© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beiträge zur Kenntnis der Mollusken.

II. Über die Molluskenschale.

Von

Johannes Thiele

(Dresden).

Mit Tafel XI und 1 Holzschnitt.

Wenn auch Einzelheiten über Strukturen von Molluskenschalen schon des öftern beschrieben sind, so giebt es doch eine Anzahl von auf die Schale bezüglichen Fragen, die zum Theil ungenügend erörtert, zum Theil noch gar nicht berührt worden sind. So ist erst in den letzten Jahren die nähere Beziehung der Schale zum Mantel in den Kreis der Betrachtungen gezogen, obgleich noch in wenig befriedigender Art, so ist die Frage noch kaum aufgeworfen, wie es zugeht, dass sich Muskeln an die als Cuticularbildung angesehene Schale wie an ein inneres Skelett anheften, und welche morphologische und phyletische Bedeutung der innere Schalentheil hat, der sich gewöhnlich vom äußeren Theile durch die Struktur wesentlich unterscheidet. Auch die märchenhafte Beschreibung von Tenison-Woods[1], der Tausende von Augen, sowie Nerven und Ganglien in zahlreichen Schalen gefunden zu haben behauptet, musste einmal kritisch beleuchtet werden. Sodann ist kürzlich eine interessante Arbeit von Blumrich[2] erschienen, in welcher einige wichtige Angaben über die Bildung der Schale bei Chitonen gemacht sind. Es wird hier auch die alte Ansicht erwähnt, nach welcher die Schale der eigentlichen Mollusken nur dem Articulamentum entsprechen soll, eine Ansicht, welche auch Paul Fischer in seinem Manuel de Conchyliologie (p. 876) ausspricht: »je pense que la zone et le tegmentum peuvent être considérés comme un tégument et assimilés en conséquence au notaeum des Doris, Pleurobranchus; et que la vraie coquille

[1] On the anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia. Proc. R. Soc. New South Wales. XXII.

[2] Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. LII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

est limitée à l'articulamentum«. Dadurch angeregt will ich nicht zögern, meine Ansichten über die Schale, die sich auf die Untersuchung zahlreicher Dünnschliffe und Schnitte durch Thiere mit entkalkter Schale stützen, darzulegen.

Bei Chitonen bestehen die acht Theilstücke der Schale bekanntlich aus dem äußeren von »Ästheten« durchzogenen »Tegmentum« und einer inneren Schicht, dem »Articulamentum«. In Fischer's Manuel Fig. 620 ist ein Dünnschliff eines solchen Schalenstückes von einem ungenannten Chiton abgebildet, worin für die Ästheten sehr große Löcher in dem starken Tegmentum vorhanden sind, während das Articulamentum als einfache ziemlich schwache Lage dargestellt ist; zu äußerst ist eine feine Riefelung bemerkbar, vielleicht einem Periostracum zugehörig.

Die von Blumrich über die Entstehung und Bedeutung des Tegmentums gemachten Äußerungen stimmen durchaus mit meinen Befunden überein. Ich habe mehrere Querschnitte durch den Schalenrand von Chitonen abgebildet. Fig. 1 zeigt sehr gut den kontinuirlichen Übergang der Cuticularschicht des Körperrandes in das Tegmentum, das deutlich vom Articulamentum zu unterscheiden ist, bei Chiton rubicundus. Ein solcher Übergang ist indessen nicht überall vorhanden, so zeigt Fig. 3 das Tegmentum von Chiton cajetanus völlig durch die Mantelkante — eine von Blumrich angewendete Bezeichnung, die ich übernehme — von der Randcuticula geschieden. Aus dieser Figur ersieht man die Bildungsart des Tegmentums, dass dieses durch das Epithel der Mantelkante erzeugt wird und dass es sich nur flächenhaft vergrößern kann. Dem Verlaufe des secernirenden Epithels entsprechen die Anwachsflächen, welche also seitlich ansteigen bis zur Oberfläche des Tegmentums. Ferner zeigt Fig. 2, dass bei Chiton rubicundus das Tegmentum, welches von der Innenseite der Mantelkante gebildet wird, von einer Schicht bedeckt ist, die von der Außenseite dieser Kante entspringt; diese Schicht ist zweifellos als Periostracum aufzufassen.

Unter dem Tegmentum liegt das Articulamentum, welches bei manchen sekundär modificirten Formen, wie bei Acanthochiton in der Fläche das Tegmentum weit überragen kann, ursprünglich aber jedenfalls etwa die gleiche Ausdehnung gehabt haben dürfte wie das letztere. Am Rande werden beide Schichten durch den »gesimsartigen Vorsprung« getrennt.

Das mit dem Articulamentum in Berührung stehende Epithel scheint mir von Blumrich nicht richtig oder doch nicht vollständig beschrieben zu sein. Überall da nämlich, wo sich an das Articulamentum Muskeln anheften, und das ist sicher am größten Theile der Fall, zeigt dieses Epithel eine sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, die,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so viel mir bekannt, bisher noch nicht beschrieben ist. Der protoplasmatische Theil der Zelle hat einen seiner Substanz nach den Muskelfasern ähnlichen Cylinder erzeugt, der wegen seiner Aufgabe, die Muskeln am Articulamentum anzuheften, physiologisch den Sehnen der Wirbelthiere zu vergleichen ist. Der protoplasmatische Bestandtheil ist auf einen schmalen Ring reducirt, welcher den meist querverlängerten Kern enthält. Durch gegenseitigen Druck haben die sehnigen Cylinder meist die Form von polygonalen Prismen angenommen. Auf einem Flächenschnitt sieht dieses Epithel demnach so aus, wie ich es in Fig. 4 gezeichnet habe. Das zum großen Theil in dieser Weise modificirte Epithel — Haftepithel will ich es nennen — stellt die Matrix des Articulamentums dar.

Um über die Verhältnisse der Schalenschichten sich Klarheit zu verschaffen, ist es auch nöthig, Dünnschliffe zu studiren; ich habe in Fig. 5 einen ganzen Medianschliff durch das hinterste Schalenstück von Chiton siculus abgebildet und in Fig. 6 einen Theil eines solchen durch ein mittleres Stück, der parallel zum und in einiger Entfernung vom Seitenrande gemacht war. An diesen Figuren sieht man, dass das Articulamentum nicht eine einfache Schicht ist, sondern dass es vielmehr aus zwei völlig verschiedenen Schichten besteht, einer oberen, die ähnlich dem Tegmentum nur an der Peripherie anwächst und die in den ältesten Theilen am schwächsten, in den jüngsten am stärksten ist, und einer unteren, die im Gegentheil hauptsächlich Dickenwachsthum zeigt und unter dem ältesten Theile, der beim hintersten Schalenstücke in der Mitte liegt, am stärksten ist; die Anwachsstreifen gehen bei der einen Schicht von der Unterseite in gebogenen Linien etwas divergirend nach der Oberseite, bei der anderen in parallelen Flächen, von denen die untersten, größten nur am Rande die Oberseite und die darüber liegende Schicht berühren. Aus später zu erörternden Gründen will ich für die mittelste der drei Schalenlagen die Bezeichnung Articulamentum beibehalten, der untersten dagegen den Namen Hypostracum geben. Dieses bedeckt jenes von unten her bis auf einen schmalen Rand, und von den Einschnitten im Rande des Articulamentums nach dem Wirbel hin verlaufen Reihen von Durchbohrungen des Hypostracums, wie sie auch in Fig. 5 sichtbar sind.

Zu Fig. 5 sei noch bemerkt, dass in dem Theile hinter dem Wirbel (links in der Figur) die Ästheten vom Rande her, also von der Mantelkante in das Tegmentum hineinwachsen, daher nehme ich an, dass die Durchbohrungen der unteren Schichten nur die Bedeutung haben, zur Ernährung dieser äußeren ästhetenführenden Lage zu dienen, die sonst in der ganzen Fläche vom Weichkörper völlig abgeschlossen wäre.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Articulamentum zeigt im unteren Theile eine eigenthümlich modificirte Schicht, die im Schliffe wie eine Reihe sich theilweise deckender polsterförmiger Plättchen aussieht, in denen man eine senkrechte Strichelung wahrnimmt (diese Schicht ist in der rechten Hälfte nicht gezeichnet, weil der Schliff hier stellenweise ausgebrochen war). Das Hypostracum ist in der linken (hinteren) Hälfte braun gefärbt.

Der andere Schliff, von dem ein Theil in Fig. 6 dargestellt ist, zeigt einige bemerkenswerthe Strukturverhältnisse. Zunächst hebe ich hervor, dass das Tegmentum aus zwei verschiedenen Lagen besteht, von denen die äußere keine ausgesprochene Struktureigenthümlichkeit, hauptsächlich aber Pigmenteinlagerungen und zahlreiche Durchbohrungen von den Ästheten zeigt; ein Periostracum ist am Schliffe nicht wahrnehmbar, aber wohl vorhanden gewesen. Die innere schwächere Lage des Tegmentums, von den proximalen Enden der Ästheten durchzogen, weist eine Faserung in zwei sich kreuzenden Richtungen auf, was als der Ausdruck einer bei Mollusken häufigen Schalenstruktur anzusehen sein dürfte, die ich später wiederholt zu erwähnen haben werde; ein Dünnschliff senkrecht zum Seitenrande zeigt hier eine ziemlich feine Streifung, die Streifen schwach S-förmig gebogen stehen etwa senkrecht zur Fläche des Tegmentums.

Die folgende Schicht, das Articulamentum, hat in der Umgebung des Kanals, in dem die Verbindungsstränge der Ästheten mit dem Weichkörper verlaufen, einen merkwürdigen Bau, eine Zusammensetzung aus langovalen Körpern, welche durch koncentrisch-strahligen Bau sehr an Calcosphäriten erinnern und, wie ich annehme, thatsächlich als solche angesehen werden können, die natürlich durch gegenseitigen Druck eine Veränderung ihrer ursprünglich runden Form erlitten haben; das Centrum eines jeden ist von gelblicher Färbung. Im vorderen Theile ist das Articulamentum bedeutend schwächer und hat hier nicht eine solche Zusammensetzung aus Calcosphäriten-ähnlichen Körpern. Eine doppelte Faserung nehme ich hier, wie auch im Hypostracum wahr, wenngleich nicht so deutlich wie im Tegmentum. Ganz zu unterst scheint eine Schicht senkrechter Stäbchen, wie sie bei Mollusken häufig die Muskelansätze überzieht, vorhanden zu sein; leider ist der Schliff hier defekt, so dass ich diese Stäbchenschicht nicht mit Sicherheit erkennen kann.

Die Schale von Chitonen besteht also von außen nach innen aus folgenden Schichten:

1) dem Periostracum, das von der Außenseite der Mantelkante erzeugt wird,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2) dem Tegmentum, von der Innenseite der Mantelkante entspringend,

3) dem Articulamentum s. s., das am Rande unter dem »gesimsartigen Vorsprunge« gebildet wird, mit Muskelansätzen am Rande und an der das Tegmentum überragenden Oberseite,

4) dem Hypostracum, vornehmlich mit Dickenwachsthum und mit Muskelansätzen an der Unterfläche.

Wenn man diese Bestandtheile mit denen der eigentlichen Molluskenschalen vergleichen will, so muss man vor Allem die Beziehungen zum Mantel im Auge behalten. Ich will zunächst die Schale und den Mantel der Lamellibranchiaten betrachten und hauptsächlich die Verhältnisse, die ich bei Arca noae beobachtet habe, dem Vergleiche zu Grunde legen.

Der Mantelrand der Arcaceen ist zwar in letzter Zeit wiederholt, namentlich von Rawitz [1], beschrieben worden, aber ohne dass die uns interessirende Frage nach der Beziehung zur Schale näher berücksichtigt worden wäre; auch sind die Abbildungen für diesen Punkt nicht genau genug, daher habe ich in Fig. 7 einen Querschnitt durch den Mantelrand von Arca noae abgebildet.

Man erkennt hier drei Falten, wie schon die früheren Untersucher angegeben haben. Die innerste liegt frei, ohne vom Periostracum bedeckt zu sein, welches von einem hohen Epithel zwischen der innersten und mittelsten Falte entspringt. Es scheinen zwei gegenüberliegende Stellen am Grunde dieser Falten dem Periostracum seine erste Entstehung zu geben, hauptsächlich ein Streifen der Mittelfalte, wo man unmittelbar über den Zellen manchmal eine cilienähnliche Streifung wahrnimmt, die weiterhin in das Periostracum ausläuft; gegenüber liegen in den Schnitten einige durch besondere Höhe ausgezeichnete Zellen, die auch bei der Bildung dieser äußersten Schalenschicht eine Rolle spielen dürften.

Am Grunde der innersten Falte liegt ein Haufe subepithelialer Drüsenzellen, deren Ausmündung bei *e* (Fig. 7) an dem Periostracum liegt. Diese Drüse, die sich auch bei Arca barbata findet und die bei Pectunculus glycimeris sehr stark entwickelt ist, hat Rawitz bei Arca-Arten nicht beschrieben; ich will sie als Drüse des Periostracums bezeichnen. Es soll damit nicht gesagt sein, dass das Periostracum von dieser Drüse seinen Ursprung nimmt, aber wohl ist anzunehmen, dass diese bei der Weiterbildung und Verstärkung des Schalenüberzuges eine Rolle spielt. Auf eine nähere Beschreibung der Drüse will ich

[1] Der Mantelrand der Acephalen. Jen. Zeitschr. Bd. XXIV. 1890.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht eingehen, da ich eine weitere Mittheilung über Hautdrüsen zu bringen beabsichtige.

Rawitz scheint über die Bildung des Periostracums eine ziemlich eigenartige Vorstellung zu haben, wie aus seiner Äußerung (l. c., p. 562): die Epicuticula »ist kein Drüsensekret, sondern offenbar ein durch Umwandlung von Epithelzellen in hornige Substanz geliefertes Produkt« hervorgeht.

Die mittelste Falte trägt die wiederholt beschriebenen Augen (*oc*). Das Epithel an der Außenseite, welche bei den konservirten Thieren in Folge von Kontraktion der Muskulatur des Mantelrandes in zahlreiche Falten gelegt ist, zeigt drei verschiedene Formen: am Rande der Falte ist es von mittlerer Höhe und pigmentirt, sodann folgt ein Streifen eines hohen unpigmentirten Epithels und proximal, nach der äußeren Falte hin wird es allmählich niedriger und enthält etwas gelbbraunes Pigment. Das hohe Epithel hat Rawitz eigenthümlicherweise für Sinnesepithel angesehen, obwohl er keine Nerven dazu verfolgt hat; dagegen spricht auch die Lage unter der Schale und die Zusammensetzung aus einer einzigen Zellart. Unter dem Epithel proximalwärts von diesem hohen liegen subepitheliale Drüsenzellen in erheblicher Menge von derselben Beschaffenheit wie die Drüse des Periostracums, weiter distal nur zerstreute Drüsenzellen; in anderen Fällen sind diese über die ganze Außenseite der Falte ziemlich gleichmäßig vertheilt.

Dieses Epithel ist es, welches dem Schalenrande gegenüberliegt und welches das Flächenwachsthum der Schale zu Stande bringt. Die Mittelfalte von Arca entspricht vollkommen der Mantelkante von Chiton, abgesehen davon, dass bei Arca wie bei allen echten Mollusken die epithelialen Fortsätze in der Schale, die Ästheten, fehlen; in beiden Fällen entspringt von der seitlichen Fläche der Falte, welche von der Schale abgewendet ist, das Periostracum, von der entgegengesetzten die äußere Schicht der Kalkschale. Diese zeigt bei Arca jene eigenthümliche Struktur, — ich will sie als Bandstruktur bezeichnen — welche in einer gekreuzten Anordnung der Kalknadeln in regelmäßigen auf einander folgenden gleich starken Schichten ihren Grund hat; diese Schichten, die man schon an der freien Fläche des Schalenrandes, auf der sie senkrecht stehen, mit bloßem Auge als feine Bänder sehen kann, erscheinen in Querschliffen der Schale (Fig. 8) als abwechselnd helle und dunkle Lagen, die bogenförmig nach oben und außen verlaufen, während in Schliffen, welche den Bändern und dem Rande parallel sind, die zwei sich kreuzenden Fasersysteme hervortreten, wie ich sie auch an der inneren Schicht des Tegmentums von Chiton siculus beschrieben habe. Der äußerste Theil der Schale von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Arca wird von dieser Bandstruktur nicht erreicht, in ihm finden sich nur den Anwachsstreifen parallel verlaufende pigmentirte Streifen; auch die äußere Schicht des Tegmentums von Chiton zeigt ähnliche Pigmenteinlagerungen.

Von der Oberfläche der Schale erheben sich bei Arcaceen verschieden gestaltete Fasern von Conchyolinsubstanz, welche ich nicht dem Periostracum, sondern der Kalkschale selbst zurechne, indem ich sie als die nicht verkalkten Ausläufer einzelner Schichten derselben ansehe, in deren periphere Spalten sie mehr oder weniger weit hinabreichen.

Die äußerste Falte des Mantelrandes erhebt sich zu sehr verschiedener Ausdehnung, je nachdem die Muskulatur des Mantelrandes sich mehr oder weniger kontrahirt hat; dabei ist zu betonen, dass die Ansätze dieser Muskeln von der Spitze dieser Falte an sich finden, so dass die letztere an der Schale befestigt ist, während es die Mittelfalte, die doch auch mit der Schale in Berührung steht, nicht ist. Die Außenfalte tritt oft, z. B. bei Pectunculus, wenig hervor und ist von Rawitz sogar ganz übersehen worden.

Das Epithel, welches die Innenseite dieser Falte bekleidet, unterscheidet sicht nicht wesentlich von dem am proximalen Theile der Mittelfalte, und wenn man berücksichtigt, dass bei Ausdehnung der Muskeln des Mantelrandes die Außenfläche der Mittelfalte sich jedenfalls dem Schalenrande glatt anlegt, so wird in diesem Zustande die Innenseite der Außenfalte vermuthlich ganz in die Außenseite der Mittelfalte übergehen.

An der Kante der Außenfalte endet das Epithel ganz scharf; es sieht stellenweise, wo Muskelansätze bis an diese Kante heranreichen, so aus, als ob an der Außenseite überhaupt ein Epithel fehlt. Ich habe gelegentlich das Epithel des Mantelrandes sich an dieser Stelle in eine Spitze verlieren gesehen (Fig. 11), in anderen Fällen mindestens ganz scharf bis zur Kante abgegrenzt (Fig. 12), so dass man in der That vollkommen den Eindruck erhält, dass es hier überhaupt aufhört.

Das ist nun allerdings nicht so zu verstehen, als wäre die Außenseite der Mantelfläche mit ihren Muskelansätzen nackt, ohne von einem Epithel bekleidet zu sein, aber dieses Epithel ist völlig von dem des Mantelrandes verschieden. Bei Arca ist dieses Epithel der Mantelfläche von Rawitz zwar beschrieben, aber in so eigenthümlicher Weise, dass man es kaum, jedenfalls nicht richtig verstehen kann. Es soll aus einer Zellart bestehen, »jede einzelne Zelle stellt eine Drüse dar, anders geartete Gebilde kommen hier nicht vor. — Zwischen diesen Strängen (d. h. Zellen) findet man häufig — spindelige oder rundliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kleine Körper von kernähnlichem Habitus, die in einer sehr schmalen, von einer Membran umschlossenen Zelle liegen (also haben diese Zellen keine »eigentlichen« Kerne?). Die eigentlichen Kerne jener breiten, mit dem klebrigen Inhalte erfüllten Stränge liegen tief in der Basis dicht an der Grenzmembran. Jeder solcher Strang ist also eine Zelle, und zwar eine Drüsenzelle«.

In der That ist dieses Epithel ein typisches Drüsenepithel, wie es bei Mollusken häufig vorkommt, aus Stützzellen mit distalen spindeligen Kernen und Drüsenzellen mit rundlichen basalen Kernen zusammengesetzt (Fig. 10). Bei manchen Arten (Arca barbata) kann dasselbe eine sehr bedeutende Höhe erreichen, dann sind die Zellen schmal und nicht so leicht zu erkennen, bei Arca noae ist es aber weit weniger hoch.

An den Stellen nun, wo sich stärkere Muskeln an die Schale heften, geht dieses Drüsenepithel kontinuirlich in ein Haftepithel über, das ganz dieselben Charaktere zeigt, welche ich bei Chiton beschrieben habe: sehnige prismatische Körper mit dazwischen gelegenen Kernen. Solche Ansatzzellen finden sich aber nicht allein über den stärkeren Muskeln, sondern ich habe sie bei Arca noae über die ganze Schalenfläche zerstreut gefunden, bald einzeln, bald zu mehreren bei einander (Fig. 9), so dass hier also die ganze Mantelfläche an sehr zahlreichen Punkten der Schale angeheftet ist. Es erscheint mir höchst wahrscheinlich, dass diese Ansatzzellen aus den Stützzellen des Mantelepithels hervorgegangen sind.

Von größter Bedeutung ist die Thatsache, dass von der Kante der Außenfalte an eine innere Schalenschicht (Fig. 8 *hp*) beginnt, die von dem soeben beschriebenen Epithel der Mantelfläche erzeugt und dem von der Außenfläche der Mittelfalte producirten Theile der Schale aufgelagert wird. Ich will fortan diesen letzteren Theil als Ostracum, den inneren als Hypostracum bezeichnen. Muskelansätze finden sich nur am Hypostracum, nie am Ostracum.

Man kann bei Arca sehr leicht die beiden Schalenschichten unterscheiden, einmal an der Bandstructur des Ostracums, sodann — und das ist auch auf andere Fälle anwendbar — an der Richtung der Anwachslinien: während die des Ostracums divergirend schräg zur Oberfläche emporsteigen, setzen sich die des Hypostracums nie bis zur Oberfläche der Schale fort und sie verlaufen einander parallel, die unteren, jüngeren überragen die älteren am Rande und berühren hier die Innenfläche des Ostracums, an der sie endigen. Das Ostracum ist am Rande am stärksten, das Hypostracum an den Wirbeln.

Vergleicht man nun die Schale der Arca mit der von Chiton, so wird man vielleicht ohne Berücksichtigung der Verhältnisse des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mantels zunächst geneigt sein, das Ostracum mit dem Articulamentum zu homologisiren, indessen halte ich es für zweifellos, dass nicht das Articulamentum, sondern vielmehr das Tegmentum dem Ostracum in jeder Hinsicht entspricht. Beide werden am Rande von einer Mantelfalte erzeugt, die an der entgegengesetzten Seite das Periostracum bildet; beide haben sogar bei den hier genannten Thieren einen ganz ähnlichen Bau, zu innerst Bandstructur, zu äußerst Pigmenteinlagerungen. Das Hypostracum von Arca ist vollkommen dem Hypostracum von Chiton äquivalent, die Art des Wachsthums, ihr Gegensatz zur äußeren Schicht in der Stärke der älteren und jüngeren Theile ist in beiden Fällen vollkommen derselbe. Es muss daher angenommen werden, dass das Tegmentum der Chitonen ein Ostracum ist, dass die mittelste Schicht, das Articulamentum, bei Lamellibranchiern kein Äquivalent hat, und dass die unterste Schicht dem Hypostracum von Arca entspricht. Am Tegmentum von Chitonen inseriren niemals Muskelfasern, eben so wie am Ostracum von Arca und anderen Mollusken. Ein Unterschied ist nur der, dass bei Chitonen die Ästheten eine Befestigung der Mantelkante an dem Tegmentum bewirken, während bei Arca und bei allen eigentlichen Mollusken, denen die Ästheten durchaus fehlen, die das Ostracum erzeugende Falte retraktil und nicht am Ostracum befestigt ist. Bezüglich des Mantelrandes sei nochmals betont, dass die soeben bezeichnete Falte, die Erzeugerin des Ostracums, vollkommen der Mantelkante der Chitonen, die äußerste Falte, die ich als Hypostracumfalte unterscheiden will, dem gesimsartigen Vorsprunge entspricht, wobei nur zu bemerken ist, dass diese Falte bei Arca in Folge des Fehlens des Articulamentums nicht nach der Mitte hin, sondern nach der Seite gewendet ist.

Bei manchen anderen Lamellibranchiern zeigen die beiden Schalenschichten eine wesentlich verschiedene Ausbildung von der, die ich bei Arca beschrieben habe, und es mag nicht immer ohne Weiteres klar sein, was als Ostracum und was als Hypostracum angesehen werden muss. Namentlich sind es die oft vorhandenen Perlmutterschichten, die ich hier kurz betrachten will.

Bei Nucula sind Mantelrand und Schale nicht unwesentlich von denselben der Arciden verschieden; Fig. 13 zeigt den Mantelrand im Querschnitt mit den Resten der entkalkten Schale, das Hypostracumfältchen (*hp*) ist ziemlich weit vom freien Rande entfernt, so dass das Ostracum mit einer relativ breiten Zone das Hypostracum überragt. Die Fältchen, in welche der Rand ausläuft, und den Ursprung des Periostracums zeigt die Figur; es geht daraus hervor, dass bei Arca

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Mantelrand erheblich einfacher gestaltet ist. Eine detaillirte Beschreibung des Epithels kann ich wegen etwas mangelhafter Konservirung nicht geben; auch Rawitz hat keine genaueren Angaben darüber gemacht. Das Ostracum besteht aus einer inneren Schicht von Perlmuttersubstanz und einer äußeren pigmentirten, das Hypostracum ist von mittlerer Stärke.

Bei Aviculiden, unter denen die Schale von Meleagrina margaritifera durch v. Nathusius-Königsborn[1] recht gut beschrieben ist, zeigt das Ostracum bekanntlich jenen prismatischen Bau, der an die Schmelzschicht der Zähne von Vertebraten erinnert, während das Hypostracum exquisite Perlmutterstruktur aufweist. Die ganze Perlmuttermasse dürfte als Hypostracum anzusehen sein. Die beiden Schichten sind scharf von einander getrennt, nie sind Theile der einen in die andere eingesprengt (Fig. 14). Die Muskelnarben sind von einer Stäbchenschicht bekleidet, die nach den Umbonen hin von Perlmuttersubstanz überdeckt wird. Die äußerste Lage des Ostracums (*pi*) ist durch braune Färbung unterschieden und durch eine bestimmte Grenzlinie abgesetzt. Die Fortsätze der Oberfläche, welche nach ihrer Form Ähnlichkeit mit denen von Arca zeigen, sind hier sehr deutlich als Theile des Ostracums zu erkennen, weil sie dessen prismatischen Bau zeigen. Auf eine detaillirte Beschreibung von Einzelheiten des Baues einzugehen, ist nicht Sache dieser Abhandlung.

Bei Arca und Nucula fanden wir schon eine Zusammensetzung des Ostracums aus zwei verschiedenen Schichten. Ein ähnliches Verhalten findet sich oft wieder, jedoch kann die Struktur dieser Schichten sehr verschiedenartig sein, die äußere ist meist reich an Pigmenteinlagerungen. In der Familie der Mytilaceen zeigt die Schale sehr verschiedenen Bau, nur ein starkes Periostracum dürfte allgemein vorkommen. Bei Lithodomus dactylus ist das Ostracum zum größten Theile aus Perlmuttersubstanz (Fig. 15 *os*) gebildet, ähnlich wie bei Nucula. Dass man es nicht mit dem Hypostracum zu thun hat, geht daraus hervor, dass diese Schicht bis zum Schalenrande reicht und dass die Anwachslinien divergirend bis zum Periostracum aufsteigen, indem sie die äußerste Schalenschicht durchsetzen. Diese (*pi*) zeigt ein durch Pigmentirung wolkiges Aussehen, sie ist von den darunter liegenden Theilen durch eine ganz unregelmäßige Linie abgegrenzt. Hinter der Mantellinie nimmt man ein Hypostracum wahr, vom Ostracum scharf getrennt (Fig. 15 *a*); seine Struktur ist ähnlich der Stäbchenschicht, die bei Avicula die Muskelansätze überzieht; während aber bei letzterer diese

[1] Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, namentlich Crustaceenpanzer, Molluskenschalen und Eihüllen. Berlin 1877.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schicht nach dem Rücken hin von Perlmutterschichten bedeckt wird, ist das bei Lithodomus nicht der Fall, hier wird dieselbe einfach nach den Umbonen hin stärker.

Ähnlich verhält sich auch die Schale der Unioniden, welche trotz zahlreicher Untersuchungen bisher noch nicht richtig verstanden sein dürfte. Das sehr stark entwickelte Ostracum von Unio besteht aus zwei ganz verschiedenen Schichten, deren untere wie bei Lithodomus Perlmutterstruktur zeigt. Auch hier kann man die einzelnen Lagen durch die äußere Schicht hindurch bis zum Periostracum verfolgen, wie Fig. 16 zeigt. Bekanntlich hat diese äußere Schalenschicht (*pr*) prismatischen Bau, der an jenen erinnert, welchen wir schon bei Aviculiden fanden. Betrachtet man aber die Fig. 14 und 16 neben einander, so fällt zunächst auf, dass in dem einen Falle die Prismenschicht ganz scharf von der Perlmutterschicht geschieden ist, während im anderen überhaupt kaum eine Grenze zwischen beiden wahrnehmbar ist, sodann sind dort die Anwachslinien nicht wie hier von einer Schicht in die andere zu verfolgen[1]. Auch hier scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass ein Theil des sog. Periostracums (*po*) eigentlich nicht diesem, sondern dem Ostracum nach seiner Bildungsweise zugehört. Das Hypostracum ist ungemein schwach entwickelt, über dem Ansatze eines Adductors besteht es nur aus einer dünnen Stäbchenschicht (Fig. 16 *a*).

Von Gastropoden sei zuerst die Schale der Patelliden mit derjenigen der Chitonen verglichen, nicht weil ich etwa annehme, dass diese beiden Gruppen am nächsten mit einander verwandt sind, sondern weil die Verhältnisse bei Patellen am einfachsten liegen und am leichtesten verständlich sind. Schliffe durch die Schale zeigen wieder eine Zusammensetzung aus zwei Schichten, vom Periostracum abgesehen, von denen die äußere in der Mitte, wo sich der älteste Theil der Schale befindet, am dünnsten ist, während die innere an dieser Stelle bedeutende Stärke hat. Die Struktur der äußeren Schicht ist bei Patella coerulea ähnlich wie die des Ostracums von Arca; an der inneren Fläche treten Bänder, aus alternirend schräg stehenden Nadeln zusammengesetzt, zu Tage, die man schon mit unbewaffnetem Auge deutlich sehen kann, da sie ziemlich stark sind. Diese Bänder lassen die

[1] Wahrscheinlich sind die Perlenbildungen von Meleagrina und Margaritana in so fern verschieden, als sie bei der ersteren zum Hypostracum, bei der letzteren zum Ostracum gehören; leider kann ich eine Meleagrina mit deutlichen Perlen nicht erhalten, jedenfalls zeigen die zahlreichen Elsterperlmuscheln im Dresdener Museum die Perlen immer von der ostracalen Perlmuttersubstanz gebildet und meist ganz außerhalb der Schalenlinie gelegen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

äußerste Schalenlage unter dem Periostracum frei (Fig. 17), welche die Pigmente enthält, mit denen die Oberfläche der Schale gefärbt ist. Die innere Schicht lässt einen breiten Rand frei, sie zeigt dieselbe Art von Wachsthum wie das Hypostracum von Chitonen, namentlich das des hintersten Schalentheiles, das ja auch in der Mitte am stärksten ist.

Schnitte durch den Weichkörper von Docoglossen zeigen einen Mantelrand, der im Wesentlichen dem von Arca entspricht. Ich habe in Fig. 18 denselben von einer Collisella (Acmaea) dargestellt, wie er in Längsschnitten durch das Thier erscheint. Vorn, wo sich der Mantel über die Kiemenhöhle und den Kopf hinüberzieht, hat er bedeutende Breite, doch bezieht sich das nicht auf den Rand, welcher hier so breit ist wie hinten. An den Seiten reicht der Mantelrand bis zum Ansatze der »Schalenmuskeln«, mit dessen Fasern sich die des Mantels kreuzen; die ganzen Mantelfalten sind hier kontraktil, an der Schale nicht befestigt. Am Rande der Retraktoren nimmt man ein kleines Fältchen wahr, welches der Hypostracumfalte von Arca entspricht. Es ist hier also nur vorn über der Kiemenhöhle ein Scheibentheil des Mantels vorhanden, ein solcher, der der Schale angeheftet und der bei der Erzeugung des Hypostracums betheiligt ist. Der große Scheibentheil bei Lamellibranchiaten, der seitlich von den Fußretraktoren entwickelt ist, fehlt hier vollständig, die ganze ringförmige Mantelfalte entspricht dem Mantelrande von Arca.

Das Epithel, welches die äußere Fläche der Falte bekleidet, ist von mittlerer Höhe, nach dem Hypostracumfältchen hin, an dem es aufhört, wird es allmählich etwas flacher; die Zellkerne sind spindelig. Drüsenzellen habe ich darunter nicht wahrgenommen. Dicht am Rande befindet sich ein Einschnitt, welcher das Fältchen *f* vom Rande trennt. Unter diesem Einschnitt sehe ich eine zellige Masse, kann aber die Natur dieser Zellen nicht klarstellen, vielleicht sind sie drüsiger Art. Am Rande münden große subepitheliale Drüsenzellen (*dr*) aus, welche in die Reihe der Klebdrüsen gehören. Die untere Mantelfläche wird von einem pigmentirten Epithel bekleidet, in welches einige schmale Drüsenzellen (dr_1) münden. Die Falten, und namentlich der vordere Scheibentheil des Mantels, sind sehr reich an Blutlakunen. Die Muskelansätze sind von dem gewöhnlichen Haftepithel überzogen, das zwischen den Ansätzen in ein ziemlich flaches Epithel übergeht, in welchem drüsige Elemente fehlen.

Vergleicht man nun Schale und Mantel von Patelliden und Chitonen, so sieht man in beiden Gruppen das Ostracum in ähnlicher Art von einer Hautfalte gebildet, mit derselben durch Muskelfasern in keinem Zusammenhange stehend; die Struktur dieser äußeren Schalen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schicht, die außen von einem Periostracum überzogen wird, ist in beiden Fällen ähnlich, innen gebändert, außen pigmentirt. Die ältesten und schwächsten Theile des Ostracums werden von einer darunter gelegenen Schicht, dem Hypostracum, verstärkt, der sich allein die Muskulatur anheftet. Diese unterste Schicht zeigt bei Patellen in sehr vollkommener Weise die Verhältnisse wieder, wie sie sich am hintersten Schalenstücke der Chitonen finden, bis auf die Durchbohrungen, die den Patellen eben so wie die Ästheten fehlen. Auch fehlt diesen das Articulamentum der Chitonen. Ein Unterschied, der sonst noch zwischen medianen Längsschliffen einer Patellenschale und des hintersten Theiles von Chiton auffällt, ist die relative Größe des Ostracums, welches dort das Hypostracum bedeutend überragt, entsprechend der viel stärkeren Ausbildung des Mantelrandes.

Bei den ältesten Prosobranchiern, den spiralgewundenen Rhipidoglossen, liegen die Verhältnisse von Schale und Mantel ganz wie bei Patellen, nur ist die Struktur der ersteren anders, doch findet sich dieselbe Struktur bei Fissurelliden, die vielleicht den Übergang zu den Docoglossen vermitteln. Dass bei Emarginula die Mantelfalten eben so wie bei Patelliden nur aus dem Mantelrande bestehen, der bis zu den Retraktoren des Fußes, den sog. Schalenmuskeln, reicht, geht aus einer kürzlich von mir publicirten Zeichnung[1] hervor. Auch der Mantel von Haliotis ist auf dem Querschnitte ganz ähnlich. Fig. 21 zeigt die rechte Mantelfalte, Fig. 21 *a* die linke einer kleinen Haliotis tuberculata. Die obere Fläche wird zum größten Theil von einem hohen Epithel bekleidet; in geringer Entfernung vom Rande fällt ein vorspringendes Fältchen auf, das meist (Fig. 21) hohe Epithelzellen trägt und von dem vorher bezeichneten Epithel durch eigenthümliche Einbuchtungen getrennt ist. Außerhalb der Falte findet sich ein niedriges pigmentirtes Epithel. Nach der Mitte hin endet das Mantelrandepithel wieder ganz scharf auf der Hypostracumfalte (Fig. 21 *a*, *hp*), an der ein typisches, ziemlich hohes Haftepithel beginnt.

Die Schale zeigt am Rande, wo sie nur aus dem Ostracum besteht, eine Zusammensetzung aus zwei ziemlich scharf getrennten verschiedenen Schichten, deren äußere auch hier die Pigmentirung enthält, welche die Oberfläche zeigt. Die innere ist, wie bekannt, von Perlmuttersubstanz, deren schräge Anwachsstreifen durch die Pigmentschicht bis zur Oberfläche zu verfolgen sind; in der Perlmuttermasse sind feine, zu den Anwachsstreifen senkrecht gerichtete Züge von feinen Pigmentkörnchen sichtbar. Von welchen Stellen der Mantelfalten diese

[1] Über das Epipodium. Diese Zeitschr. Bd. LIII. Taf. XXIII, Fig. 5.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theile und das Periostracum erzeugt werden, konnte ich nicht feststellen, auch ist das Hypostracum von Haliotis nicht so leicht wahrzunehmen, wie bei Trochiden, wo man es makroskopisch an Durchschnitten der Schale sofort erkennen kann (Fig. 19). Zu äußerst liegt die pigmentirte Porzellanschicht, darunter die im Durchschnitt graue Perlmutterlage; dass beide zu einander sich eben so verhalten wie bei Haliotis, zeigte mir ein Dünnschliff am Rande von Gibbula magus, nur sind sie schärfer von einander getrennt, womit es zusammenhängt, dass bei schlecht erhaltenen Schalen von Trochiden die Pigmentschicht abblättern kann. In einiger Entfernung vom Rande beginnt das Hypostracum (*hp*), das bald eine bedeutende Mächtigkeit erlangt und hauptsächlich die Außenwände der einzelnen Windungen verstärkt; die ältesten Windungen werden ganz vom Hypostracum ausgefüllt. An kleinen Stücken der Schale löst sich dieses sehr leicht ab, so dass man kaum einen Dünnschliff durch beide Schichten machen kann. Makroskopisch nimmt man im Hypostracum eine Schichtung wahr, welche derjenigen entspricht, die sich bei Patellen findet.

Meiner Ansicht nach kann darüber kein Zweifel bestehen, dass diese Ausfüllung und nicht die Perlmutterschicht das Hypostracum darstellt; die letztere kann man der gleichen von Unio und Lithodomus an die Seite stellen, wo sie sich durchaus entsprechend verhält.

Auf die Verhältnisse, welche die Schalen höherer Gastropoden zeigen, will ich nicht näher eingehen; erwähnt sei nur, dass man auf einem Durchschnitt derjenigen von Litorina litorea sehr deutlich das Hypostracum wahrnimmt, welches zwar nicht so stark ist wie bei Trochiden, aber doch auch die obersten Windungen nahezu ausfüllt. Ein Querschliff des Schalenrandes zeigt mir keine ausgesprochene Struktur des Ostracums senkrecht zu den Anwachsstreifen; das Hypostracum reicht bis ziemlich dicht an den freien Rand.

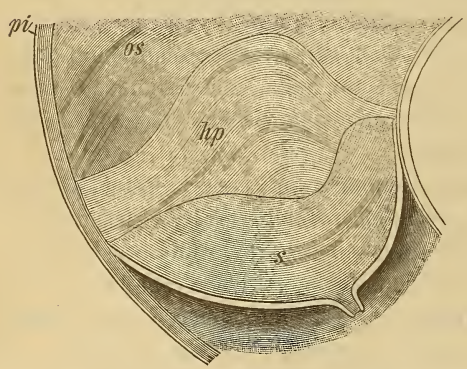
Von Ichnopoden habe ich keine Schale genau untersucht; das Ostracum von einer Bulla zeigt Bandstruktur. Ob sich die Schalenschichten der Pulmonaten ganz eben so wie die von Prosobranchiern verhalten, muss dahingestellt bleiben.

Die Schale von Dentalium schließt sich in jeder Hinsicht der von Prosobranchiern an; wenn auch ihre ontogenetische Anlage anders ist, als bei Fissurella oder Patella, so kann man doch die fertigen Schalen mit der von Dentalium so neben einander stellen, als wenn die letztere nur durch ihre thurm- oder röhrenförmige Gestalt verschieden wäre. Das Ostracum zeigt wieder Bandstruktur, die Bänder verlaufen parallel zum freien Rande wie bei Patella und lassen wie gewöhnlich die äußerste Schicht frei. Das Hypostracum kleidet die vom Ostracum

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebildete Röhre aus, es ist im hinteren früher gebildeten Theile am stärksten (Fig. 22) und verläuft nach vorn hin. Einen Querschnitt des Mantelrandes, wie er sich auf Längsschnitten des Thieres darstellt, hat Fol[1] gut abgebildet. Am freien Rande münden starke subepitheliale Drüsen aus; in einiger Entfernung von demselben nimmt man ein kleines Fältchen wahr, das aber, so viel ich sehe, nicht die Hypostracumfalte ist, sondern dem Fältchen (*f*, Fig. 18) entsprechen mag, das ich am freien Rande des Mantels von Collisella beschrieben habe; die Hypostracumfalte scheint erst weiter hinten zu liegen, ist aber wenig deutlich.

Die Nautilusschale ist auch durch einen Vergleich mit den Perlmutterschalen von Gastropoden und Lamellibranchiern leicht zu verstehen. Wie bei diesen besteht das Ostracum, das hier mit einem sehr breiten Rande das Hypostracum überragt, aus der äußeren pigmentirten Porzellanschicht und der inneren Perlmutterlage. Von dem sog. Haftbande an beginnt das Hypostracum als ein dünner Überzug des Ostracums; dann aber löst es sich plötzlich von dem letzteren ab, wobei es bedeutende Stärke annimmt, und bildet ein trichterförmiges Septum. Diese Septen vermehren sich bekanntlich beim Weiterwachsen der Schale, wodurch die Luftkammern gebildet werden. Nach der Art, wie die Septen entstehen, indem sie dem vom Mantelrande erzeugten Ostracum nachträglich angeheftet werden, ist es klar, dass sie in Gemeinschaft mit dem Überzuge der Muskelansätze das Hypostracum der Nautilusschale darstellen. Sie dürfen daher nicht mit der zum Ostracum gehörenden Perlmutterschicht zusammengeworfen werden, wie das bisher wohl meist geschehen ist.



Theil einer durchschnittenen Schale von Nautilus mit dem Anfange des Hypostracums. (Schematisirt.)
os, Ostracum; *pi*, Porzellanschicht; *hp*, Hypostracum; *s*, Septum.

Wir haben so durch alle Molluskenklassen hindurch eine Zusammensetzung der Schale aus einem äußeren Theile, dem Ostracum, und einem inneren, dem Hypostracum, verfolgt. Dieser Aufbau aus zwei

[1] Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Arch. zool. exp. gén. II, 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach ihrer Entstehung und Wachsthumsart ganz verschiedenen Schichten ist demnach für die Molluskenschale durchaus charakteristisch.

Es liegt nahe, nach der Bedeutung und phyletischen Entstehung dieser Schichten zu fragen; es sei jetzt versucht, eine Antwort hierauf zu geben. Dazu will ich kurz zusammenfassen, wie sich die Schale in den besonderen Fällen verhält.

Am differentesten ist die achttheilige Chitonenschale; sowohl durch ihre Durchbohrung durch die Ästheten, als auch die Anwesenheit einer mittleren Schicht, welche die Fortsätze für den Ansatz der die Schalenstücke verbindenden Muskulatur wie für den Ansatz der Mantelmuskeln bildet. Wegen dieser die Articulation vermittelnden Fortsätze ist der Name Articulamentum für die Schicht ganz gut geeignet. Dem starken Hypostracum heften sich außer den Muskeln der Schalentheile hauptsächlich die Retraktoren des Fußes an. Das Tegmentum, das, wie wir sahen, dem Ostracum der anderen Mollusken homolog ist, ist sowohl seiner Stärke wie seiner flächenhaften Ausdehnung nach schwach entwickelt, was mit der geringen Ausbildung der dem Mantelrande entsprechenden Falte zusammenhängt.

Hier will ich darauf hinweisen, dass nach meinen Auseinandersetzungen nur diese von Blumrich als Mantelkante bezeichnete Falte bis zum »gesimsartigen Vorsprunge« dem Mantelrande anderer Mollusken homologisirt werden darf, da sie genau dieselbe Beziehung zur Schale zeigt, wie der letztere, der bei Patellen, Fissurellen, Haliotis etc. die ganzen seitlichen Mantelfalten bildet. Demnach kann von einer Homologie der letzteren mit dem sog. Mantel der Chitonen, d. h. den die Spicula tragenden Falten keine Rede sein, was ja auch mit dem Fehlen solcher Stacheln bei allen eigentlichen Mollusken übereinstimmt, ein Homologon des Randes von Chitonen giebt es bei anderen Mollusken nicht[1]. Es müsste daher für diesen Rand ein anderer Name, etwa Gürtel, gewählt werden. Auch darauf sei hingewiesen, dass die Muskulatur dieses Gürtels an der Peripherie des Articulamentums inserirt (Fig. 1), welches bei eigentlichen Mollusken gleichfalls fehlt.

Mit der Schale von Patelliden hat das hinterste Stück der Chitonenschale einige Ähnlichkeit, wie ich schon erwähnte, doch kann nur von einer Analogie die Rede sein; die übrigen sieben Theile kann man als Wiederholungen der vorderen Hälfte derselben ansehen.

Das Einzige, was man den hinter einander gelegenen Schalenstücken der Chitonen möglicherweise an die Seite stellen könnte, ist

[1] Vgl. meine Abhandlung über das Epipodium. p. 584.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schale und Deckel der Gastropoden[1]; letzterer zeigt, wenn er verkalkt ist, manchmal ganz ähnlich der eigentlichen Schale eine Zusammensetzung aus zwei über einander gelegenen Schichten, welche auch ihrer Entstehung nach Ähnlichkeit mit denen der Schale zeigen; bei manchen Neriten findet sich sogar noch eine dritte äußerste Schicht. Indessen zeigen die ältesten deckeltragenden Prosobranchier, die Pleurotomarien, in ihrem dünnen hornigen Deckel wenig Ähnlichkeit mit echten Schalen, so dass ich die Frage, ob hier Homologie oder Analogie anzunehmen ist, offen lassen muss.

Bei allen echten Mollusken überragt das Ostracum immer mehr oder weniger das Hypostracum. Jenes zeigt regelmäßig eine äußere Schicht, meist durch Pigmenteinlagerungen gefärbt, wodurch die Oberfläche ihre Zeichnung erhält, und eine innere, die entweder Perlmutter- oder Bandstructur aufweist; jene fanden wir bei Haliotiden, Trochiden, bei Nautilus, bei Nucula, Lithodomus und Unioniden, diese bei Chiton, Dentalium, Arca, Patella, Fissurella, Bulla. Aus dieser Zusammenstellung wird man, wie mir scheint, entnehmen, dass beide Strukturen in bunter Reihe neben einander vorkommen und dass man schwerlich sagen kann, die eine sei die ursprünglichere. Dall[2] nimmt das von der Perlmutterstruktur an, die ja in der That unter Prosobranchiern (Pleurotomaria, Haliotis) und Cephalopoden die ältesten Formen zeigen, doch sind die Chitonen, bei denen allerdings die Bandstruktur noch schwach ausgebildet ist, namentlich aber die Dentalien kaum weniger ursprünglich, und da Arca neben der perlmuttrigen Nucula, Fissurella neben Haliotis unzweifelhaft auch sehr alte Formen sind, so wird man wahrscheinlich eine wiederholte Umwandlung der einen Struktur in die andere annehmen müssen.

Bezüglich des Periostracums will ich bemerken, dass es ganz konstant vorkommen dürfte als Grundlage für die Krystallbildung der Kalkschale, und dass sich wahrscheinlich in manchen Fällen zu der ersten Anlage, die bei Lamellibranchiern deutlich von der des Ostracums getrennt ist, ein anderer Theil gesellt, der genetisch zum Ostracum gerechnet werden muss (Unio); jedenfalls zähle ich den faserigen Besatz der Schale von Arcaceen zum Ostracum und halte ihn den stachelartigen verkalkten Fortsätzen von Avicula für gleichwerthig.

[1] Vgl. Koken, Über die Entwicklung der Gasteropoden vom Cambrium bis zur Trias. N. Jahrb. Min. Geol. Pal. VI. Beil.-Bd. — Simroth, Über einige Tagesfragen der Malakozoologie. Zeitschr. Naturw. Bd. LXII. — Thiele, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. Bd. XXV.

[2] On the hinge of Pelecypods and its development, with an attempt toward a better subdivision of the group. Am. J. Sc. XXXVIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Hypostracum ist immer dadurch charakterisirt, dass es in den ältesten Theilen der Schale am stärksten ist, dass es durch Schichten, die über die ganze Fläche des Scheibentheiles des Mantels reichen und so mit der Vergrößerung des Thieres immer umfangreicher werden, wächst, dass es als eine innere Auflagerung auf das Ostracum von diesem in seinen Anwachslinien ganz verschieden ist und dass sich ihm allein Muskeln anheften — nur bei Chitonen bilden die Ansätze am Articulamentum eine gewisse Ausnahme. An den Muskelnarben findet sich oft eine Schicht von Stäbchen, die beim Weiterwachsen von anderen Schichten überdeckt werden kann.

Die Stärke des Hypostracums ist recht verschieden, sie hängt von der des Ostracums ab; gering ist sie bei Najaden, wo die Adductornarben nur von einer schwachen Stäbchenschicht, welche dem Ostracum unmittelbar aufliegt, bedeckt werden (Fig. 16 *a*). Ob bei den phyletisch ältesten Lamellibranchiern das Hypostracum sich an der Bildung des Ligamentes betheiligt, wodurch seine beiden Hälften verbunden würden, ist mir nicht ganz klar geworden; nicht unwahrscheinlich ist es mir aber, dass dem »Knorpel« sich ein Theil des Hypostracums anfügen kann. Bei Gastropoden wird dieses oft dazu benutzt, nach Abstoßung des ältesten Theiles der Schale einen Verschluss herzustellen, und bei einem Vermetus habe ich mehrere solcher Septen hinter einander gesehen [1].

Das erinnert an die gekammerte Schale der ältesten Cephalopoden, bei denen aber der Verschluss nicht vollständig ist, da die Septen vom Sipho durchsetzt werden; hier ist bei der Vielzahl der Kammerwände das Hypostracum ganz besonders stark ausgebildet.

Nur sehr selten scheint ein Hypostracum ganz zu fehlen oder ist wenigstens unverhältnismäßig klein, hauptsächlich bei Aspergillum und Argonauta; hier ist das Kalkgehäuse nicht durch Muskelansätze am Weichkörper befestigt. Dass es im ersteren Falle aus einer kalkhaltigen Hülle der Siphonen hervorgegangen ist, während sich die eigentliche Schale aufs äußerste reducirt hat, dürfte zweifellos sein; es wird wohl auch im anderen Falle sich ähnlich verhalten, jedenfalls scheint mir eine direkte Umwandlung der Ammonitenschale in die von Argonauta, wie es Steinmann, wenn ich ihn richtig verstehe, annimmt, nicht wahrscheinlich; der Unterschied zwischen beiden Arten von Schalenbildungen dürfte doch so tiefgreifend sein, dass man nicht einfach Perlmutterschicht und Hypostracum für verloren gegangen ansehen darf. Diese Kalkhüllen, die den Röhren mancher sedentären Polychaeten ihrer Bildungs-

[1] Solche Septenbildung erwähnt P. Fischer auch, sowohl von Vermetus wie von Caecum.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

art nach ähnlich sind, kann ich überhaupt nicht für echte Mollusken-schalen halten, zu denen ein Hypostracum als charakteristisches Merkmal gehört.

Die Bedeutung des Hypostracums wird man zunächst wohl darin suchen, den ältesten Theil des Ostracums, der am schwächsten ist und durch äußere Einflüsse leicht beschädigt werden kann, zu verstärken; in der That ist das in den meisten Fällen richtig. Sicher aber ist dieses nicht der einzige Zweck des Hypostracums und, wie mir scheint, auch nicht sein erster und Hauptzweck. Als diesen sehe ich vielmehr die Aufgabe an, die Anheftung der Muskulatur an der Schale zu ermöglichen. So ist es beispielsweise bei Nautilus sehr auffällig, dass die Innenseite des Ostracums von einer dünnen cementartigen Schicht bekleidet wird, die von hinten her bis zur Vordergrenze der an der Schale inserirten Muskulatur reicht. Dieser Theil des Hypostracums kann sicherlich nur den Zweck haben, die Muskelenden an das Ostracum anzukleben. Ähnlich ist es bei Unio.

Meiner Ansicht nach muss in der That eine solche Schicht, zu deren Erzeugung das die Muskelenden bekleidende Epithel selbst beiträgt, eine nothwendige Ergänzung zum Ostracum bilden. Dieses wird, wie wir sahen, von einer Hautfalte erzeugt, die mit ihm nicht fest verbunden ist; wäre ihm die Muskulatur angeheftet, so könnte ein weiteres Wachsthum nicht in der für das Ostracum charakteristischen Art erfolgen, eher in der Weise, wie es bei Crustaceen Regel ist, nämlich durch Abwerfen und Neubildung der schnell vergrößerten Schale oder auch ähnlich wie das Hypostracum sich vergrößert (Lepas). Bei Mollusken ist die Art der Muskelanheftung ganz eigenartig, indem sich dem fertigen Ostracum, der zuerst gebildeten Hauptschale, eine andere Schicht anheftet, die an den Muskelansätzen von diesen selbst gebildet wird, wodurch allein ein Festhaften möglich ist.

Die beiden Schalenschichten haften oft ziemlich lose an einander, besonders in gewundenen Schalen (Trochiden), bei denen die Form ein Verschieben hindert; beim Brechen der Schalen erhält man oft ein überstehendes Stück der einen Schicht, wie ich es u. A. bei Arca und Mya gesehen habe.

Ostracum und Hypostracum wachsen beide durch Apposition, wie durch die Anwachsstreifen allein schon zur Genüge bewiesen wird; eine Intussusception der fertig gebildeten Schale dürfte nicht viel mehr stattfinden, als etwa beim Sedimentgestein, in dem ja auch gewisse Veränderungen vor sich gehen. Dabei ist das Weiterrücken der Muskelansätze sehr leicht dadurch zu erklären, dass gleichzeitig neue

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schichten dem Hypostracum aufgelagert werden; auf derselben Schicht könnte das Vorwärtsrücken ohne Intussusception nicht erfolgen.

Eine recht auffällige Beziehung der unter dem Ostracum gelegenen Schalentheile zur Muskulatur spricht sich auch darin aus, dass bei Chitonen für die Ansätze der Schalenverbindungsmuskeln und der Gürtelmuskeln am Rande der Schale eine besondere Schicht, das Articulamentum, zur Ausbildung gekommen ist, das eben so wie die genannten Muskeln allen übrigen Mollusken fehlt. Einen anderen Zusammenhang für das gleichzeitige Vorkommen im einen Falle und ihr Fehlen im anderen kann ich mir nicht vorstellen.

Von dieser innigen Beziehung des Hypostracums zur Muskulatur gehe ich aus beim Versuche, die erste phyletische Anlage dieser Schicht zu erklären. Dabei scheinen mir die Verhältnisse, welche die Cuticularbildungen der Amphineuren zeigen, am besten geeignet, über die Entstehung der Schale Klarheit zu schaffen. Die Solenogastres haben noch keine Spur derselben und ihr Körper wird von einer verschieden starken Cuticularschicht mit zahlreichen eingelagerten Stacheln oder Platten beschützt; in der Regel ragen keulenförmige Hypodermisfortsätze in die Cuticularschicht hinein. Dass in der That eine Schale noch nicht gebildet ist, beweist sehr klar der Hautmuskelschlauch, der sich ganz ähnlich wie bei Polycladen verhält, während er bei Placophoren durch Anpassung an die Schale sehr stark modificirt ist.

Der Gürtel der Placophoren ist von einer eben solchen Cuticularschicht mit Stacheln oder Platten bekleidet. Auf dem Rücken ist eine Fortsetzung derselben Schicht, wie ich mit Blumrich annehme, vorhanden, doch sind hier die Spicula verloren gegangen, ihre papillenförmigen Träger sind aber erhalten geblieben, es sind die Ästheten. Unter dieser Cuticularschicht nun haben sich die beiden anderen Schichten, das Articulamentum und das Hypostracum, entwickelt. Die Frage ist: wie? Berücksichtigen wir zunächst, dass diese Schichten nicht bloß unter der Cuticularschicht, sondern auch unter den Ästheten, den Fortsätzen der Hypodermis, liegen, die von der Mantelkante her der Regel nach in die Schalenmasse eindringen, ferner dass sich nicht allein an der Unterseite des Hypostracums, sondern auch an der dorsalen Fläche des Articulamentums, das sich nicht nur vorn, sondern auch an den Seiten, indem es das Ostracum manchmal weit überragt, tief in das Muskelgewebe einsenkt, Muskeln anheften, so wird jedenfalls der Gedanke, dass die Summe dieser beiden Schichten ein Hautskelett darstellt, das der Muskelanheftung dient, sehr nahe liegen.

Es ist nun aber schwierig zu entscheiden, wie dieses Hautskelett zuerst entstanden ist. Es giebt zwei Möglichkeiten. Die eine wäre die,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass dasselbe Epithel, welches das Ostracum und die ursprüngliche Cuticularsubstanz erzeugt hat, nun auch die darunter liegenden Schichten producirt; ich muss indessen gestehen, dass diese Annahme mir wenig plausibel scheint, da ich mir nicht gut vorstellen kann, wie nicht bloß eine zweite, sondern sogar noch eine dritte so sehr verschiedene Schicht von diesem Epithel gebildet werden sollte, ferner dass diese Schichten eine solche Ausdehnung ins Innere erhalten und endlich, warum dann die Ästheten nicht sämmtlich von der Fläche dieses Epithels ausgehen. Die andere Möglichkeit, die ich für die wahrscheinlichere halte, ist diese. Es haben sich ursprünglich unter der Hypodermis durch Erhärtung der Basalmembran solche feste Theile an den Muskelansätzen gebildet, wie sie bei Mollusken an anderen Stellen vorkommen, ich meine die sog. Chitinstäbchen in den Kiemen und ein Stützorgan in den Mundlappen von Mytilus[1], auch so viel ich weiß die in den Saugnäpfen der Cephalopoden. Diese Platten, deren erst eine größere Zahl vorhanden gewesen sein dürfte, haben sich dann theilweise mit einander vereinigt; ontogenetisch hat man auch mehrere ursprünglich getrennte Platten, die später zu den acht Schalenstücken verschmolzen, wahrgenommen; dabei haben sich diese ursprünglichen Theile so zusammengeschoben, dass sie einander zum Theil bedeckten, so kann man sich die beiden differenten Schichten, das Articulamentum und Hypostracum, entstanden denken.

Die Zellen, welche die Platten erzeugten, haben sich erst allmählich zu einem Epithel an einander geschlossen. Den ganzen Vorgang stelle ich mir ganz ähnlich vor, wie bei der Zahnbildung von Vertebraten, — auch hier haben sich die Bindegewebszellen zu einem Epithel angeordnet — so dass die Platten der Chitonen ihrer Phylogenese nach einige Ähnlichkeit mit den Hautzähnen der Selachier zeigen würden, indem das Ostracum mit dem Periostracum der Schmelzschicht mit ihrem Oberhäutchen, die unteren Schichten dem Zahnbein entsprächen.

Indem diese unteren Schichten eine bedeutende Flächenausdehnung erlangten und durch Kalkeinlagerung erstarrten, musste sich über ihnen die Hypodermis rückbilden, und die Ästheten dringen dann von den Seiten her zwischen Ostracum und Articulamentum ein. Die Cuticularsubstanz verkalkt gleichfalls, wenn auch bei Chitonen die organischen Bestandtheile im Ostracum noch einen wesentlichen Bestandtheil ausmachen, und mit der Verkalkung bildete sich jedenfalls als Schutz gegen die zersetzende Wirkung der Kohlensäure das Periostracum.

[1] Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. p. 255.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gegenbaur und im Anschluss an ihn Blumrich haben die Ansicht ausgesprochen, dass das Articulamentum — von einer Sonderung zweier verschiedener Schichten war bisher nichts bekannt — aus vergrößerten Schuppenstacheln hervorgegangen sei. Es mag das auf den ersten Blick etwas Bestechendes haben, indessen bei genauerem Zusehen halte ich diese Annahme für unmöglich. Erstens ist es schon die Bedeckung durch das Ostracum, welche Blumrich durch eine ziemlich gewagte, aber darum doch nicht wahrscheinliche Hypothese als sekundäre Überwachsung zu erklären versucht hat, die im höchsten Grade auffällig sein muss; zweitens die jedenfalls richtige Ansicht, dass die Stacheln im Bereiche der Schale fortgefallen und durch ihre modificirten Träger, die Ästheten, angedeutet sind — wie sollen nun außerdem noch an ganz anderer Stelle umgewandelte Stacheln vorkommen? Drittens kann die Verschiedenheit des Haftepithels unter dem Articulamentum von der Hypodermis als Grund gegen Blumrich's Ansicht angeführt werden, auch die Sonderung der beiden so verschiedenen Schichten, des Hypostracums vom Articulamentum. Die von Blumrich angegebenen Übereinstimmungen zwischen Schuppenstacheln und Articulamentum, dass beide stark verkalkt sind und dass sie nicht wie die keulenförmigen Stacheln eine einzige Bildungszelle haben, beweisen natürlich gar nichts; dagegen ist beim Hypostracum nichts der Basalplatte der Stacheln Vergleichbares vorhanden. Die Möglichkeit einer solchen Entstehung der Schale aus Stacheln muss ich daher mit Entschiedenheit bestreiten.

Es mag auch noch erwähnt werden, dass bei anderen Mollusken, die keine Spur von Stacheln besitzen und solche vielleicht nie besessen haben, der Gedanke einer Entstehung des Hypostracums aus Stacheln doch so fern liegt, dass gewiss Niemand darauf kommen würde.

Meiner Ansicht nach ist also bei den Mollusken nur das Epithel des Mantel r a n d e s der ursprünglichen Epidermis gleichwerthig, das der Mantel f l ä c h e, welches das Hypostracum erzeugt, ein ganz verschiedenes, das aus Bindegewebszellen hervorgegangen ist. An der Hypostracumfalte setzt sich das eine vom anderen, wie ich wiederholt betont habe, sehr auffälligerweise ganz scharf ab, so dass hiernach meine Annahme durchaus nicht mit den bekannten Thatsachen in Disharmonie steht. Über die ontogenetische Anlage des Hypostracums dürfte bisher noch nichts bekannt sein.

Nach Allem, was ich aus einander gesetzt habe, ist also das Ostracum der primäre Schalentheil, phylogenetisch hervorgegangen aus der Cuticula der Amphineuren und ontogenetisch zuerst angelegt, das Hypostracum gesellt sich ihm sekundär hinzu, ist aber darum doch nicht etwa

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein nebensächlicher Theil, sondern für die echten Molluskenschalen durchaus charakteristisch. —

Bei Arca und Pectunculus münden, wie ich erwähnt habe, in der Nähe des Epithelbandes, das die erste Anlage des Periostracums bildet, subepitheliale Drüsenzellen von derselben Art wie die Byssusdrüsen aus. Ähnliche Drüsenzellen habe ich auch in dem Epithel, welches das Ostracum erzeugt, ausmünden gesehen. Dem Hypostracum gegenüber liegt ein typisches Drüsenepithel. Daraus scheint mir hervorzugehen, dass das Sekret dieser Drüsenzellen beim Aufbau der Schale, und zwar aller Theile derselben, mit verwendet wird. Dass die dem Schalenrande gegenüber mündenden Drüsenzellen nur dazu dienen sollen, den Zwischenraum schlüpfrig zu machen, wie Rawitz annimmt, halte ich für unwahrscheinlich, denn einmal ist das Sekret dieser Drüsenart nicht schlüpfrig, sondern vielmehr klebrig, sodann müsste ein Sekret, das zur Schalenbildung nicht verwendbar ist, doch wohl nach außen entleert werden können, was aber durch das Periostracum verhindert wird. Man muss aber berücksichtigen, dass an den Muskelansätzen, welche doch auch zur Erzeugung des Hypostracums beitragen, keine Drüsenzellen vorkommen, und namentlich, dass solche bei vielen anderen Mollusken sowohl am Ostracum, wie am Hypostracum gänzlich fehlen, daraus folgt also, dass Drüsensekret zwar zum Schalenaufbau verwendet werden kann, dass aber in vielen Fällen Epithelzellen allein diese Aufgabe zu erfüllen vermögen. Die großen Drüsen, die bei Dentalium, Collisella u. a. am freien Rande des Mantels ausmünden, möchte ich nicht mit der Schalenbildung in Zusammenhang bringen, sie werden vermuthlich mit ihrem klebrigen Sekret Fremdkörper abzuhalten haben, ähnlich wie das von Rawitz bei Lamellibranchiern in manchen Fällen angenommen ist. Bei der Erzeugung des Ostracums spielen jedenfalls jene hohen Epithelzellen eine wichtige Rolle, die Rawitz bei Arca als Sinnesorgan deutete; ich schließe das daraus, dass ich ähnliche Epithelzellen am Mantelrande von Mollusken sehr verbreitet gefunden habe.

Zum Schluss will ich einige Worte über die neuere Litteratur, die sich auf Mantel und Schale von Mollusken bezieht, beifügen.

Die Homologien der Schalenschichten in den verschiedenen Molluskenordnungen sind noch kaum Gegenstand der Erörterung gewesen, bis auf die bereits erwähnten Äußerungen von P. Fischer und Blumrich [1] über die Homologie des Articulamentums von Chitonen mit der ganzen Molluskenschale. Daher ist die vergleichende Morphologie des Hypo-

[1] l. c. p. 456.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stracums, welche den Hauptgegenstand der vorliegenden Arbeit bildet, noch nicht behandelt worden. Blumrich giebt eine Übersicht über frühere Untersuchungen der Chitonenschale.

Die Struktur von Schalen ist wiederholt genau untersucht und beschrieben worden. v. Nathusius-Koenigsborn[1], auf dessen verfehlte theoretische Anschauungen über das Wachsthum durch Intussusception ich nicht eingehen will, weil sie mir bereits genügend widerlegt zu sein scheinen, hat die Bandstruktur von Gastropoden-Schalen mit folgenden Worten gut charakterisirt: »Resumiren wir die erlangten Resultate dahin, dass die Struktur des Haupttheils der Schale bei den Gastropoden eine fibrilläre ist. Diese Fibrillen sind in senkrecht zu den Schalenflächen stehende Platten vereinigt, die Fasern selbst stehen in Winkeln von 45° zu den Schalenflächen, haben aber in den neben einander befindlichen Platten eine sich kreuzende Richtung.«

Die tüchtige Arbeit von Ehrenbaum[2] giebt nicht bloß Beschreibungen von Strukturen verschiedener Bivalvenschalen, sondern zieht auch die Beziehung zum Mantelrande in Erwägung, namentlich die Bildungsart des Periostracums von Mytilus, doch vermisse ich eine befriedigende Erörterung der Beziehungen des Hypostracums zum Mantel. So weit dieser Punkt überhaupt berührt ist, muss ich die Angaben als unrichtig bezeichnen. So sagt Ehrenbaum: »Es fehlt zwischen Schale und Muskel jegliche Spur eines Epithelialbeleges, und Tullberg gegenüber muss 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.« Ich habe den kontinuirlichen Übergang des drüsigen Schalenepithels von Arca in das durch eine deutliche Grenzlinie vom unterliegenden Gewebe geschiedene Haftepithel mit aller Deutlichkeit gesehen, und ein sehr ähnliches Haftepithel bei so zahlreichen Mollusken beobachtet (vgl. Fig. 4), dass ich annehmen muss, Ehrenbaum habe sich hier getäuscht; vielleicht hat er die Schale abgelöst und dadurch das Epithel verletzt, während ich durch Entkalken der Schale dieses besser erhalten habe, oder er hat das Haftepithel einfach übersehen, was sehr leicht möglich ist. Über die Natur des Hypostracums hat Ehrenbaum überhaupt eine sehr unklare Vorstellung. Er giebt an, dass es bei Mytilus »auffälliger« Weise scharf von der blauen Substanz des Ostracums abgegrenzt ist, während »ganz all-

[1] l. c. p. 53.

[2] Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mähliche Übergänge der einen Struktur in die andere viel häufiger« sein sollen. Bei Cardium aber, wo ein solcher Übergang nach seiner Meinung statthat, sagt er (p. 27), die innere Substanz zeige manchmal schräge Fasern, ähnlich wie die äußere Schicht, aber »niemals völlig identisch. — Trotzdem ist das Hervorgehen der äußeren Substanz aus der inneren durch sekundäre Processe 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«. Der letzte Satz setzt aber doch voraus, dass die äußere Schicht früher gebildet ist, wie es ja in der That der Fall ist. »Dass ein vollständiger Übergang der einen Substanz in die andere — — entschieden angenommen werden muss, wenn anders überhaupt eine Erklärung für das große Missverhältnis in der Ausdehnung und Größe der beiden Schichten gefunden werden soll«, halte ich für eine übereilte Behauptung; wenn Ehrenbaum keine andere Erklärung gewusst hat, so folgt daraus noch keineswegs, dass eine solche nicht möglich ist. Wenn man sich vergegenwärtigt, dass immer das Ostracum der primäre Schalentheil ist, während das Hypostracum je nach den besonderen Verhältnissen hinzufügt, was und wie viel nöthig ist, so wird man, wie ich denke, in allen Fällen eine befriedigende »Erklärung« erhalten. Im Übrigen erkennt Ehrenbaum in allen Fällen zwei wesentlich von einander verschiedene Schalenschichten; »es ist 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 Carpenter bekannt ist«. Dass sämmtliche Theile der Muschelschale als echte Cuticulargebilde, d. h. als Zellsekrete, entstehen (p. 44), entspricht durchaus meiner Auffassung.

In schroffem Gegensatz hierzu steht eine Arbeit von Felix Müller[1], die ich indessen im Ganzen als völlig verfehlt bezeichnen muss. Die Schale soll durch Intussusception wachsen, an den Muskelansätzen

[1] Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zool. Beiträge. I. 1885.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

freilich finde Apposition statt, aber eine solche durch Umwandlung organischer Membranen, nicht durch Sekretion. Das Periostracum von Anodonta ist mit den Muskeln des Mantelrandes verwachsen; was für Falten desselben gehalten wurde, sind »schlingenförmige Auswüchse«. Durch das gespaltene Periostracum wird das Epithel des Mantelrandes von der Schale getrennt. Die Räume zwischen Mantel und Schale »sind mit einer Flüssigkeit erfüllt, die nur Blutflüssigkeit des Thieres sein kann«. Das sind recht eigenthümliche Behauptungen, die schwerlich mit den Thatsachen übereinstimmen. Auch einer Eintheilung der Schalen in solche, die nur an wenigen Stellen durch Muskelansätze mit dem Körper verbunden sind, und solche, die mit der ganzen Fläche des Mantels zusammenhängen (Cyclas), möchte ich nicht zustimmen, da bei Arca noae der Mantel, wie ich beschrieben habe, an sehr zahlreichen Punkten an der Schale befestigt ist und da dieses Merkmal überhaupt bei den meisten Lamellibranchiern nicht nachgewiesen und wahrscheinlich schwankend ist.

Auch die Lektüre der umfangreichen Arbeiten von Rawitz über den Mantelrand der Acephalen[1] ist mir wenig erfreulich gewesen; durch ihre Quantität ermüdend erregen sie durch ihre Qualität schwerwiegende Bedenken, auf einige Punkte habe ich bei der Beschreibung des Mantels von Arca hingewiesen. Wenn man solche Unrichtigkeiten in einigen Angaben, die man prüfen konnte, findet, so wird das Vertrauen zur Zuverlässigkeit des Ganzen nicht eben erhöht. Die Beziehung des Mantels zur Schale ist sehr wenig berücksichtigt, auch selbst über Homologien von Theilen des Mantelrandes hat Rawitz offenbar so gut wie nicht nachgedacht, wie daraus hervorgehen dürfte, dass er die Hypostracumfalte bei Pectunculus nicht beachtet und die Falten bei Lithodomus mit anderen Namen bezeichnet hat, als bei Mytilus und Modiola. Auch kennt Rawitz die Arbeit von Ehrenbaum augenscheinlich nicht; Letzterer stellt das Epithel, welches das Periostracum von Mytilus erzeugt, jedenfalls ganz richtig dar, während Rawitz das niedrige Epithel der einen Seite nicht oder doch nicht klar gesehen hat (p. 605 »Hier liegen die Muskeln der Epicuticula, namentlich im distalen Abschnitt der Lamelle, so dicht an, dass es fast den Anschein hat, als ob die Muskeln an der Bildung der Epicuticula sich betheiligen.«), das gegenüber liegende hohe an der Innenseite der äußersten Falte dagegen für sensibel halten will.

Interessant sind zwei Aufsätze von Steinmann. Der eine[2] wider-

[1] Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXII u. XXIV. 1888, 1890.

[2] Über Schalen- u. Kalksteinbildung. Ber. naturforschenden Ges. Freiburg. Bd. IV. 1888.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

legt die Intussusceptionstheorie recht gründlich. Steinmann weist nach, dass »die Schalensubstanz auch aus dem umgebenden Medium Kalksalze niederschlägt und dadurch eine Volumenvermehrung erfahren kann«. Über die Porzellanschicht wird bemerkt, dass sie, aus sehr zahlreichen, äußerst kleinen Kalkspathkrystallen, welche in bestimmter Weise, d. h. in strahliger oder paralleler Anordnung in eine conchyolinartige Substanz eingebettet und durch dünne Häute derselben von einander geschieden sind«, besteht. Vielleicht sind die Prismen der Unioniden, die ja die Stelle der Porzellanschicht einnehmen, weiter nichts als solche sehr vergrößerte Krystalle. In der anderen Abhandlung[1] will Steinmann die Argonautaschale von derjenigen der Ammoniten ableiten; er glaubt, dass die »Bildungshaut« der inneren Schalensubstanz von Ammoniten durch die Oberhaut überwachsen worden sei, wodurch jene von der eigentlichen Schale »Ostracum« getrennt wurde. Ein solcher Vorgang ist mir, wie ich gestehen muss, nicht recht verständlich. Die zum Ostracum gehörende Perlmutterschicht wirft Steinmann mit der Substanz, welche die Septen bildet (Hypostracum) zusammen, wie aus folgendem Satze hervorgeht: »Perlmuttersubstanz, aus welcher die innere Auskleidung der Schale und die Scheidewände bestehen, kann — wie die Verbreitung der Perlmuttersubstanz in den Molluskenschalen überhaupt erweist — nicht von der pigmentirten Oberhaut des Mantels erzeugt werden.« Es scheint danach, als ob Steinmann von der Matrix der »Perlmuttersubstanz« eine ähnliche Vorstellung hat, wie ich von der des Hypostracums, leider ist das nicht deutlich genug ausgedrückt. Die Perlmutterschicht des Ostracums wird aber sicher von der »Oberhaut des Mantels« erzeugt und muss vom Hypostracum scharf geschieden werden. Pigmentirung können alle Schichten der Molluskenschale zeigen, daher hat ihr Fehlen in diesem oder jenem Falle keine principielle Bedeutung.

Über die Betheiligung von Epithel- und Drüsenzellen an der Schalenerzeugung hat sich schon vor längerer Zeit Semper[2] so ausgesprochen, wie das auch heute im Wesentlichen anzunehmen sein wird. »Für die Gehäuseschnecken halte ich den Antheil, welchen die Epidermis als solche an der Absonderung der organischen Umhüllung haben könnte, für höchst unbedeutend. Die absondernde Stelle des Mantels, der verdickte Mantelrand, bietet so wenig Oberfläche, dass man den Epidermiszellen eine ganz außerordentliche Intensität des Stoffwechsels

[1] Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Ammoniten. Ber. nat. Ges. Freiburg. Bd. IV.

[2] Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1857.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zuschreiben müsste, wenn man ihnen, neben der starken Ausscheidung durch die Drüsen, einen nur irgend erheblichen Antheil an der Ausscheidung des organischen Theiles der Schale beilegen wollte. Die Farbdrüsen haben offenbar die Rolle, der Schale färbende Stoffe mitzutheilen«, während die Abscheidung des kohlensauren Kalkes nicht durch Kalkdrüsen erfolgt, »sondern durch direkte Ausschwitzung einer kalkhaltigen Flüssigkeit durch die Epidermis hindurch«. Ganz kürzlich hat Moynier de Villepois[1] sich über die Erzeugung der Schale von Helix durch die Theile des Mantels geäußert.

Über die phyletische Entstehung der Schale hat sich F. Wiegmann[2] ausgesprochen, er nimmt an, »dass wir uns die Molluskenschale aus einer ursprünglich das ganze Thier bedeckenden Schutzvorrichtung hervorgegangen denken müssen, so dass ursprünglich die gesammte Körperoberfläche zur Abscheidung einer Hülle, ähnlich wie bei den tubikolen Anneliden, befähigt war, die wir jetzt nur auf den Mantel und eventuell den Fuß (Deckel, Byssus) lokalisirt finden. Erst bei fortschreitender Entwicklung der Schale — bildete sich der Mantel, der, nichts weiter als eine Hautduplikatur darstellend, durch eine Hypertrophie in Folge vermehrter Sekretion hervorging«. Dagegen weist Simroth[3] darauf hin, dass »sich die Schalen auf den Mantel und den Deckel (beschränken), der sich bei der Verwandtschaft vieler Prosobranchien mit den Chitoniden eher aus deren gegliederter Schale herleiten dürfte, und auch diese ist eine Rückenschale«, während der Byssus »ursprünglich lokomotorischen Zwecken zu dienen scheint« (doch wohl nur einer negativen Lokomotion!). Weiter sagt er: »In der Strandfauna haben wir etwa an die Strudelwürmer anzuknüpfen. Noch jetzt erscheinen die starken Schalen der Prosobranchien vielfach als ein Schutz gegen die Brandung; die erste Rückenverdickung, der Ursprung des Mantels, scheint dieselbe Ursache gehabt zu haben, eine Schale wurde dazu abgesondert. — Um gegen die Brandungswelle Halt zu gewähren, wurde die Bauchseite zum Saugnapf umgebildet, wie noch jetzt bei Chitonen und Patellen und bei so vielen Plathelminthen; um trotzdem vorwärts zu kommen, wurde der Fuß, während er angesaugt blieb, vorn verlängert. So entstand das merkwürdige Gleiten der Schneckensohle, das dieselbe zugleich ansaugt und verlängert.« Berücksichtigt man vor Allem die Verhältnisse, welche die Körperbedeckung der Amphineuren zeigt, so wird man für solche Spekulation die thatsächlichen

[1] Compt. rend. Ac. Sc. Paris. CXI. p. 203—206.

[2] Der sog. Liebespfeil der Vitrinen. Jahrb. malak. Ges. Bd. XIII. 1886. p. 89.

[3] Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova Acta Leop. Bd. LIV. 1889.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grundlagen erhalten, während die Pulmonaten eben so wie die meisten Opisthobranchier dem gegenüber stark modificirt sind.

Ich habe die genetische Beziehung des in der Molluskenschale enthaltenen Hautskelettes zu den Retraktoren des saugnapfförmigen Fußes im Allgemeinen erörtert[1].

In einer Arbeit von Schulgin[2] finde ich den Ausspruch, bei Brachiopoden wird die Schale »in der ganzen Ausdehnung der Oberfläche angelegt und ist kein Derivat einer Drüse wie bei den Mollusken«. Wenn sich auch Drüsenzellen an der Erzeugung der Schale betheiligen können, so ist diese doch keineswegs als Derivat einer Drüse aufzufassen. Was Schulgin zu dieser Auffassung gebracht hat, ist wohl nur die erste ontogenetische Anlage durch die »Schalendrüse«. Diese ist aber sicher keine echte Drüse und ihre Bezeichnung, die wegen der zeitweisen Einstülpung derselben gewählt sein mag, kann nicht eine solche Vorstellung, wie sie Schulgin zu haben scheint, rechtfertigen. Phylogenetisch hat die Schale mit einer Drüse gar nichts zu thun.

Schließlich muss ich auf die Darlegungen von Tenison-Woods[3] eingehen, was in so fern seine Schwierigkeiten hat, als ich gerade die von Tenison-Woods beschriebenen Arten nicht näher untersuchen kann und die der Abhandlung beigegebene bildliche Darstellung durch ihre Unklarheit durchaus nicht dazu beiträgt, den Text wirklich zu erläutern, was um so nöthiger wäre, da des Verfassers Behauptungen Alles über den Haufen werfen wollen, was man bisher über Molluskenschalen wusste und was auch ich in vorliegender Arbeit darüber mitgetheilt habe. Daraus kann man schon entnehmen, dass ich durchaus nicht von der Richtigkeit der von Tenison-Woods mitgetheilten Thatsachen überzeugt bin; ich will hier kurz einige meiner Bedenken laut werden lassen.

Was der genannte Forscher behauptet, ist dieses:

In zahlreichen Schalen von Bivalven und Gastropoden, darunter Patelliden und eine Arca, finden sich viele, zum Theil unglaubliche Mengen von Augen — so schätzt Tenison-Woods die Zahl derselben in jeder Schalenhälfte von Trigonia auf etwa 12000. Dem entsprechend wird die Schalenmasse von einem sehr reichen Nervenfaserwerk durchzogen. Sogar Ganglien finden sich in der Schale und zwar in solcher Masse, dass sie die im Weichkörper enthaltenen bei Weitem übertreffen und dass sie als Hauptganglien der Thiere anzusehen sind. Ähnlich

[1] Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. Bd. XXV. 1891.

[2] Argiope Kowalevskii. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

[3] On the anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia. Proc. R. Soc. N.-S.-Wales. XXII. p. 106—187.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verhält es sich mit dem Deckel der Gastropoden; nicht nur in dem kalkigen von Turbo, Nerita etc., sondern auch im hornigen von Litorina u. A. finden sich Ganglien und Sinnesorgane. Daher vergleicht Tenison-Woods die Schalen mit dem Kopfe der Arthropoden und ist der Ansicht, dass die Lamellibranchier fortan nicht mehr als Acephalen bezeichnet werden dürfen, weil die Schale ja die Ganglien und Sinnesorgane enthalte, die sonst ihre Lage im Kopfe haben.

Wäre das Alles richtig, so würde man kaum die Schale wie bisher als ein bloßes Absonderungsprodukt des Mantelepithels ansehen können, da ein solches doch schwerlich so riesige Ganglienmassen enthalten kann, schon der Ernährung der letzteren wegen, die mir in der Kalkmasse unmöglich scheint. Was in der Schale der Chitonen liegt, ist doch weiter nichts als Produkt des Mantelepithels, und zu solchem Verhalten, wie es Tenison-Woods beschreibt, ist noch ein großer Sprung. Ich habe aber in meinen Schnitten niemals auch nur die geringste Spur eines nervösen Theiles oder überhaupt eine Fortsatzbildung des Epithels in der Schale von Gastropoden und Lamellibranchiern wahrgenommen.

Zu den Ausführungen in der genannten Arbeit sei Folgendes bemerkt: Was die von Tenison-Woods angewendete Methode betrifft, so hat er, so viel ich sehen kann, nur Schalenschliffe untersucht, ich halte dagegen für die einzig rationelle Art, in der man Augen in der Schale untersuchen kann, das Entkalken und Schneiden der Thiere, wie es Moseley bei Chitonen und wie auch ich es bei zahlreichen Mollusken gethan, dazu hat aber Tenison-Woods, wie er p. 144 sagt, nicht die technischen Hilfsmittel und das Geschick gehabt. Jedenfalls sind Schalenschliffe von Chitonen zum Studium der Augen durchaus unbrauchbar, man sieht in ihnen nur die Löcher, welche die Ästheten eingenommen hatten. Sodann scheint es mir sehr verdächtig, dass Verfasser p. 153 sagt, die »Augen« würden durch Säure, aber nicht durch Kalilauge zerstört. Ferner halte ich es für höchst unwahrscheinlich, dass sich in so fundamentaler Hinsicht die von Tenison-Woods genannten australischen Arten von ihren nächsten Verwandten, von denen ich einige untersucht habe, unterscheiden sollten. Auch dürfte man wohl annehmen können, dass, wenn die phyletisch ältesten Formen der einzelnen Gruppen sich so verhalten, wie ich und andere Forscher es gesehen und beschrieben haben, dass dann nicht in so vielen einzelnen Fällen die Schale aus einer vielleicht nicht ganz unbelebten, aber doch von Nerven völlig freien, starren Körperbedeckung zu einem im höchsten Grade sensiblen Organ werden kann. Ich halte Alles, was Tenison-Woods für Ganglien, Nervenfasern, Augen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und andere Sinnesorgane erklärt, für gänzlich missverstandene Struktureigenthümlichkeiten der Schalen, und ich denke, Niemand wird in Fig. 16 die äußerste Schicht der Schale von Trigonia lamarcki für etwas Anderes als Schalensubstanz von prismatischem Bau, ähnlich wie bei Unioniden, statt für Augen ansehen.

Das sind einige der Gründe, welche vorläufig, bis die Schalen von Trigonia und Helcioniscus tramosericus auf Tenison-Woods' Angaben hin einer genauen Nachuntersuchung unterzogen sein werden, es rechtfertigen mögen, dass ich mich gegen diese märchenhafte Schilderung des australischen Forschers ablehnend verhalte und in ihr nichts Anderes sehen kann als ein Märchen.

Kötzschenbroda bei Dresden, im Mai 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Fig. 1. Querschnitt durch den Schalenrand von Chiton rubicundus, zeigt den Übergang der Cuticula des Körperrandes *ct* in das Ostracum *os*. *hp*, Articulamentum; *sp*, Hohlräume von den entkalkten Stacheln; *ep*, Hypodermis; *ms*, Muskeln des Körperrandes. Seibert, V, 1.

Fig. 2. Ähnlicher Schnitt von demselben, zeigt hauptsächlich das Periostracum *po*, das von der Außenseite der Mantelkante *ep* entspringt. *oc*, Augen; *os* und *hp* wie in Fig. 1. Seibert, III, 3.

Fig. 3. Ebensolcher Schnitt durch Chiton cajetanus. Bezeichnung wie vorher. Seibert, III, 1.

Fig. 4. Flächenschnitt durch Haftepithel von Chiton rubicundus. Seibert, V, 1.

Fig. 5. Medianschliff des hintersten Schalentheiles von Chiton siculus. *a*, vorn. *os*, Ostracum; *art*, Articulamentum; *hp*, Hypostracum. Zeiss, A/2 (A mit abgeschraubter Endlinse), 2.

Fig. 6. Schliff parallel zum Seitenrande von einem mittleren Schalentheile desselben. Dieselbe Bezeichnung. Zeiss, A/2, Seibert, 1.

Fig. 7. Querschnitt des Mantelrandes von Arca noae. *po*, Periostracum; *dr*, Drüse desselben, die bei *e* ausmündet; *oc*, Auge; *pi*, pigmentirtes Epithel; *ep*, unpigmentirtes Epithel; *dr*,, Drüsenzellen; *hp*, Schalenepithel. Seibert, I, 1.

Fig. 8. Querschliff der Schale am Rande von derselben. *hp*, Hypostracum. Zeiss, A/2, 2.

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch den Mantel derselben, zeigt das Schalenepithel mit Ansatzzellen *a*. *v*, Blutlacunen. Seibert, III, 1.

Fig. 10. Schalenepithel von Arca tetragona. Seibert, V, 1.

Fig. 11. Hypostracumfalte von Arca barbata, zeigt die Endigung des Mantelrandepithels *ep*. *hp*, Schalenepithel. Seibert, V, 1.

Fig. 12. Dasselbe von Pectunculus glycimeris. Seibert, V, 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 13. Querschnitt des Mantelrandes von Nucula nucleus. Bezeichnung wie früher.

Fig. 14. Schliff durch die Schale von Avicula tarentina, nicht weit hinter dem Anfange des Hypostracums *hp*. *pi*, oberste pigmentirte Schicht des Ostracums *os*. Seibert, I, 1.

Fig. 15. Querschliff der Schale von Lithodomus dactylus am Rande. Bezeichnung wie früher. Seibert, I, 1.

Fig. 15 *a*. Theil desselben Schliffes hinter der Schalenlinie. Seibert, I, 1.

Fig. 16. Querschliff der Schale von Unio tumidus am Rande. *pr*, Prismenschicht. Seibert, I, 1.

Fig. 16 *a*. Schliff durch den Ansatz eines Adductors von demselben. Seibert, I, 1.

Fig. 17. Schliff durch die Schale von Patella coerulea. Zeiss, A/2, 2.

Fig. 18. Querschnitt durch den Vordertheil des Mantels (Theil eines Sagittalschnittes) von Collisella digitalis. *dr* und *dr*,, Drüsen; *hp*, Hypostracumfalte; *f*, Fältchen am Rande. Zeiss A, Seibert 0.

Fig. 18 *a*. Querschnitt durch den hinteren Mantelrand von derselben. Bezeichnung und Vergrößerung wie Fig. 18.

Fig. 19. Medianschliff durch die Schale von Gibbula magus. *hp*, Hypostracum. Wenig vergrößert.

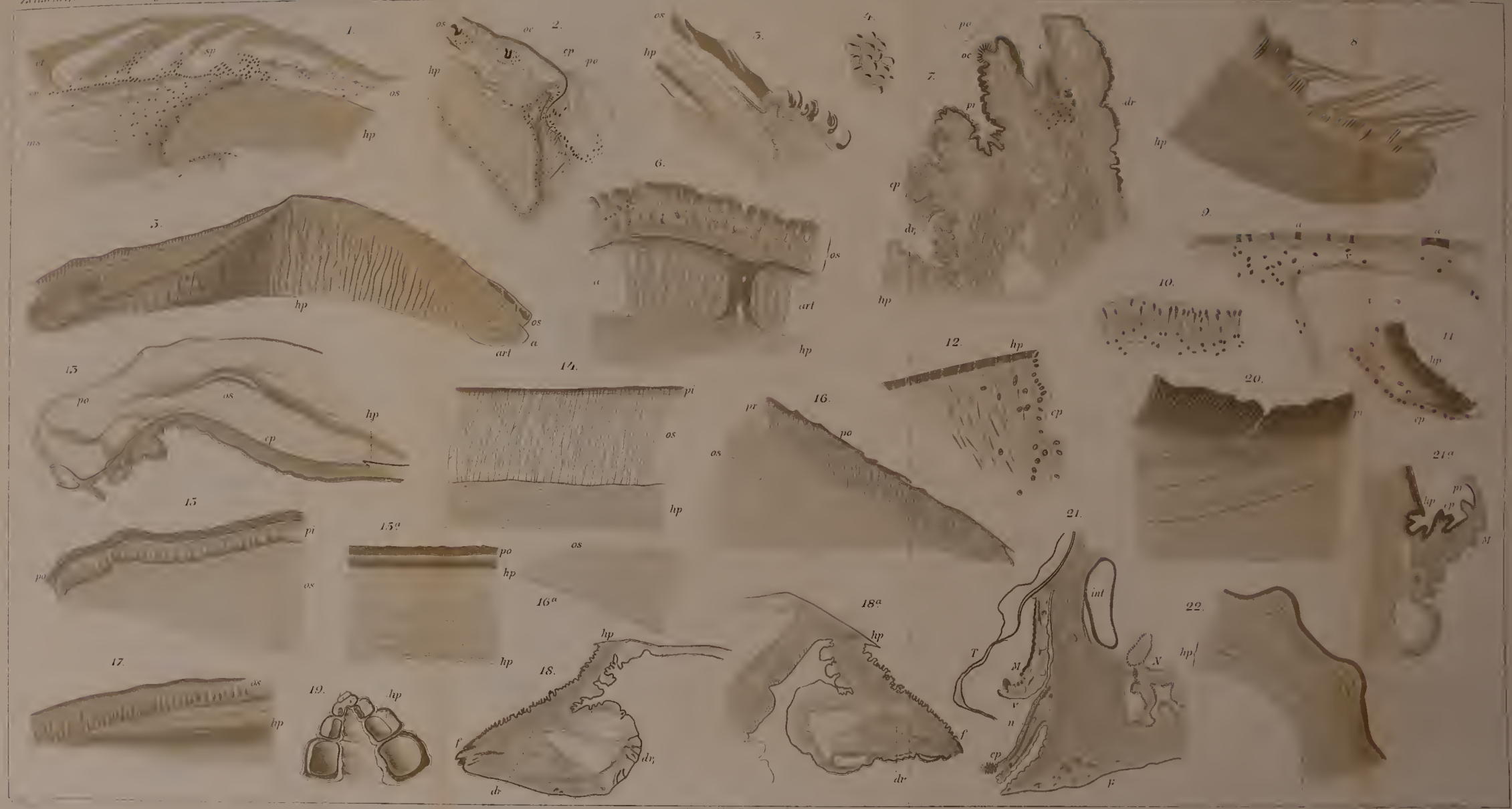
Fig. 20. Querschliff des Schalenrandes von Haliotis tuberculata. *pi*, Pigmentschicht. Seibert, I, 1.

Fig. 21. Theil eines Querschnittes durch Haliotis tuberculata. *F*, Fuß; *ep*, Epipodium; *n*, Nerv desselben; *v*, Blutgefäß; *N*, centrales Nervensystem (Pedal- und Pleuralganglien); *int*, Eingeweide; *M*, Mantel; *T*, entkalkte Schale. Zeiss, A/2, 2.

Fig. 21 *a*. Linker Mantelrand *M* von derselben. Übrige Bezeichnung wie Fig. 7.

Fig. 22. Querschliff durch das Hinterende der Schale von Dentalium. *hp*, Hypostracum. Seibert, I, 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1882-1893

Band/Volume: 55

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

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. 220-251