

Zur Lokomotion bei Naticiden (*Gastropoda Prosobranchia*)

(Kurze Mitteilung über Schwimmbewegungen bei *Polynices josephinus* RISSO)

Von ERICH ZIEGELMEIER

Aus der Zoologischen Station Neapel und
der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt

(Mit 2 Abbildungen)

Während der Untersuchungen an der Zoologischen Station Neapel¹⁾ im Frühjahr 1957, die sich mit dem Nahrungserwerb bei den mediterranen Naticiden = *Natica hebraea*, *N. millepunctata* LM. und *Polynices josephinus* Risso²⁾, vor allem mit der Art und Weise, die Beutetiere, hauptsächlich Muscheln, zu überwältigen und deren Schalen zu durchbohren, insbesondere sich aber mit der Klärung der Funktion der „Bohrdrüse“ befaßten, konnte außer den von WEBER (1924, 1926) beschriebenen Lokomotionsarten (Kriechen, Umdrehen und Eingraben) eine weitere Bewegungsform bei *P. josephinus* beobachtet werden, das Schwimmen.

Die im Golf von Neapel am häufigsten vorkommende Nabelschnecke *Polynices josephinus* ist nach WEBER (1926) der „ausgeprägte Typ“ der Naticiden. Sie gehört mit zu den aktivsten Vertretern der Familie in den europäischen Meeresgebieten. Während *Natica hebraea*, *N. millepunctata*, auch die beiden *Lunatia*-Arten der südlichen Nordsee *L. nitida* und *L. catena* bei Reizungen, z. B. Herausnehmen aus dem Aquarium, sich sofort in die Schale zurückziehen und meist lange mit eingeklapptem Operculum nach dem Wiedereinsetzen auf der Sedimentoberfläche liegen bleiben, zieht *P. josephinus* außerhalb des Wassers kaum ihre Kriechsohle ein. Erst bei stärkerer Reizung der Schnecken, wie Zertrümmern des Gehäuses, zieht sich das Tier völlig zurück unter gleichzeitigem Ausstoßen des „Schwellwassers“ in kleinen Fontänen aus einigen Stellen am Rand des Fußes. Im Gegensatz zu *Natica hebraea* und *N. millepunctata* besitzt *P. josephinus* die Fähigkeit, durch Wasseraufnahme den Fuß nach vorn und hinten sowie seitlich beliebig stark auszudehnen

¹⁾ Die Arbeiten konnten nur mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der an dieser Stelle besonderer Dank ausgesprochen wird, durchgeführt werden.

²⁾ Wegen der breiten Schale mit wenig erhobenen Gewinde und der eiförmigen Gehäusemündung, wegen des hornigen Operculums sowie des mit einer dicken Schwiele fast ausgefüllten Nabels ist es notwendig, auf Grund dieser mit der Gattungsdiagnose nach THIELE (1931) für *Polynices* in der Familie der Naticidae übereinstimmenden Merkmale den Artnamen „*Natica josephinia*“ mit „*Polynices josephinus*“ — ebenfalls von RISSO aufgestellt — zu ersetzen.

(SCHIEMENZ 1884/87). Hierin liegt auch der Grund, weshalb *P. josephinus* sich bei einer für sie „harmlosen“ Störung nicht vollkommen in das Gehäuse zurückzieht: das Tier müßte jedesmal erst den größten Teil des Schwellwassers loswerden.

Dieser besondere Bauplan des Fußes, weiterhin die meist hochgezogenen, fast das gesamte Gehäuse bedeckenden Lappen des Metapodiums, die „Fuß-“ oder „Schalenlappen“, schließlich die flache Schalenform verleihen dieser Art einen Habitus, der sich, mit Ausnahme von *Lunatia catena*, die in ihrer Gestalt beim Kriechen auf glattem Untergrund — nicht in ihrem Verhalten — *P. josephinus* am nächsten kommt, von dem der anderen Vertreter der Familie z. T. wesentlich unterscheidet. So lassen auch die Besonderheiten in der Form und in den Funktionen des Pro- und Metapodiums vermuten, daß sich für diese Nabelschnecke Möglichkeiten von Bewegungen ergeben können, zu denen die anderen Arten nicht fähig sind.

Bereits während der ersten Tage des Aufenthaltes an der Zoologischen Station Neapel konnte in einer runden Glasschale, in der etwa 20 große *Polynices* als Untersuchungsmaterial in das Laboratorium gebracht worden waren und einige Minuten ruhig standen, erstmalig beobachtet werden, daß sich ein Tier durch heftiges Auf- und Abwärtsschlagen des weit nach vorn ausgestreckten Propodiums aus dem „Gedränge“, das beim Umherkriechen der Schnecken in dem verhältnismäßig kleinen Gefäß notgedrungen entstehen mußte, zu entkommen versuchte. Diese Beobachtung und die Vermutung, daß es sich um einen „Fluchreflex“ handeln könnte, gaben den Anlaß, im weiteren Verlauf der Untersuchungen nebenher auf dieses Verhalten der Tiere zu achten.

Zu dem Zweck sind einige Versuche durchgeführt worden, die etwas über die Auslösung des Fluchreflexes aussagen sollten. Es wurden zunächst zwei Faktoren angenommen: 1. Sauerstoffmangel und 2. Berührungsreize. Die Versuche ergaben, daß die Schnecken vor allem auf Berührungsreize reagierten. Häufig genügte das Anstoßen der lebhaft umherkriechenden *Polynices* mit einem Glasstab; dabei war es gleich, ob das Tier am Vorder- oder Hinterfuß berührt oder an das Gehäuse gestoßen wurde. Die Reaktion trat auch ein, wenn eine „schwimmfähige“ Schnecke beim Umherkriechen im sedimentlosen Becken auf ein anderes Tier stieß. Das Schwimmen von *P. josephinus* ist nicht sehr häufig zu beobachten, vermutlich führen diese Bewegungen nur völlig intakte und gesunde Schnecken aus. Die Versuche zur Bestätigung dieser Annahme und bezüglich der Reflexauslösung konnten wegen der anderen vorrangigeren Arbeiten nicht intensiv genug durchgeführt werden, sie erheben deshalb auch nicht den Anspruch auf Vollständigkeit und wären bei einer der nächsten Arbeitsmöglichkeiten an der Station eingehender fortzuführen. Die vorliegende Darstellung soll zunächst auch nur dem Zweck dienen, über die bei *P. josephinus* erstmalig beobachteten Schwimmbewegungen kurz zu berichten.

WEBER (1926) beobachtete bei *P. josephinus* „gelegentlich“, wenn diese längere Zeit im Aquarium auf dem glatten Glasboden umhergekrochen waren, eine Bewegung, die er „als übertriebene, bzw., da sie ohne den Widerstand des Sandes geschieht, als scheinbar übertriebene Grabbewegung“ auffaßte. Es werden dabei zwei Formen unterschieden, eine „schaukelnde“ und eine „ebene“ Form. Die letztere Art der Fortbewegungsversuche auf dem glatten Untergrund durch abwechselndes Schwellen des Pro- und Metapodiums „er-

klärt vollkommen die Vorwärtsbewegung der unter dem Sand befindlichen Schnecke in horizontaler Richtung“. Während die Kriechsohle bei der ebenen Form auf dem Glasboden bleibt, wird bei der schaukelnden durch abwechselndes Schwellen und nacheinander erfolgendes Hochbiegen des Vorder- und Hinterfußes der Schneckenkörper in die „Schaukelbewegung“ versetzt, mit dem Gehäuse als Drehpunkt. WEBER versuchte diese schaukelnde Bewegung so zu deuten, „daß eine Schnecke, die durch die gewöhnliche Grabbewegung etwa bis zum Ende des Hinterfußes im Sand verschwunden ist, nun durch die Schaukelbewegung rasch eine etwas größere Tiefe erreicht“.

Nach den jetzt in Neapel gemachten Beobachtungen bei *P. josephinus* muß angenommen werden, daß die von WEBER beschriebene Schaukelbewegung wahrscheinlich nichts mit dem Eingraben in den Boden zu tun hat, sondern in enger Beziehung zu der Bewegung steht, die, wie im folgenden dargestellt, als „Schwimmen“ zu bezeichnen ist.

Es lassen sich auch bei dieser Lokomotionsart zwei Formen unterscheiden:

1. Bewegungen, die in der Normallage, d. h. während des Kriechens von *P. josephinus* auf dem Glasboden eines Aquariums ausgeführt werden, und
2. das Schwimmen in der Rückenlage mit dem Gehäuse nach unten.

Am häufigsten ist die erstere Form zu beobachten. Die im sedimentlosen Becken umherkriechenden Schnecken beginnen nach dem oben erwähnten Reizen mit einem nur ganz kurze Zeit dauernden leichten „Wippen“, ähnlich den WEBERSCHEN Schaukelbewegungen, dann aber biegt das Tier sein Propodium stark nach oben, fast bis zur Vorderwand des Gehäuses und schlägt es — etwa wie der Geräteturner einen Kippschwung am Hochreck ausführt — sofort wieder in die Ausgangsstellung zurück, wobei der vordere Teil des Propodiums etwas nach unten gebogen wird (Abb. 1 a). Durch diese Bewegung des Vorderfußes wird der Schneckenkörper vom Untergrund abgehoben und ganz wenig nach vorn geschoben. Das Hinterende der Kriechsohle bleibt mit dem Boden in Berührung. Der Streckengewinn ist bei diesen, wohl nur bedingt als „Schwimmen“ zu bezeichnenden Bewegungen ganz gering. Das wird verständlich, wenn wir die Wirkungen des zurück- und vorschlagenden Propodiums etwas genauer verfolgen. Der vordere Schneckenfuß kann nach oben stark, d. h. in Richtung auf das Gehäuse zu, jedoch nach unten nur sehr gering umgebogen werden. Die größte Ruderwirkung tritt verständlicherweise dann ein, wenn das Propodium nach oben geschlagen wird. Da nach den bisherigen Beobachtungen die Intensität der beiden Propodiumbewegungen nach oben und in die Ausgangslage zurück ziemlich gleich ist, ergibt sich, daß die durch den „Kippschwung“ verursachte Wirkung durch das Zurückschlagen des Propodiums nach oben stark gehemmt oder fast aufgehoben wird. Während der Schneckenkörper sich durch den Kippschwung vom Boden hebt, wird durch das Hochschlagen des Fußes die Schnecke wieder an den Untergrund gedrückt (Abb. 2 a). So sind die Fortbewegungsversuche in der Normallage, bei denen eine Verlagerung des Schneckenkörpers hauptsächlich in der Vertikalen und weniger in der Horizontalen erreicht wird, möglicherweise als intensivere Schaukelbewegung aufzufassen, wobei das Metapodium allerdings nicht vom Boden gehoben wird. Sicher stellen sie aber eine Vorstufe zu den Bewegungen dar, die in der Rückenlage zum Schwimmen und damit zum eigentlichen Fluchtreflex führen.

Meist waren diese Schwimmbewegungen bei *Polynices* zu beobachten, die sich, wie eingangs geschildert, in größerer Anzahl in den kleinen Transport-

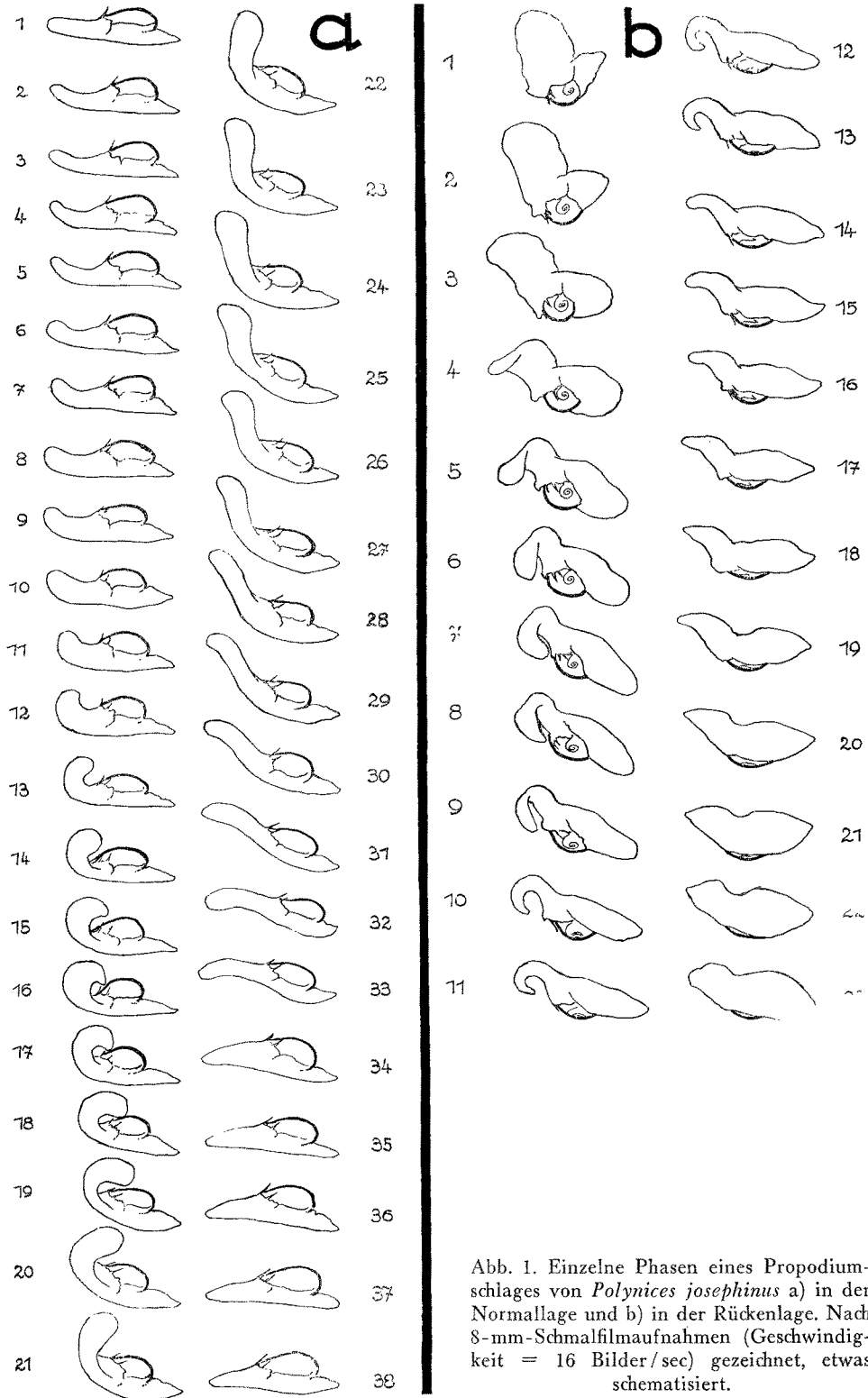


Abb. 1. Einzelne Phasen eines Propodiumschlages von *Polynices josephinus* a) in der Normallage und b) in der Rückenlage. Nach 8-mm-Schmalfilmaufnahmen (Geschwindigkeit = 16 Bilder/sec) gezeichnet, etwas schematisiert.

gefäßen befanden, gelegentlich aber auch bei Schnecken, die auf dem Glasboden eines Aquariums umherkrochen und, wie beschrieben, gereizt wurden. Während der Propodiumbewegungen in der Normallage, bei denen die Tiere meist nach beiden Seiten mehr oder weniger pendeln, dreht sich die Schnecke dann um die Längsachse der Kriechsohle so, daß ihr Gehäuse nach unten gelangt (Abb. 1 b). Die in der Normallage begonnenen Propodiumschläge werden in der Rückenlage mit gleicher Intensität und Geschwindigkeit (ein Propodiumschlag, d. h. Zurückschlagen des Fußes und wieder in die Ausgangsstellung bringen dauert 1 bis 2 Sek.) fortgesetzt, jedoch mit anderem Erfolg. Der Schneckenkörper wird jetzt vom Untergrund abgehoben und nach

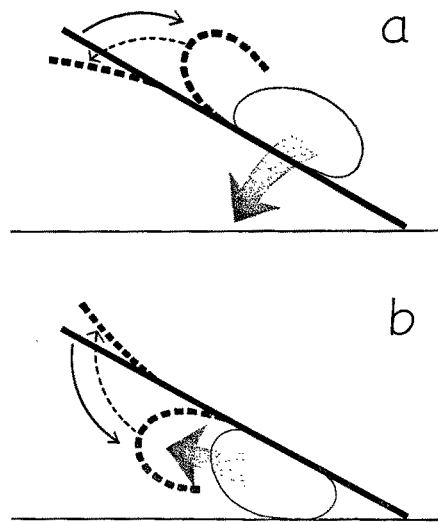


Abb. 2. Schematische Darstellung der Ruderwirkung des Propodiumschlages a) in der Normallage, b) in der Rückenlage. Die beiden gepunkteten breiten Pfeile geben die Richtung der Verlagerung des Schneckenkörpers an.

vorn gezogen (Abb. 2 b). Die mit einem Propodiumschlag zurückgelegte Strecke beträgt bei einem größeren Tier etwa 3—5 cm. Das Schwimmen erfolgt ruckartig im Rhythmus der Bewegungen des vorderen Schneckenfußes. Diese Fortbewegungsart könnte am ehesten verglichen werden mit den Schirmbewegungen einer schräg nach oben schwimmenden Meduse, oder mit dem bei *Pecten* gelegentlich zu beobachtenden Schwimmen, bei dem die Muscheln normal, also mit den freien Schalenrändern voran, sich ruckweise durch das Wasser bewegen.

Literaturverzeichnis

- Schiemanz, P., 1884: Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. I. Teil. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel 5.
 — 1886/87: II. Teil. Ebenda 7.
 Thiele, J., 1931: Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Bd. 1. Jena.
 Weber, H., 1924: Über arhythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchiern. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 2.
 — 1926: Über die Umdrehreflexe einiger Prosobranchier des Golfs von Neapel. Ein Beitrag zur Bewegungsphysiologie und Reflexbiologie der Gastropoden. Ebenda 3.