Substanz in einer gleichen Ausbildung zu entdecken, wie sehr ich auch die Schliffrichtungen variierte.

Trotzdem ist das Hervorgehen der äußeren Substanz aus der inneren durch sekundäre Prozesse der Krystallisation oder sonstiger molekularer Veränderungen gerade für *Cardium* sehr wahrscheinlich gemacht. Für die Najaden und ähnliche Formen müssen ja derartige Annahmen unbedingt zurückgewiesen werden. Aber während bei diesen bei der Vergrößerung der Schale nur die innere Substanz an Dicke zunimmt, scheint sich bei *Cardium* wesentlich nur die äußere Substanz zu vergrößern. Die innere nimmt selbst in großen und starken Schalen immer nur eine sehr schmale Randzone auf der Innenseite der Schale ein. Auch ist es sehr wohl denkbar, dass die Theile der inneren Substanz durch die enge Berührung mit der äußeren derart metamorphosirt werden, dass sie die Struktur der äußeren Substanz annehmen.

Bei *Scrobicularia* ist die Grenze zwischen innerer und äußerer Substanz verhältnismäßig schärfer. Aber auch hier zeigt die innere Substanz ähnliche Zerklüftungen wie bei *Cardium*, daneben häufig wunderbar stalaktitenähnlich geformte Einlagerungen oder sekundäre Höhlenausfüllungen (cf. Fig. 42 und 43). Besonders charakteristisch ist für beide Arten von *Scrobicularia* die äußerst regelmäßige prismatische

Gliederung, die in gewissen Zonen der lamellären Grundsubstanz auftritt, und die vollkommen den in Fig. 15 von *Mya* abgebildeten Verhältnissen gleicht und eine entfernte Ähnlichkeit mit der sogenannten durchsichtigen Substanz hat. Man hat es hier mit Säulen zu thun, die ihrerseits wieder aus äußerst feinen geraden nadelförmigen Säulen aufgebaut sind.

Bei *Tellina* scheint die innere Substanz die Eigenthümlichkeiten von *Scrobicularia* und *Cardium* zu vereinigen. An manchen Stellen sieht man jene mannigfachen Zerklüftungen und den Zerfall in Faserbündel, wie das von *Cardium* beschrieben wurde, daneben verschieden gestaltete Einlagerungen und Hohlräume, in einzelnen Theilen auch jene eigenthümliche säulige Struktur, genau wie sie *Scrobicularia* besitzt. Die verdickten Schalenbuckel in der Nähe des Schlosses, welche auch von der inneren Substanz gebildet werden, zeigen wie gewöhnlich die weitgehendste Differenzirung (Fig. 40). Man findet hier, ähnlich wie bei *Astarte* an der entsprechenden Stelle, dass die Strukturzeichnungen sehr vollkommen den Querschnittsbildern der äußeren Substanz gleichen (Fig. 7). Dieselben sind auch jedenfalls durch zwei verschieden gefaserte Blättersysteme bedingt, die einander durchdringen. Im Übrigen erinnert diese allmählich fortschreitende Differenzirung und prismatische Gliederung der Schalenbuckel sehr an die später zu beschreibenden gleichen Vorkommnisse in der inneren Substanz der *Myaschale* (Fig. 14).

Jene eigenthümliche als Schalenbandwall bezeichnete Modifikation der inneren Schalensubstanz findet sich auch bei *Tellina* in sehr schöner Ausbildung und mit etwa denselben prismatischen Strukturcharakteren wie bei *Cyprina* und *Mytilus*. Aber auch hier setzen die Lamellen der Schale ungestört durch sie hindurch bis in das Schalenband hinein (Fig. 40 s).

Der als durchsichtige Substanz bezeichnete eigenthümliche Beleg der Muskelnarben ist sowohl bei *Cardium* als bei *Scrobicularia* und *Tellina* in derselben Ausdehnung und Form vorhanden wie bei *Mytilus* (Fig. 8 B). Auf Querschliffen stellt sich dieser Theil als eine schmale Schicht mit verschiedenen Ausläufern dar. Innerhalb derselben kann man auch wieder eine deutliche lamelläre Gliederung erkennen und eine noch mehr vorwiegende prismatische Anordnung, die hervorgehoben wird von feinen Kanälen und Kalksäulen, welche verschiedene prismatische oder stumpf kegelige Formen besitzen, und die in ihrer Entstehung wie in ihrer Form vollständig mit denen von *Mytilus* übereinzustimmen scheinen.

Corbula gibba Oliv., *Solen pellucidus* Penn.

Im Anschluss an *Cardium*, *Scrobicularia* und *Tellina* erwähne ich noch zwei Formen, die rücksichtlich ihrer Struktur zu diesen entschieden in nächster Beziehung stehen, die aber wegen ihrer Kleinheit und Dünnschaligkeit nur eine ziemlich oberflächliche Beobachtung erlauben.

Corbula gibba ist, wie schon erwähnt, durch die zahlreichen und langen Anhänge ihrer Epicuticula ausgezeichnet. Die äußere Schicht, welche eben so wie die innere, aber etwas intensiver roth gefärbt ist, zeigt in vielen Theilen den gleichen Aufbau aus Blättersystemen, wie *Tellina* und *Scrobicularia*, was man sowohl auf Querschliffen als auf Flächenansichten der Schale konstatiren kann; in anderen Theilen fehlt diese Struktur wieder ganz, und man bemerkt hier zahlreiche verschiedenen gestaltete Einschlüsse resp. sekundäre Ausfüllungen von Höhlungen in der Schale mit vorwiegend stalaktitenartigen oder spitzen Haifischzahn-ähnlichen Formen (Fig. 13). Die innere Schalensubstanz zeigt einen einfach lamellären Aufbau, dabei aber auch häufige Unregelmäßigkeiten und Zerklüftungen, wie sie sich bei *Cardium* finden. Zuweilen erinnert auch eine sehr regelmäßige prismatische Gliederung der inneren Substanz sehr an die schon beschriebenen Verhältnisse der entsprechenden Schicht von *Scrobicularia* (cf. Fig. 15 von *Mya*).

Die im Kieler Hafen vorkommende äußerst dünnschalige *Solen pellucidus* scheint in den ältesten resp. dicksten Theilen der Schale eine ähnliche Struktur zu besitzen wie die äußere Schicht von *Scrobicularia* etc. Wenigstens halte ich mich zu dem Schluss für berechtigt, da die Oberflächenansicht ganz die entsprechenden Bilder liefert, während Querschliffe sich nicht herstellen ließen. In jüngeren Schalentheilen erscheint der Kalk wenig differenzirt und meist dicht, ähnlich wie in vielen jungen und dünnen Theilen von *Tellinaschalen*.

Mya arenaria L.

Obwohl *Mya* sowohl äußerlich als auch in ihren feineren Strukturverhältnissen sehr nahe Beziehungen zu der eben abgehandelten Gruppe zeigt, so habe ich sie doch, und wie ich glaube mit Recht, davon abgetrennt und in eine eigene Gruppe gestellt. *Mya* vereinigt in der Summe der Strukturverhältnisse ihrer verschiedenen Schalentheile fast sämtliche Eigenthümlichkeiten, die wir bisher in den verschiedensten Schalenregionen der Lamellibranchier kennen gelernt haben; und eine specificirende Behandlung des Gegenstandes würde von den Eigenthümlichkeiten der *Myaschale* ausgehen können, um davon alle anderen

Vorkommnisse als mehr oder weniger hochgradig differenzierte Bildungen abzuleiten.

Die Epicuticula von *Mya* zeigt sich nicht im geringsten unterschieden von den entsprechenden Bildungen bei *Scrobicularia*, *Tellina* etc.

Die äußere Schalensubstanz gleicht vollkommen den äquivalenten Theilen der *Cyprinaschale* und bildet wie diese eine ziemlich dunkle kreidige Masse, welche aus zahllosen dicht und regellos neben einander liegenden Kalkkörnchen oder -Blättchen besteht (Fig. 15 a). Auf Querschliffen durch diese Substanz sieht man dieselbe wenig ausgesprochene lamelläre Gliederung wie bei *Cyprina*.

Die innere Substanz macht den bei Weitem größten Theil der Schale aus; sie ist scharf gegen die äußere Schicht abgesetzt und besitzt eine von dieser ganz verschiedene Struktur. Sie zeigt wunderbarerweise eine außerordentliche Mannigfaltigkeit von Formen, die als sekundäre Gebilde aus einer anfänglich nur einfach lamellär gegliederten Masse hervorgehen, und die alle möglichen Übergänge zwischen einer Gliederung in gerade Säulen einerseits und einer ausgesprochenen Gastropodenschalenstruktur andererseits aufweisen. Das Auftreten einfacher gerader Säulen von genau der Form, welche für die innere Substanz von *Scrobicularia* beschrieben wurde, findet sich besonders in dünnen Schalen, wie sie in der Kieler Bucht am häufigsten vorkommen, aber auch in vielen Theilen von dickeren Schalen, z. B. am Rande der Schale da, wo sich die innere Substanz gegen die äußere auskeilt (Fig. 15). Die complicirtesten Strukturverhältnisse trifft man in den verhältnismäßig dicksten Theilen der inneren Schalensubstanz an, in der Nähe des Umbo und des Schlosses und vor Allem in jenem eigenthümlichen Gebilde der *Myaschale*, welches als Zahn bezeichnet wird. Fig. 14 stellt ein Stück aus einem Querschliff senkrecht gegen die Anwachslinien dar aus der Nähe des Schalenschlosses. Das sich hier darbietende Bild kann als typisch für die älteren Theile der ausgewachsenen *Myaschale* hingestellt werden. Man sieht, dass der Grad der prismatischen Gliederung in den einzelnen benachbarten Schichten ein sehr verschiedener ist. Einzelne Lamellen entbehren jeglicher säuligen Anordnung, andere lassen dieselbe schwach, wieder andere sehr scharf hervortreten. Dabei bemerkt man in vielen Regionen der Schale eine deutliche Gastropodenschalenstruktur; je zwei benachbarte Säulen erscheinen dann immer entgegengesetzt gestreift, d. h. man hat es auch hier mit zwei und zwar in diesem Falle völlig gleichwerthigen Blattersystemen von verschiedener auf einander senkrechter Faserung zu thun. Da die Blätter der Schale sehr gerade verlaufen und der Verzweigungen und Ausbuchtungen entbehren, die wir von *Cardium* etc. beschrieben,

da aber im Übrigen das Verhältnis der Blätter zu einander und die Orientierung der sie aufbauenden Fasern zur Schalenoberfläche ganz dieselbe ist wie bei den früher beschriebenen Formen, so können die Bilder, die sich hier auf Querschliffen darbieten (Fig. 14), und die in Fig. 11 in vergrößertem Maßstabe dargestellt sind, als ideales Schema für die Verhältnisse der Cardiumschale dienen. — Es gelingt unschwer die Fig. 11 auf Fig. 7 zurückzuführen. In Fig. 7 tritt das eine Blättersystem zurück, dessen Fasern schief quer, gegen das andere, dessen Fasern schief längs getroffen sind; in Fig. 11 sind beide Blättersysteme im Gleichgewicht und ihre beiden entgegengesetzten Faserrichtungen unter dem gleichen Winkel getroffen. — Eine weitere sehr nahe Beziehung zu dem Bau der Gastropodenschale tritt in dem Verhältnis benachbarter Schichten, wie *a* und *b* der Fig. 14 hervor. Wir hatten schon bei Cardium u. a. gesehen, dass in den Schalentheilen, wo die innere Substanz eine ähnliche Struktur zeigte wie die äußere, beide zu einander in demselben Verhältnis zu stehen schienen wie je zwei auf einander folgende Schichten der Gastropodenschale, nämlich um 90° gegen einander gedreht. Hier bei *Mya* (Fig. 14) ist das ganz offenbar der Fall. Während man in den mit *a* bezeichneten Lamellen die Blätter der Schale quer geschnitten sieht, erblickt man sie bei *b* von der Fläche, nämlich als zwei Systeme sich kreuzender Linien, die vollkommen der Fig. 9 entsprechen.

Die Bilder, die man auf Schliffen parallel der Schalenoberfläche oder auf entsprechenden Spaltungsstücken erhält (die Schale spaltet leicht in der Richtung der sie aufbauenden Lamellen), bestätigen in jeder Beziehung die oben gemachten Angaben. Fig. 16, 17 *A* und 17 *B* zeigen die Blätter der Schale auf einem Querschnitt, dessen Richtung etwa der Fig. 6 entspricht. In Fig. 16 (nach einem Spaltungsstück) sieht man Formen, die von denen der Fig. 6 noch sehr wenig abweichen; in Fig. 17 *A* aber tritt die oben erwähnte Regelmäßigkeit und der gerade Verlauf der Blätter deutlich hervor. Gleichzeitig bemerkt man, dass die Blätter eine Neigung zeigen, sich durch Querwände zu theilen, und dass sie schließlich gänzlich in Prismen zerfallen, deren Querschnitte in Fig. 17 *B* dargestellt sind. Wir haben also hier in den Strukturverhältnissen von *Mya* ein interessantes Bindeglied zwischen den typischen Prismen der Muschelschalen und jenen eigenthümlichen Blättern der Schneckenschale. Die nahe Beziehung zwischen den in Fig. 17 *A* und 17 *B* abgebildeten Verhältnissen war übrigens schon CARPENTER¹ klar; er spricht allerdings von verkalkten Zellen mit dunklen Kernen, die allmählich mit einander verschmelzen, während ihre Grenzen undeutlich werden oder verschwinden.

¹ cf. l. c. 1847. p. 103 mit Fig. 22 und 24.

In allen Theilen der inneren Substanz von *Mya* finden sich auch Höhlungen und Pigmentanhäufungen der mannigfachsten Form, die nicht selten Veranlassung zu den wunderbarsten und zierlichsten Bildern geben. Die Höhlungen, die, wie es scheint, meist mit Pigment ausgekleidet sind, kommen in all den schon früher von *Cardium* etc. beschriebenen Formen vor. Einige der wunderbarsten, die aber als solche durchaus nicht vereinzelt dastehen, wurden in Fig. 44 in einer mittleren Schicht abgebildet; bemerkenswerth ist, dass sie sich häufig durch mehrere neben einander liegende Lamellen von oft sehr verschiedenem Charakter hindurchziehen. Für die Mannigfaltigkeit, in der das meist dunkle und körnige Pigment in der Schale auftritt, liefern fast alle Abbildungen, die von *Mya* gegeben wurden, reiche Illustrationen. Die Art und Weise, wie es sich in Fig. 44 und 45 (a) auf den querschnittenen Prismen und Blättern der Schale darstellt, ist eben so charakteristisch, wie die kolossalen dunklen Massen, die man auf Flächenbildern (Fig. 47 A und B) sehr häufig sieht, die in ähnlicher Form, wenn auch weniger auffallend bei *Scrobicularia* etc., wie bereits erwähnt, vorkommen, und die von CARPENTER als Zellkerne beschrieben wurden.

Wie bei den früher erwähnten Formen, so lässt sich auch bei *Mya* schwer ein principieller Unterschied machen zwischen den Hohlgebilden und den Einlagerungen der Schale, da letztere wohl, wie gesagt, als sekundäre Ausfüllungen von Hohlräumen entstanden sind. Besonders typische Formen solcher Einlagerungen sind in Fig. 42 aus einem mittleren Theil der inneren Schalensubstanz abgebildet worden.

Sie ähneln in der Form sehr den in Fig. 43 abgebildeten »Konkrementen«, und vollkommen gleiche Gebilde werden in den verschiedenen Theilen der *Mya*-schale auch nicht selten angetroffen. Einzelne Schichten sind ganz dicht damit angefüllt, wie das Fig. 42 zeigt, in anderen treten sie nur sporadisch auf.

Ehe wir von den Strukturverhältnissen der Schale auf ihre Bildung und ihr Wachsthum übergehen, wollen wir nicht unterlassen, auch der chemischen (35) und besonders der physikalischen Eigenthümlichkeiten der Schalensubstanzen im Allgemeinen mit einigen Worten zu gedenken. — Es ist längst bekannt, dass eine organische Grundlage in der Schale niemals fehlt, wenn auch ihre Menge sehr verschieden ist und oft gegen den Kalkgehalt sehr zurücktritt. Man hat dieser organischen Substanz den Namen Conchiolin gegeben und stellt sie ihrer Zusammensetzung nach zwischen die Chitin- und die Eiweißsubstanzen; indessen ist sie chemisch bis jetzt noch weniger charakterisirt als diese ihre Verwandten. Etwas besser kennt man den organischen Theil der

Schale. Der Hauptsache nach besteht er aus kohlensaurem Kalk mit wenig kohlensaurer Magnesia — im Ganzen circa 88—96⁰/₀; der Rest besteht aus Alkalien, Erden und Eisen, welche meist an Phosphorsäure gebunden sind, und oft kommt eine nicht unbeträchtliche Menge von Kieselerde und Thonerde vor.

Im Allgemeinen ist das Mengenverhältnis der anorganischen Bestandtheile unter einander und zu den organischen Theilen ein sehr schwankendes; und diesem Umstande sind offenbar die großen Verschiedenheiten der specifischen Gewichte und der Härte der Muschelschalen zuzuschreiben. Diese Verhältnisse sind es aber gewesen, die die schon Eingangs erwähnten Autoren wie DE LA BÈCHE, NECKER, LEYDOLT, ROSE u. A. veranlasst haben, in vielen Schalen Aragonit neben dem Calcit anzunehmen. Allerdings gewinnt diese Annahme später noch durch andere Argumente an Sicherheit. Es findet sich in der diesbezüglichen Litteratur mehrfach die Angabe¹, schon BREWSTER habe in der Perlmutter zwei Achsen doppelter Brechung, wie sie beim Aragonit vorhanden sind, aufgefunden. Das ist aber unrichtig. BREWSTER sagt in der angezogenen Arbeit ausdrücklich²: Perlmutter polarisirt das Licht anders als alle krystallisirten Körper, nämlich ohne Beziehung auf eine feststehende Achse. BREWSTER hat nur — und zwar zuerst — constatirt, dass die Perlmutter doppelt brechend sei, wie das später auch von KÖLLIKER³ u. A. bestätigt worden ist. Die etwas spätere Angabe von LEYDOLT, der in der Perlmutter »deutlich zwei Ringsysteme mit einem dunklen Streifen wie bei optisch zweiachsigen Krystallen« gesehen haben will, erlaube ich mir zu bezweifeln. Es ist dem genannten Autor, wie er selbst gesteht⁴, nicht gelungen, das Ringsystem mit einfachem Kreuz, wie es für optisch einachsige Mineralien charakteristisch ist, auf Querschliffen durch die Säulen der Pinna schale zur Ansicht zu bringen. Ich habe dasselbe regelmäßig mit größter Deutlichkeit gesehen und bezweifle daher, dass die LEYDOLT'schen Resultate für die Perlmutter in der gewünschten Weise verwerthet werden können, zumal da es sich bei der Perlmutter gar nicht so wie bei der Säulenschicht von Pinna um wirklich krystallisirte, sondern vielmehr um krystallinische Bildungen zu handeln scheint. Schließlich erwähne ich aber noch einen, wie mir scheint, bedeutsamsten Umstand, der von LEYDOLT und ROSE für die Aragonitnatur gewisser Schalentheile geltend gemacht wird. Das sind die eigenthümlichen sechs- bis achtseitigen Tafeln, die sich auf der Innenseite der Perlmutter vieler Pinnaarten vorfinden⁵. Ich fand

¹ cf. z. B. ROSE, l. c. p. 67.² l. c. p. 418.³ cf. diese Zeitschr. Bd. X. 1860. p. 230.⁴ cf. l. c. p. 31.⁵ cf. ROSE, l. c. Taf. I, Fig. 9, 10, 11, 12, 13.

dieselben bei *Pinna aequilatera* Martens (= *muricata* Reeve von den Seychellen) in vollkommener Übereinstimmung mit den gegebenen Schilderungen. ROSE erklärt diese Gebilde, deren Krystallnatur nicht bezweifelt werden kann, mit Bestimmtheit für Aragonit, und es muss einem Mineralogen von Fach überlassen werden, diese Angaben mit Hilfe der modernen Untersuchungsmethoden zu kontrolliren. Für mich war es von besonderem Interesse, zu konstatiren, dass sich selbst bei *Pinna* alle möglichen Übergänge zwischen den beschriebenen geradlinig begrenzten Tafelformen und den entsprechenden unregelmäßig runden Formen von *Mytilus* (Fig. 4) auffinden lassen. — Nach alle Dem erscheint es einstweilen nicht geboten, Aragonit in den Muschelschalen anzunehmen, obgleich die Möglichkeit des Vorkommens damit nicht in Abrede gestellt werden soll. Jedenfalls spielt er nicht die wichtige Rolle, die man ihm hat zuschreiben wollen. Man muss sich aber wundern, wenn selbst ein neuerer Forscher wie SORBY durch kritiklose Annahme der früheren Beobachtungsmethoden (Bestimmung der Härte und des specif. Gewichts) zu den größten Inkonsequenzen in seinen Resultaten gelangt¹, ohne deshalb an der Richtigkeit seiner Voraussetzungen irre zu werden.

HARTING (32), der in einer sehr beachtenswerthen Arbeit zum ersten Mal den Weg des synthetischen Experiments zur Erforschung der organischen Kalkablagerungen betreten hat, hat auf Grund seiner Versuche den Streit über die Calcit- oder Aragonitnatur der Muschelschalen überhaupt für weselos erklärt, da die Verbindung der organischen Substanz mit dem Kalke eine so enge sei, dass sie nicht allein wesentlich mit formbedingend ist, sondern überhaupt den ganzen Charakter des Kalkes zu einem eigenartigen stempelt. Es bleibt indessen zu bedenken, dass die von HARTING dargestellten Calcosphaeriten, auf die ich später noch zurückkommen will², nur einen ganz beschränkten Vergleich mit den Theilen der Muschelschale zulassen. Es darf nicht vergessen werden, dass gewisse Schalthteile, wie die äußeren Schichten von *Pinna* und *Mytilus*, sowohl durch ihre optischen Eigenschaften als durch ihre Spaltungsflächen die Natur der rhomboedrischen Calcite aufs unzweideutigste dokumentiren, dass in entkalkten Schliften die charakteristischen Polarisationserscheinungen nicht mehr auftreten, eben so wie auch entkalkte Calcosphaeriten das einfache Ringsystem mit dunklem Kreuz nicht mehr hervorrufen. Andererseits ist zu bemerken, dass in den ersten Entwicklungsstadien der Calcosphaeriten die Krystallnatur des in ihnen enthaltenen kohlen-sauren Kalkes allerdings vollkommen

¹ cf. l. c. p. 59 ff.² cf. unten p. 36.

latent erscheint, dass dieselbe aber sofort in einer radiär-faserigen Struktur hervortritt, wenn man diese Gebilde mit schwachen Säuren behandelt. Gewisse weitere Entwicklungsstadien der Calcosphaeriten zeigen sogar, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, die rhomboedrische Natur des eingelagerten kohlensauren Kalkes aufs unzweideutigste.

Wachstum der Schalentheile.

a. Die Kalktheile der Schale.

Die in den vorhergehenden Zeilen beschriebenen Strukturverhältnisse geben über das Wachstum der Muschelschale nur in wenigen Punkten Aufschlüsse, die über das bisher Bekannte hinausgehen. Der Umstand, dass sich in allen Fällen zwei wesentlich von einander verschiedene Schalenschichten vorfinden, eine äußere und eine innere, kann als Bestätigung für den bisher angenommenen Sekretionsmodus dienen. Es ist danach wahrscheinlich, dass im Allgemeinen eine mehr oder weniger ausgedehnte Randzone des Mantels wesentlich andere Sekretformen erzeugt, als der übrige Haupttheil des Mantels, wie das eigentlich schon seit CARPENTER¹ bekannt ist. — Ich möchte indessen an dieser Stelle nochmals darauf hinweisen, dass die Scheidung der beiden Schalensubstanzen nicht immer eine so scharfe ist, wie z. B. bei den Najaden. Wenn schon bei Astarte eine höchst vollkommene Übereinstimmung im Bau der beiden Schichten in die Augen fiel, obwohl eine genetische Verschiedenheit ihrer äußeren Begrenzung nach nicht gezeugnet werden konnte, so zeigten die Verhältnisse von *Cardium* vollends, dass ein vollständiger Übergang der einen Substanz in die andere sehr wohl möglich ist und hier entschieden angenommen werden muss, wenn anders überhaupt eine Erklärung für das große Missverhältnis in der Ausdehnung und Größe der beiden Schichten gefunden werden soll.

Über die physiologischen Vorgänge bei dem Sekretionsprocess ist seit den ausgezeichneten Arbeiten von C. SCHMIDT (1845) nichts Näheres bekannt geworden. Indessen können die Resultate dieser Experimente noch heute im vollsten Maße Geltung beanspruchen. Danach² befindet sich im Muschelblut neben phosphorsaurem Natron und phosphorsaurem Kalk wesentlich eine schon durch die Kohlensäure der Luft, des Wassers oder des Stoffwechsels zersetzbare Verbindung von Albumin mit Kalk. Dieses eigenthümliche wahrscheinlich neutrale Kalkalbuminat wird durch die Thätigkeit der Epithelzellen in freies Albumin und basischen

¹ cf. l. c. 1847. p. 97.

² cf. l. c. p. 59 und 60.

Albuminkalk zerlegt, worauf ersteres mit dem phosphorsauren Kalk durch das Blut dem Organismus wieder zugeführt wird. Das basische Kalkalbuminat wird als formlose Masse gegen die Schale zu abgesondert und durch die Berührung mit Kohlensäure jedenfalls sofort in kohlen-sauren Kalk und Albumin zerlegt, um in dieser Form zur Verdickung der Schale beizutragen.

Wie nun aber die so komplicirten schließlichen Strukturverhältnisse aus dieser »formlosen« Mischung von organischer Substanz und kohlen-saurem Kalk hervorgehen, das ist von jeher eines der größten Räthsel gewesen. Dass Krystallisationsprocesse bei der weiteren Entwicklung eine große Rolle spielen, ist nicht zu bezweifeln, aber alle Bildungen können keinesfalls dadurch erklärt werden. Erst vor etwa zehn Jahren ist der erste bedeutsame Schritt zur Lösung dieses Räthsels gemacht worden, und zwar in den schon erwähnten Experimenten von HARTING. Derselbe hat durch Zusammenbringen von flüssigem Eiweiß mit nascirendem kohlen-sauren Kalk (aus Chlorcalcium und kohlen-saurem Natron) in den entstehenden Niederschlägen verschiedenartige Formen erhalten, die die frappantesten Beziehungen zu verschiedenen Kalk-sekretionen vieler wirbelloser Thiere zeigten. Die krystallinischen oder krystalloiden Theile des Niederschlages zeigen, dass das Albumin bei dem Process in eine dem Conchiolin oder Chitin ähnliche Modifikation übergegangen ist und gleichzeitig in ganz eigenartiger Weise die Form des sich ausscheidenden Kalkes beeinflusst resp. bestimmt hat. Die Elemente des Niederschlags bilden größtentheils kugelige Körperchen von gleichzeitig concentrisch-lamellärem und radiär-faserigem Gefüge, die auch nach dem Entkalken gewisse Formeigenthümlichkeiten behalten. Diese kugeligen Körperchen oder Calcosphaeriten liegen meist flächenhaft neben einander, platten sich dann gegenseitig ab und erscheinen als polygonal gefelderte Flächen. HARTING weist nicht auf die, wie mir scheint, große Ähnlichkeit dieser Dinge mit den polygonal gefelderten Perlmutterschichten hin, die ja auch, wie wir sahen, aus ähnlichen Elementen entstehen, sondern er spricht die offenbar sehr gewagte Ansicht aus, die Prismen von Pinna und den Unioniden beständen wohl aus zahlreichen abgeplatteten und auf einander liegenden Calcosphaeriten. Mögen indessen die Beziehungen zwischen den Elementen der Muschelschalen und jenen künstlich erhaltenen »Calcoglobulin«-Formen sein, welche sie wollen, eine nahe Verwandtschaft beider lässt sich nicht leugnen, und es dürfte daher angezeigt sein, auf diesem Wege des Experiments weiter zu gehen. Vielleicht gelingt es bei mannigfacher Modifikation des Verfahrens und möglichstem Anschluss an die natürlichen Verhältnisse Formen zu erhalten, deren Beziehungen zu den

Naturgebilden näher und klarer sind. Dann wäre das große Räthsel der Schalenbildung auf ein einfaches mechanisches Problem reducirt.

b. Die Epicuticula.

Sehr viel besser unterrichtet sind wir indessen über die Bildung und das Wachsthum der Epicuticula, weil dieselbe im Ganzen einen viel einfacheren Bau zeigt als die eigentlichen Schalentheile. Es ist seit geraumer Zeit bekannt, dass die Epicuticula, die, wie schon erwähnt, keinem Lamellibranchier zu fehlen scheint, auf dem Epithel des Mantelrandes ihren Ursprung nimmt. In den verschiedenen Species sind sehr verschiedene Epithelzonen der Mantellappen an der Erzeugung der Epicuticula betheiligt, wie wir später noch näher zu erörtern haben. Dass die Epicuticula ein echtes Cuticulargebilde sei, d. h. dass sie von gewissen Zellen durch den Process der Sekretion oder Ausschwitzung erzeugt werde, ist bisher wenig bezweifelt worden; um so mehr nimmt es Wunder, wenn TULLBERG in seiner oft erwähnten Arbeit die Epicuticula zwar auch für eine »wirkliche Cuticularbildung« erklärt¹, diese aber als durch »allmähliche Umbildung der Zellen in Schalensubstanz« entstanden definirt. Man hat sich unter diesem Gebilde nach TULLBERG also offenbar ein Mittelding zwischen gewöhnlicher Sekretbildung und jener Zellenmetamorphose zu denken, als welche die Nägel, Hörner etc. der Wirbelthiere anzusehen sind. Die »chemische Metamorphose« der Zellen soll sich nicht auf die ganzen Zellen, sondern immer nur auf die äußersten Zellenränder erstrecken. — HUXLEY (20) hat in seiner berühmten Monographie über den Flusskrebs, wie es scheint zum ersten Mal, von einer »chemischen Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper zu Chitin« gesprochen² und diese Art der Panzerbildung für den Krebs als »wahrscheinlich« hingestellt, ohne indessen irgend einen Beweis beizubringen. TULLBERG glaubt nun wenigstens für den Hummerpanzer den Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme geliefert zu haben, womit dann die Resultate der durchaus exakten Untersuchungen von HAECKEL (33) und BRAUN (34) über diesen Gegenstand einfach über den Haufen geworfen wären. Ohne indessen auf die Bildung des Crustaceenpanzers weiter einzugehen, will ich an dieser Stelle an der Hand meiner Präparate und Zeichnungen den Nachweis führen, dass es durchaus unzulässig ist, diese Art der Zellmetamorphose, mag sie nun überhaupt vorkommen oder nicht, auf die Bildung der Epicuticula bei den Muscheln zu übertragen.

TULLBERG hat die Bildung der Epicuticula nur bei *Mytilus* genauer verfolgt; und diesem Umstande ist es auch besonders zuzuschreiben,

¹ cf. l. c. p. 31.

² cf. l. c. p. 165.

dass er zu so eigenthümlichen Resultaten gelangt ist; denn *Mytilus* ist gerade für diese Untersuchungen ein sehr ungünstiges Objekt, weil die *Epicuticula* selbst in ihren jüngsten Theilen sehr hart ist und das Schneiden erschwert, und weil auch die absondernden Epithelzellen an dieser Stelle auffallend klein sind. Bei vorsichtiger Präparation gelingt es indessen auch hier, alle Theile in gewünschter Weise zur Ansicht zu bringen. Ich habe nun beim Behandeln mit Chromsäure, Härten in Alkohol und Färbung mit Pikrokarmen oder Alaunkarmen auf Schnitten durch die verschiedensten Theile des Mantelrandes niemals ein derartig streifiges Aussehen der in Frage stehenden Epithelzellen auffinden können, wie es in den TULLBERG'schen Figuren 3 und 4 der Tafel V angedeutet ist. Die Zellen, denen der jüngste Theil der *Epicuticula* aufliegt, präsentiren sich mir überhaupt auf der ganzen Länge des kleinen mittleren Mantellappens jede für sich mit deutlichen Grenzen, deutlichem Kern und gleichmäßig körneligem Inhalt (cf. Fig. 5), während sie bei TULLBERG ohne scharfe Abgrenzung gegen einander auch vielfach ohne Kern von ganz streifigem resp. faserigem Inhalt erscheinen. Die Form der Zellen ist auf meinen Präparaten auch keine gleichmäßige; ein Theil derselben erscheint im Verhältnis zu den anderen sehr niedrig und langgestreckt. Die ovalen Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen sind jedenfalls nur Artefakte (sie finden sich auch auf TULLBERG's Abbildungen). Ein einziges Mal habe nun auch ich an einem Alaunkarmenpräparat die oberflächliche Zone eines Theiles der Epithelzellen von streifigem Aussehen gefunden (Fig. 5 a), und zwar derart, dass feine Zacken, welche zweifellos der darüber liegenden Cuticularmasse angehörten, in die Substanz der Zellen hineinzuspringen schienen — aber auch nur schienen. Bei aufmerksamer Betrachtung zeigte es sich, dass der Schnitt an dieser Stelle etwas schief gegangen war, wie das bei den welligen Biegungen der *Epicuticula* und ihrem Widerstand beim Schneiden nicht so sehr auffällig war. An dieser Stelle nun sah man in Folge dessen die untere, d. h. den Zellen aufliegende Seite der *Epicuticula*. Dieselbe ist aber in der That nie glatt, sondern fein riefig, wie wir das schon an einem früheren Orte erwähnt haben¹. Die besagten Zäckchen waren also nichts Anderes, als die schief geschnittenen oberflächlichen Rillen der *Epicuticula*, die man fast immer auf Flächenbildern der jungen *Epicuticula* sieht, die später die Oberflächenskulptur der Schalendecke bilden und als solche im geraden Querschnitt in Fig. 4 C abgebildet sind.

Ich wollte es nicht unterlassen, diesen interessanten Befund mitzu-

¹ p. 6.

theilen, da er möglicherweise eine Erklärung für die TULLBERG'schen Abbildungen und Untersuchungsergebnisse abgeben könnte. Es liegt mir jedoch fern, diese Deutung als zweifellos hinzustellen, da es immer gewagt erscheint, eine eigene Auffassung in die von Anderen gegebenen Bilder hineinzudeuten. Eine Zerfaserung der Epithelzellen, wie sie TULLBERG annimmt, muss aber ganz entschieden in Abrede gestellt werden.

Das bestätigen nun Präparate von anderen Lamellibranchierspecies in höchst vollkommener Weise, und ich habe alle häufiger im Kieler Hafen vorkommenden Arten darauf untersucht. Ich verweise zuerst auf *Mya arenaria*, von der bekannt ist, dass ihre durch die klaffenden Schalen besonders exponirten Körpertheile von einer äußerst dicken und festen Cuticula überzogen sind, welche kontinuierlich in die Epicuticula der Schale übergeht. Auf einem Querschnitt durch die median verwachsenen Mantelränder der Bauchseite erhält man ein Bild, wie es in Fig. 20 wiedergegeben ist. Das gesammte Mantelrandepithel, welches aus lauter gleichartigen und in keiner Weise modificirten Elementen besteht, theilt sich an der Cuticularbildung. Bei *a* vereinigt sich die sehr dicke Cuticularmasse des vorderen Randes mit der erheblich dünneren der hinteren Manteltheile zur eigentlichen Epicuticula, die sich von hier auf den äußeren Schalenrand fortsetzt. Die äußere Begrenzung der Cuticularmassen ist eine höchst unregelmäßige; ihre Substanz erscheint abgesehen von kleinen und unbedeutenden Fältchen, die sich bei der Präparation bilden, fast ganz homogen und strukturlos. Ihr Ursprung ist in der medianen Vertiefung des Mantelrandes (*m*) zu suchen, gerade da, wo der Mantellappen der einen Seite mit dem der anderen verwachsen ist. Man kann die Epicuticula jeder Seite gesondert bis in die Tiefe dieser Falte verfolgen, und es ist bemerkenswerth, dass hier keine Verschmelzung stattfindet. Die Cuticularsubstanz nimmt, eben so wie bei *Mytilus*, keine Karminfärbung an, höchstens in ganz jungen und noch nicht erstarrten Theilen, aber auch hier nur schwach. Der Zusammenhang der Cuticularmasse mit ihrer Matrix ist groß genug, so dass beide im Zusammenhang von ihrer bindegewebigen Unterlage abgehoben werden können, wie das an der mit *b* bezeichneten Stelle durch irgend welche Zufälligkeiten der Präparation geschehen ist.

Ganz ähnlich wie bei *Mya* sind die Verhältnisse bei *Corbula (gibba)*, *Scrobicularia (alba und piperata)* und *Solen (pellucidus)*. Auch bei allen diesen tragen die gesammten Epithelzellen des Mantelrandes durchweg den gleichen Charakter; und auch hier ist mehr oder weniger der ganze Mantelrand an der Bildung der Epicuticula theilhaftig. Bei *Corbula* beginnt die Cuticularbildung schon auf der inneren Mantelfläche und

setzt sich dann über den ganzen inneren Lappen des Mantelrandes bis an die Spitze des äußeren Lappens fort; von hier verläuft die Epicuticula eine Strecke frei, um sich schließlich als äußeres Periostracum um den Schalenrand umzubiegen. Ganz das gleiche Verhalten zeigt Solen, nur sind es hier, wenigstens in den verwachsenen Theilen des Mantels jederseits vier Lappen, über die sich die Epicuticula hinwegzieht, ehe sie auf die Schale übergeht. An der Mantelnaht präsentirt sich dasselbe Bild wie bei *Mya*, nur sind die Cuticularmassen bei Weitem nicht so dick. — Bei *Scrobicularia alba* sind, wie bei *Corbula*, alle Lappen des Mantelrandes und selbst ein Theil der inneren Mantelfläche an der Absonderung der Epicuticula betheilig. Dasselbe gilt von dem in zahlreiche größere und kleinere Lappen zerspaltenen Mantelrande von *Scrobicularia piperata*, nur ist hier der eine innerste Lappen nicht mehr von der Epicuticula bedeckt. — Bei *Cardium edule* ist ein auffallend kleiner Theil des stark gegliederten Mantelrandes an der Abscheidung der Epicuticula betheilig, was ohne Zweifel damit im Zusammenhang steht, dass dieselbe hier nur sehr dünn ist. An einer Stelle, wo der Mantel in der Mitte verwachsen war, zählte ich sieben große innere Lappen jederseits, die jeglicher Beziehung zur Epicuticula entbehrten. Erst in dem Grunde der Falte zwischen dem achten und neunten kleinen Lappen, welche beide ganz auf die Außenseite des Mantels gerückt sind, erscheint die Epicuticula. Wie bekannt, sind jedoch die Mantellappen von *Cardium* nur an den Siphonen verwachsen; in allen übrigen freien Theilen sieht man, dass nur der erste innere Mantellappen, der alle anderen an Größe bedeutend übertrifft, ohne Beziehung zur Epicuticula bleibt, und dass diese erst zwischen dem zweiten und dritten Lappen entspringt. Aber auch von diesen beiden Lappen sind nur die einander zugekehrten Seiten an der Abscheidung der Epicuticula betheilig. Dabei zeigt sich hier zum ersten Mal im Bau der betheiligten Epithelzellen eine auffällige Verschiedenheit, die bei anderen Species, wie wir sehen werden, noch einen viel höheren Grad erreicht. Die Zellen des einen Lappens, denen die Epicuticula direkt aufliegt, zeigen keine Abweichung von dem Bau des übrigen Mantelepithels; aber die Zellen des gegenüber liegenden Lappens, deren Beziehung zur Epicuticula weniger ins Auge fällt, besitzen eine auffallend schmale und verlängerte Form mit entsprechend länglichem Kern. Schon bei *Cardium*, noch viel mehr aber bei *Tellina*, *Astarte*, *Cyprina* (Fig. 24 b) und *Mytilus* (Fig. 3 und 5 b) erhellt aus den Lageverhältnissen dieser langen Zellen, dass sie die größte Rolle beim Dickenwachsthum der Epicuticula spielen. — Bei *Tellina baltica* ist ebenfalls das gesammte Epithel der hier sehr zahlreichen Mantellappen an der Ausscheidung der Epicuticula betheilig.

Die erwähnten langen Zellen sind aber hier ganz auf die Außenseite des äußersten großen Mantellappens beschränkt und gehören also sonderbarerweise der Außenfläche des Mantels an. Trotzdem ist die nahe Beziehung zur Epicuticula evident. Auf den langen Zellen entsteht ein besonderer Strang von Cuticularmasse, welche sich etwa über der Mitte des Mantelrandes mit der eigentlichen Epicuticula vereinigt.

Bei *Astarte borealis* sind zwei von den vorhandenen drei Mantellappen vollständig, der dritte innerste nur zum Theil an der Abscheidung der Epicuticula betheiligt. Der äußerste trägt auf seiner Innen- und Außenfläche lange schmale Zellen, die aber hier bei Weitem nicht so in die Augen fallen wie bei *Tellina* und der jetzt zu erwähnenden *Cyprina*. Bei der letzteren (cf. Fig. 24) ist eine Seite des mittleren und der ganze äußere Mantellappen von der Epicuticula bedeckt. Da in dem Präparat, nach dem Fig. 24 gezeichnet wurde, die Epicuticula von ihrer Matrix abgehoben ist, so bemerke ich, dass nicht etwa, wie es scheinen möchte, die langen Zellen (*b*), sondern die normalen Epithelzellen des mittleren Mantellappens (*a*) die erste Anlage der Epicuticula bilden. Die langen Zellen spielen wieder nur eine Rolle für das Dickenwachsthum der Epicuticula. Dies erscheint gerade hier, bei *Cyprina*, um so plausibler, als die Epicuticula beim Verlassen der Mantelfalte nur noch sehr dünn ist und von hier ab noch eine ganze Strecke frei verläuft, bis sie bedeutend verdickt den Schalenrand erreicht. Gerade dieser Umstand, dass die Epicuticula auf einer großen Strecke, wo sie fortwährend an Dicke zunimmt, frei zu verlaufen scheint, berechtigt zu der Annahme, dass die langen Zellen, welche auf der Oberfläche des Mantels noch in außerordentlicher Ausdehnung vorhanden sind, das Dickenwachsthum der Epicuticula ermöglichen. Die Berührung dieser Zellen mit dem frei erscheinenden Theile der Epicuticula wird durch die außerordentliche Beweglichkeit des Mantelrandes in der vollkommensten Weise garantirt. — Auch bei den meisten der schon früher abgehandelten Species, besonders bei *Corbula*, *Solen* u. a. bleibt in der Ecke zwischen dem inneren und dem äußeren Periostracum ein oft sehr großer Spielraum für den Mantelrand frei. Man darf wohl annehmen, dass durch die häufigen Bewegungen des Mantelrandes auch das allmähliche Fortrücken des Periostracums von seiner Entstehungsstätte fort ermöglicht oder doch erleichtert wird. Damit steht im Zusammenhang, dass bei allen Formen, welche eine hervorragende Lappen- oder Faltenbildung ihrer Epicuticula zeigen, diese immer auf der freien Strecke zwischen Mantelrand und dem äußersten Schalenrand vor sich geht (cf. Fig. 24). Die Epicuticula bildet hier eben durch die vielfache Hin- und Herbewegung Faltungen, und die Wandungen derselben verschmelzen alsbald mit

einander, da die Cuticularsubstanz noch nicht völlig erstarrt ist. Der frei verlaufende Theil der Epicuticula ist bei *Cyprina* auch der Ort für die Höhlenbildung in derselben, die hier, eben so wie bei *Mytilus*¹, zweifelsohne durch die unvollkommene Sekretion gewisser Epithelzonen zu Stande kommt. — Bei *Mytilus*, wo die Epicuticula sich direkt um den Schalenrand umbiegt, so wie sie aus der Mantelfalte hervortritt, vermisst man auch jegliche Spur von Lamellenbildung und findet die Schalenoberfläche ganz glatt. Dagegen sind z. B. bei *Anodonta* — wie ich hier anfügen will — die Verhältnisse wieder denen von *Cyprina* ähnlicher; wir finden die Epicuticula noch sehr dünn, wenn sie die Mantelfalte verlässt; aber ehe sie den Schalenrand erreicht, verläuft sie unter mannigfacher Faltenbildung eine Strecke lang frei aber in engster Beziehung zu den hier sehr ausgedehnten und zum großen Theil auf die Außenfläche des Mantels gerückten langen Zellen, die das Material zum Dickenwachsthum liefern. — Bei *Mytilus* sind im Zusammenhang mit den oben geschilderten Verhältnissen die langen Zellen auf die Innenseite des äußersten Mantellappens beschränkt (Fig. 3 b). Sie sind schon beim jungen Thier auffallend groß und hervortretend, aber mit dem Wachsen des Thieres vergrößert sich ihre Länge und ihre Oberfläche ganz unverhältnismäßig. Während sie erst in einer geraden Linie neben einander liegen (Fig. 3), bilden sie später vielfache Lappen und Ausbuchtungen, wodurch die secernirende Oberfläche erheblich vergrößert wird (Fig. 5). Dies ist um so weniger auffällig, als gerade bei *Mytilus* der Weg der Epicuticula von der Tiefe der Mantelfalte bis zum Schalenrande ein so sehr kurzer ist, während andererseits bei keiner der von mir untersuchten Formen die Epicuticula eine gleiche Dicke und Festigkeit erreicht, wie bei *Mytilus*. Sie erscheint schon im Grunde der Mantelfalte als scharf begrenzte ziemlich dicke Schicht und bekundet ihre Zähigkeit dadurch, dass sie selbst in ihren jüngsten Theilen eine vollkommene Indifferenz gegen Tinktionsmittel aufweist. Selbst im Innern der Epithelzellen hindern diese Cuticularsubstanzen die Färbung theilweise. Bei Anwendung von Pikrokarmin werden die langen Zellen allerdings mit Inhalt immer ziemlich stark gefärbt und erscheinen dann wegen ihrer Schmalheit und Dichtigkeit meist sehr dunkel. Aber Alaunkarmin färbt nur einzelne Zellpartien und lässt eine ziemlich umfangreiche körnelige Masse, welche nahe dem äußeren Ende liegt und die gelbliche Farbe der Epicuticula besitzt, regelmäßig ungefärbt.

¹ cf. p. 7.

c. Die durchsichtige Substanz.

Zum Schluss komme ich noch mit wenigen Worten auf die Beziehung der Muskeln, besonders des großen Schließmuskels zur Schale zurück. Es wurde schon an einem früheren Orte hervorgehoben, dass die Muskelnarben von einer besonders charakterisirten Schalensubstanz, der sogenannten durchsichtigen Substanz, bedeckt sind, welche mit eigenthümlicher Begrenzung gangartig in die Perlmuttersubstanz eingelagert ist, und durch ihre Form und Ausdehnung den Weg des Muskels während des Wachsthums der Schale andeutet (cf. Fig. 8 B). Sie liegt an der Befestigungsstelle des Schließmuskels, dem zufolge auf der inneren Schalenoberfläche, und wird nachträglich beim Fortrücken des Muskels immer von gewöhnlicher Perlmuttersubstanz überlagert.

TULLBERG stellt nun sonderbarerweise auch für diese durchsichtige Substanz die Behauptung auf, sie werde durch chemische Metamorphose der darunter liegenden Zellen gebildet¹; und er glaubt in dem prismatisch nadeligen Charakter der Substanz einen Beweis dafür zu finden, dass dieselbe durch Zerfaserung der äußersten Zellränder gebildet werde, ähnlich wie das von der Entstehung der Epicuticula beschrieben wurde. Nun besteht aber die durchsichtige Substanz, wie wir bei *Mytilus*, *Cardium* etc. gesehen haben, gar nicht aus einfachen geraden regelmäßig neben einander liegenden Fasern, etwa wie gewisse Theile der inneren Substanz von *Scrobicularia* und *Mya* (Fig. 15), sondern ihre prismatische Gliederung wird durch sehr unregelmäßige vielfach konische Einlagerungen oder sekundär ausgefüllte Höhlungen hervorgerufen. Außerdem besitzt sie wirkliche Höhlungen von mannigfach verschiedener Gestalt, wie das schon v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN beschrieben hat². Die große Festigkeit der Verbindung zwischen Schale und Muskel macht es nun wahrscheinlich, dass die zerfaserten Enden der Muskeln in diese Höhlungen hineingreifen, die ihrerseits erst durch die sekretorische Thätigkeit der Muskelzellen entstanden sind. Es fehlt nämlich zwischen Schale und Muskel jegliche Spur eines Epithelialbeleges, und TULLBERG gegenüber möchte ich behaupten, dass die hier vorhandenen zelligen Elemente nicht den entferntesten Vergleich mit irgend einer Form der sekretbildenden Epithelzellen zulassen. Es sind vielmehr die eigenthümlichen spindelförmigen Muskelzellen selbst, die hier die sekretorische Thätigkeit übernommen haben. Auf Schnitten parallel der Längsrichtung der Muskeln, die von ganzen Thieren mitsammt der entkalkten Schale gefertigt waren, sieht man regelmäßig, dass die in mehrere Aus-

¹ cf. l. c. p. 26.

² cf. l. c. p. 66 und Fig. 39.

läufer zerfaserten Muskelzellen gegen die Schale hin von feinen Cuticularsäumen bedeckt sind. — Man kann sich sehr wohl denken, dass beim weiteren Wachstum des Thieres die Muskelenden succesive aus den Höhlungen heraustreten, und dass diese, nachdem sie nachträglich mit Kalkmasse ausgefüllt sind, der durchsichtigen Substanz ihr charakteristisches Gepräge verleihen.

Nach alle Dem halten wir uns berechtigt, an dieser Stelle den alten Satz aufrecht zu halten, dass sämmtliche Theile der Muschelschale als echte Cuticularegebilde, das heißt als Zellsekrete entstehen.

Kiel, im Januar 1884.

Litteraturverzeichnis.

- 1) RÉAUMUR, De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques, soit de mer, soit de rivière. (Hist. de l'Acad. roy. des Sciences. Année 1709. Paris 1711. Mém. p. 364—400.)
- 2) ——— Éclaircissements de quelques difficultés sur la formation et l'accroissement des coquilles. (Histoire de l'Acad. roy. des Sciences. Année 1716. Paris 1718. Mém. p. 303.)
- 3) MÉRY, Remarques faites sur la moule des estangs. (Hist. d. l'Ac. roy. d. Sc. Année 1710. Paris 1712. Mém. p. 408.)
- 4) HÉRISSANT, Eclaircissements sur l'organisation jusqu'ici inconnue d'une quantité considérable de productions animales, principalement des coquilles des animaux. (Hist. d. l'Ac. roy. d. Sc. Année 1766. Paris 1776. Mém. p. 508—540.)
- 5) POLI, Testacea utriusque Siciliae. I. Parmae 1791.
- 6) BOWERBANK, On the Structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. (Transact. of the Microsc. Society. Vol. 1. p. 123. London 1844.)
- 7) BOURNON, Traité complet de la chaux carbonatée et de l'arragonite. Londres 1808. p. 310—338. (Im Auszug [von NOEGGERATH] in WIEGMANN'S Archiv. 1849. I. p. 209—224.)
- 8) BREWSTER, On new properties of light exhibited in the optical phaenomena of mother-of-pearl. (Philos. Transact. of the Royal Society of London 1814. Part. II. p. 397.)
- 9) H. DE LA BÈCHE, Researches on theoretical geology. London 1834.
- 10) L. A. NECKER, Note sur la nature minéralogique des coquilles terrestres fluviatiles et marines. (Annal. des Sc. nat. [2]. Zool. XI. 1839. p. 52.)
- 11) FR. LEYDOLT, Über die Struktur und Zusammensetzung der Krystalle des prismatischen Kalkhaloids nebst Anhang über die Struktur der kalkigen Theile einiger wirbelloser Thiere. (Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. XIX. 1856. p. 10—32.)
- 12) G. ROSE, Über die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. (Abhandlungen d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1858.)

- 13) H. C. SORBY, On the structure and origin of limestone. (Quarterly Journal of the geological Society of London. Vol. 35. 1879. p. 56.)
- 14) CARPENTER, On the microscopic structure of shells. (Report of the Brit. Assoc. 1844 [p. 1]. 1847 [p. 93].)
- 15) KÖLLIKER, Über das ausgebreitete Vorkommen von pflanzlichen Parasiten in den Hartgebilden niederer Thiere. (Diese Zeitschr. Bd. X. 1860. p. 215.)
- 16) — Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. (Verh. d. phys. med. Ges. in Würzburg. Bd. VIII. 1858. p. 1.)
- 17) WEDL, Über die Bedeutung der in den Schalen von manchen Acephalen und Gastropoden vorkommenden Kanäle. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. XXXIII. Wien 1859. p. 451.)
- 18) M. STIRRUP, On shells of Mollusca showing so-called fungoid growths. (Proc. of the literary and philos. Soc. of Manchester. Vol. XI. Manchester 1872. p. 137.)
- 19) T. H. HUXLEY, Tegumentary organs. (Todd. Cyclopaedia. Vol. V. 1859. p. 473.)
- 20) — Der Krebs. Leipzig 1881.
- 21) LEYDIG, Vom Bau des thierischen Körpers. Bd. 1. Tübingen 1864. p. 39 ff.
— Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. (Archiv f. Naturgeschichte. XLII. Bd. I. 1876. p. 4.)
— Über *Cyclas cornea* Lam. (MÜLLER'S Archiv. 1855. p. 47.)
- 22) v. IHERING, Über die Entwicklungsgeschichte der Najaden. (Sitzungsber. der Naturf.-Ges. zu Leipzig. Nr. 1. April 1874.)
- 23) TH. v. HESSLING, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.
- 24) C. SEMPER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. (Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1857. p. 340.)
- 25) C. SCHMIDT, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1845.
- 26) MECKEL, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. (MÜLLER'S Archiv. 1846. p. 4.)
- 27) BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. 1. und 2. Theil. 1862 bis 1866. (2. Theil herausgeg. von KEFERSTEIN.)
- 28) W. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, namentlich Crustaceenpanzer, Molluskenschalen und Eihüllen. Berlin 1877.
- 29) T. TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Stockholm 1882. (Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. XIX. III.)
- 30) H. A. MEYER und MÖBIUS, Fauna der Kieler Bucht. II. Bd. Prosobranchia und Lamellibranchia. Leipzig 1872.
- 31) K. MÖBIUS, Die echten Perlen, ein Beitrag zur Luxus-, Handels- und Naturgeschichte derselben. Hamburg 1857.
- 32) P. HARTING, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Publiées par l'Académie royale Néerlandaise des sciences. Amsterdam 1872.
- 33) E. HAECKEL, Über die Gewebe des Flusskrebsses. (MÜLLER'S Archiv. 1857.)
- 34) BRAUN, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. (Arb. a. d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. II. 1875.)

- 35) M. E. FRÉMY, Annales de Chimie et de Physique. 1855. Sér. III. T. 43. p. 96.
 J. SCHLOSSBERGER, Allgemeine und vergleichende Thierchemie. 1856. Bd. I.
 p. 191 und 243.
 C. VOIT, Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. (Diese Zeitschr.
 Bd. X. 1860. p. 470.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I und II.

(Sämmtliche Abbildungen sind mit Hilfe des WINKEL'schen Zeichenapparates entworfen. Die angewandten Vergrößerungen sind daher in der hier folgenden Erklärung durch bloße Angabe der WINKEL'schen Objektivnummern gegeben.)

Die zur Orientirung angegebenen Pfeile laufen immer der Schalenoberfläche parallel.

Fig. 1 A. (W. 7.) *Mytilus edulis*, ein Stück des Periostracums von der Mitte der Schalenoberfläche, von der Fläche gesehen.

Fig. 1 B. (W. 7.) *Mytilus edulis*, ein Stück des »inneren Periostracums«, von der Fläche gesehen.

a, der in der Mantelrandfalte befestigte Theil; *b*, der dem Schalenrande zugekehrte Theil.

Fig. 1 C. (W. 7.) *Mytilus edulis*, Querschliff des Periostracums.

n, blaue Substanz der Schale.

Fig. 2. (W. 3.) *Mytilus edulis* (junges Exemplar von circa 25 mm Länge), Querschliff durch den Schalenrand mit dem inneren und äußeren Periostracum, senkrecht gegen die Anwachsstreifen.

Fig. 3. (W. 3.) *Mytilus edulis*, Periostracum (*p*), Schalensubstanz (*s*) und Mantelrand (*m*) eines jungen entkalkten Exemplares im Querschnitt.

b, die »langen« Zellen des äußeren Mantelblattes.

Fig. 4. (W. 7.) *Mytilus edulis*, innere oder weiße Schalensubstanz von der inneren Oberfläche gesehen.

Fig. 5. (W. 7.) *Mytilus edulis*, Querschnitt durch die Mantelrandfalte mit dem jüngsten Theile des Periostracums und den an seiner Bildung beteiligten Epithelzonen (aus der Region des hinteren Schließmuskels).

a, Substanz des Periostracums; *b*, »lange« Zellen des äußeren Mantelblattes (cf. Fig. 3).

Fig. 6. (W. 5.) *Scrobicularia piperata*, die äußere Schalensubstanz schief querschliffen, so dass einzelne Theile fast parallel der Schalenoberfläche getroffen sind.

Fig. 7. (W. 3.) *Cardium edule*, Querschliff durch die äußere Substanz der Schale senkrecht gegen die Anwachsstreifen und nahe dem Bauchrande der Schale (der Pfeil deutet nach dem Schalenrande).

p, Fetzen des Periostracum; *a*, die darunter liegende äußerste Randzone.

Fig. 8 A. (W. 5.) *Cardium edule*, Querschliff durch die innere Schalensubstanz senkrecht gegen die Anwachsstreifen.

a, Theile der angrenzenden äußeren Schalensubstanz.

Fig. 8 B. (W. 5.) *Cardium edule*, Querschliff durch die Ansatzstelle des Schließmuskels.

d, »durchsichtige« Schalensubstanz; *i*, Theile der inneren Schalensubstanz, welche ohne scharfe Grenze in die äußere Schalensubstanz übergehen.

Fig. 9. (W. 8.) *Cardium edule*, Ansicht der äußeren Schalensubstanz, welche einem Querschliff parallel den Anwachsstreifen entspricht, gezeichnet nach einem Schalenbruchstück.

(Der doppelte Pfeil deutet die Richtung eines beliebigen Anwachsstreifens der Schalenoberfläche an.)

Fig. 10. (W. 3.) *Tellina baltica*, Querschliff durch das Schloss und die angrenzenden Schalentheile, senkrecht gegen die Anwachsstreifen.

b, Schalenband; *s*, Schalenbandwall; *x*, Schalentheil, in welchem die prismatische, *z*, Schalentheil, in welchem die lamelläre Anordnung vorwiegt; *y*, Schalentheil, in welchem beide Strukturverhältnisse im Gleichgewicht sind.

Fig. 11. (W. 7.) *Mya arenaria*, Theil eines Querschliffes durch die innere Schalensubstanz in der Nähe des Schlosses, senkrecht gegen die Anwachsstreifen.

Fig. 12. (W. 5.) *Mya arenaria*, Querschliff durch einen Theil der inneren Schalensubstanz — senkrecht gegen die Anwachsstreifen, — mit zapfenförmigen Einlagerungen.

Fig. 13. (W. 7.) *Corbula gibba*, verschiedene Formen von Einlagerungen oder sekundär ausgefüllten Höhlungen, aus einem Querschliff senkrecht gegen die Anwachsstreifen.

Fig. 14. (W. 3.) *Mya arenaria*, Querschliff durch die innere Schalensubstanz — senkrecht gegen die Anwachsstreifen — aus der Nähe des Schalenschlosses.

Fig. 15. (W. 5.) *Mya arenaria*, Schalenquerschliff senkrecht gegen die Anwachsstreifen nahe am Schalenrande an der Stelle, wo sich die innere Schicht (*i*) gegen die äußere (*a*) auskeilt.

Fig. 16. (W. 5.) *Mya arenaria*, innere Schalensubstanz aus der Nähe des Schalenschlosses von der Fläche gesehen (nach einem Schalenbruchstück).

Fig. 17 *A* und *B*. (W. 5.) *Mya arenaria*, innere Schalensubstanz parallel der Oberfläche geschliffen, aus der Nähe des Schalenschlosses. Beide Ansichten finden sich dicht neben einander auf ein und demselben Schliff.

Fig. 18. (W. 7.) *Cyprina islandica*, Querschliff senkrecht gegen die Anwachsstreifen durch eine an Kanälen reiche Schicht in der unmittelbaren Nähe des Schlossbandes.

Fig. 19. (W. 3.) *Cyprina islandica*, Querschliff der Schale senkrecht gegen die Anwachsstreifen.

p, Periostracum; *a*, äußere, *i*, innere Schalensubstanz.

Fig. 20. (W. 3.) *Mya arenaria*, Querschnitt durch den ventralen Mantelrand.

m, mediane Verwachsungslinie der beiderseitigen Mantellappen; *b*, Stelle, an welcher die Cuticularschicht mit dem Epithel von dem darunter liegenden Gewebe abgehoben ist; *a*, eigentliches Periostracum, welches sich von den Cuticularmassen des Mantelrandes abzweigt und nach dem Schalenrande hinzieht.

Fig. 24. (W. 3.) *Cyprina islandica*, Querschnitt durch den Mantelrand mit den jüngsten Theilen des Periostracums.

a, Epithellage, welche die erste Anlage des Periostracums bildet; *b*, »lange« Zellen; *p*, Periostracum mit beginnender Faltenbildung.

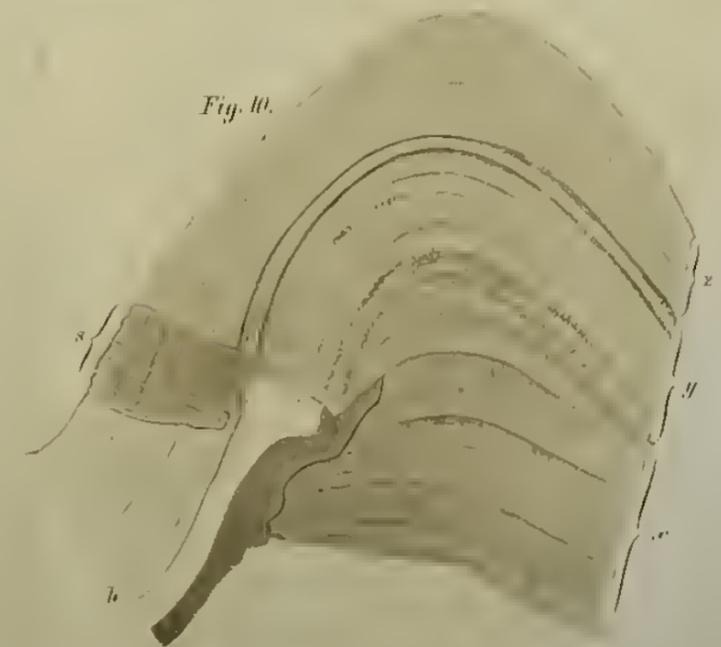
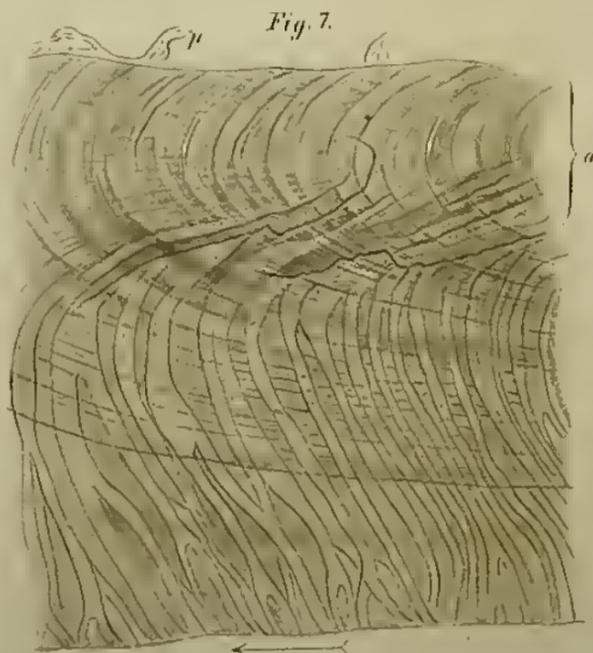
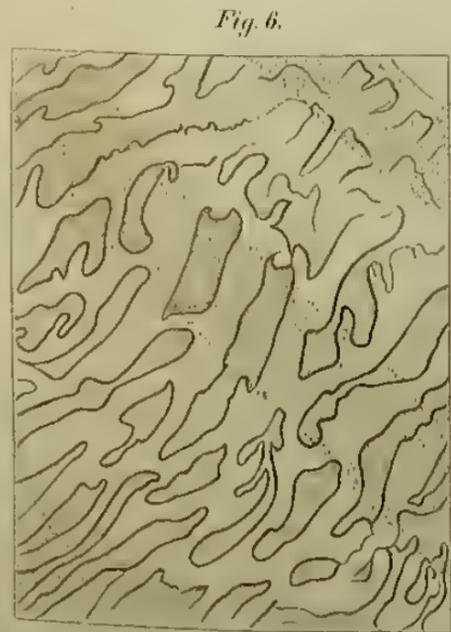
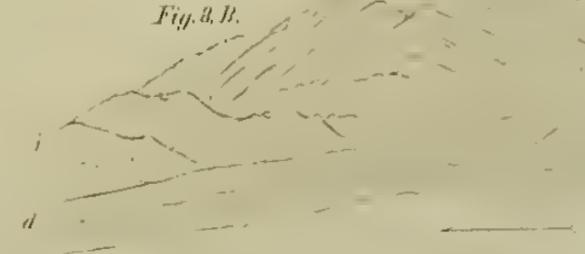
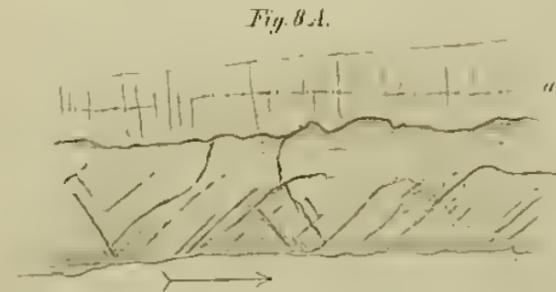
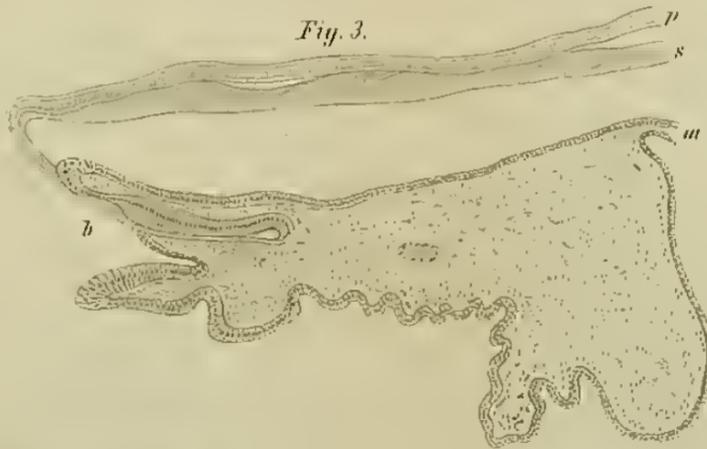
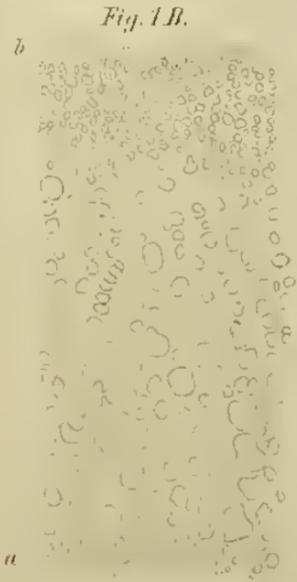
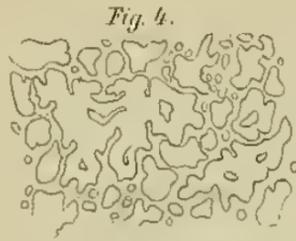
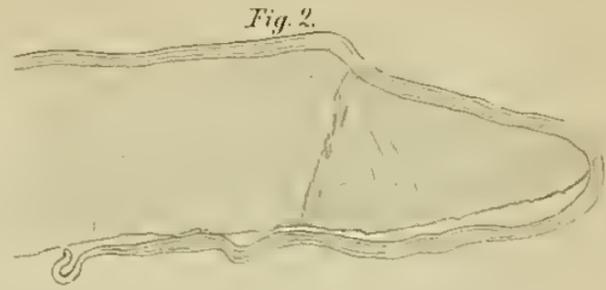
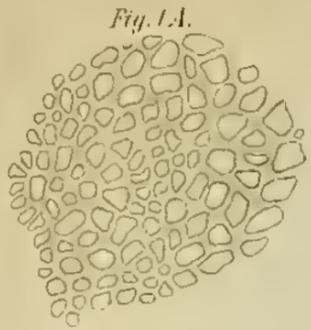


Fig. 11.

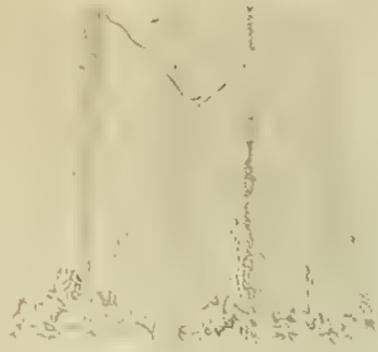


Fig. 17. B



Fig. 17. A



Fig. 20.



Fig. 12.

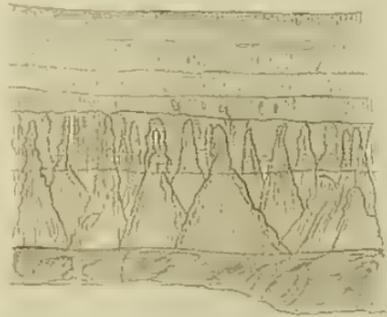


Fig. 13.



Fig. 15.



Fig. 18.



Fig. 14.

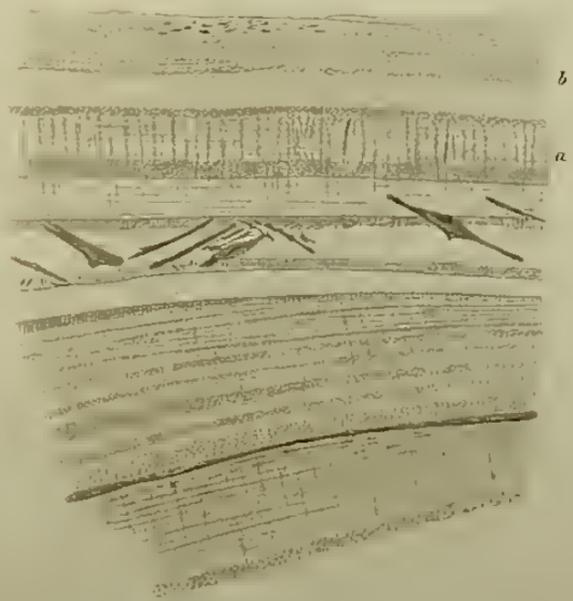


Fig. 16.

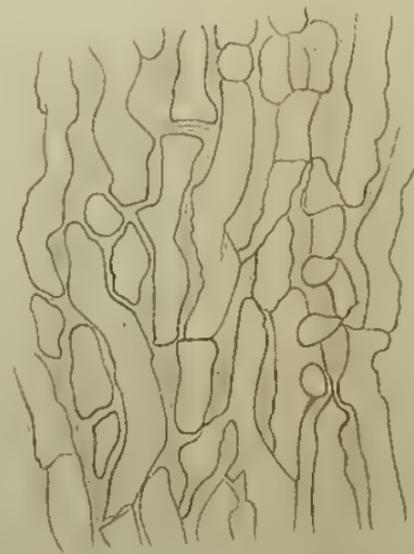


Fig. 19.

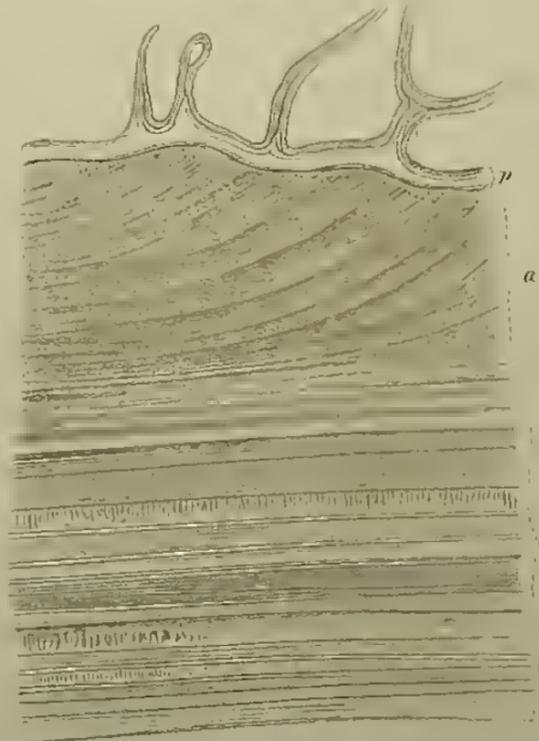
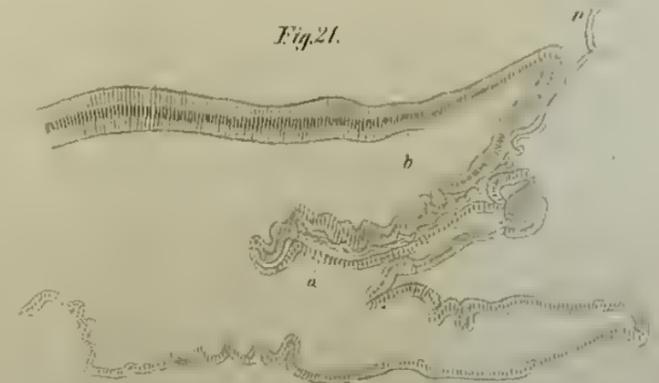


Fig. 21.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Ehrenbaum Ernst

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. 1-47](#)