Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von Crepidula fornicata L. (Gastropoda Prosobranchia).

Von Bernhard Werner

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt, in der Bundesforschungsanstalt für Fischerei (Mit 22 Abbildungen und 2 Tabellen im Text)

Inhaltsübersicht

A. Einleitung S. 169 — B. Material und Methode S. 172 — C. Allgemeine Angaben über die Fortpflanzung und Entwicklung der Pantoffelschnecke S. 173 — D. Die Anatomie des Veligers kurz nach dem Schlüpfen S. 177 — E. Der Nahrungserwerb des Veligers S. 194 — F. Die Entwicklung bis zur Metamorphose und die Anatomie der Veliconcha S. 197 — G. Beobachtungen über den Vorgang der Metamorphose S. 204 — H. Die Bildung des Gehäuses und die Symmetrieverhältnisse S. 206 — I. Zusammenfassung S. 213 — K. Literaturverzeichnis S. 214.

A. Einleitung

Die Prosobranchier zeigen ebenso wie in ihrer Morphologie und Biologie auch in ihrer Entwicklung eine bemerkenswerte Mannigfaltigkeit der Erscheinungen. Lebour (1937) hat eine umfassende Übersicht über die Fülle der verschiedenen Möglichkeiten in der Art der Eiablage und der Entwicklung gegeben, und Thorson (1935, 1936, 1940 a, b, 1946, 1950, 1952) hat sie in seinen Arbeiten über die Entwicklung und Ökologie der Larven wirbelloser Meerestiere in ihrer biologischen Bedeutung dargestellt und diskutiert. Danach lassen sich im wesentlichen drei große Gruppen unterscheiden.

Der ursprüngliche Typ des Ausstoßens der einzelnen Eier ins freie Wasser ist verbunden mit ihrer planktischen Entwicklung über ein primitives trochophora-ähnliches Larvenstadium. Dieser Entwicklungstyp (a), bei dem die planktische Phase primär den gesamten Entwicklungsgang vor dem Erreichen des Bodenstadiums umfaßt, ist auf einen Teil der Archaeogastropoda beschränkt; ein gutuntersuchtes Beispiel ist die Entwicklung von Patella (Patten 1886, Smith 1935). Bei dem anderen Teil der Archaeogastropoda, wie auch bei den Mesogastropoda und Stenoglossa werden die Eier von gallertigen oder zu Kapseln geformten Hüllen umgeben und werden entweder einzeln angeheftet oder — seltener — ins freie Wasser ausgestoßen. Die bei weitem häufigste Form der Eiablage ist jedoch der Einschluß einer kleineren oder

größeren Zahl von Eiern in eine Eikapsel und die Bildung von Eigelegen. Dabei kann die Entwicklung eine indirekte sein; bei diesem Entwicklungstyp (b) entwickeln sich die Eier in den Hüllen nur bis zum Stadium des Veligers, der typischen Larve der Prosobranchier. Nach dem Ausschlüpfen lebt der Veliger kürzere oder längere Zeit im Plankton und beendet das freie Larvenleben mit einer charakteristischen Metamorphose zum Bodenstadium. Der Entwicklungstyp (c) schließlich ist dadurch gekennzeichnet, daß die ganze Entwicklung innerhalb der Eihülle bzw. der Eikapsel erfolgt, so daß ein kriechendes Jungtier ausschlüpft. Die zahlreichen verschiedenen Arten der Eiablage und der Brutpflege und besonders der Formenreichtum der Eigelege geben den Entwicklungstypen (b) und (c) ihr vielfältiges und buntes Bild. Ein nicht allzuhäufiger, weiter entwickelter Spezialfall des Typs (c) ist die Viviparie; nur in wenigen seltenen Fällen ist sie mit dem Vorhandensein eines pelagischen Stadiums verbunden.

In der Regel läßt sich eine Parallelität zwischen der Größe und Zahl der Eier und ihrer Entwicklung nach dem Typ (b) oder (c) nachweisen. Bei der indirekten Entwicklung über ein pelagisches Larvenstadium sind die Eier meist klein und werden in großer Zahl erzeugt, während für den Typ (c) durchweg die Bildung einer geringeren Zahl größerer Eier charakteristisch ist. Diese Regel gilt jedoch nicht uneingeschränkt; insbesondere trifft sie in den Fällen nicht zu, bei denen durch die Bildung von Nähreiern die Nahrungsaufnahme der Embryonen innerhalb der Eihüllen sichergestellt ist.

Die planktische Larve, die beim Entwicklungstyp (a) gebildet wird, ist die ursprünglichere und läßt sich aus der Anneliden-Trochophora ableiten. Ein trochophora-ähnliches Stadium tritt auch bei der Entwicklung zum typischen Veliger auf, ist dann aber nur ein embryonales Zwischenstadium. Beim Entwicklungstyp (c) ist auch der Veliger ein vorübergehendes Embryonalstadium vor dem Ausschlüpfen aus den Eihüllen. Bei Süßwasserprosobranchiern wie Paludina erscheint diese direkte Entwicklung am weitesten fortgeschritten, da hier kein eigentliches Velum mehr ausgebildet wird.

Die Entwicklungstypen (b) und (c) kommen bei nahe verwandten Arten und Gattungen vor, so daß es nicht möglich ist, aus der Stellung im System auf die Entwicklung zu schließen (Thorson 1936, p. 40; vgl. u. S. 175, Tab. 1). Es sind sogar Einzelfälle beschrieben, bei denen die Entwicklung innerhalb der gleichen Art an verschiedenen Fundorten nach dem einen oder anderen Typ verläuft (Rasmussen 1944, 1951; Thorson 1946, 1950). Auch aus der speziellen Lebensweise und der Bindung an bestimmte Biotope ist kein allgemeiner Schluß auf die Entwicklungsweise möglich, da Formen gleicher Lebensweise, die in denselben Biotopen vorkommen, ganz verschiedene Entwicklungsweisen haben können, wie Lebour (1937, p. 107 f.) betont hat. Indessen haben die erwähnten Untersuchungen von Thorson speziell auch für die Prosobranchier gezeigt, daß in großräumigen Bereichen der Klimafaktor doch von ausschlaggebender Bedeutung ist. Die Formen der Tiefsee, der arktischen und antarktischen Meere weisen durchweg die direkte Entwicklung nach dem Typ (c) auf, während bei den Bewohnern des Schelfs die Zahl der Arten mit der pelagischen Entwicklung nach dem Typ (b) in Richtung auf die gemäßigten Zonen mehr und mehr zunimmt. In den tropischen Meeren endlich wird das Bild der Entwicklung fast ausschließlich durch diesen Typ bestimmt (vgl. Ostergaard 1950). Abweichungen von dieser für die großen Lebensbereiche geltenden Regel treten im Litoral der gemäßigten Zonen auf, wo der Prozentsatz der Arten mit direkter Entwicklung stellenweise größer als der von Arten mit planktischem Veligerstadium sein kann. Diese Abweichungen sind wahrscheinlich mit den extremen Lebensbedingungen zu erklären, denen die Bewohner der verschiedenen Zonen des Litorals ausgesetzt sind.

Wie Lebour (1933, 1934) gezeigt hat, spielen die Veligerlarven der Prosobranchier im marinen Plankton der gemäßigten und warmen Zonen sowohl durch ihre Häufigkeit, wie auch insbesondere durch ihre planktotrophe Lebensweise und gleichzeitig durch ihre Bedeutung als Nahrung für andere Tiere im Stoffhaushalt des Meeres eine große Rolle. Gleichwohl ist die Entwicklungsgeschichte erst für wenige Arten eingehender untersucht worden. Die älteren Arbeiten befassen sich entweder ausschließlich mit der Eifurchung und frühen Embryonalentwicklung oder sind an Formen durchgeführt, die sich nach dem Typ (a) und (c) entwickeln (vgl. die Übersichten bei Ankel 1936 b, Korschelt-Heider 1936, Crofts 1937). Das gilt in gleicher Weise auch für die neueren Untersuchungen, in denen die Entwicklungsgeschichte und Organogenese der Prosobranchier eingehender behandelt wird; zu nennen sind hier vor allem die Arbeiten von Smith (1935), Crofts (1937), Moritz (1939) und Franc (1943).

Dagegen ist die Entwicklung des planktischen Veligers vom Schlüpfen aus der Eikapsel bis zur Metamorphose m. W. noch bei keiner Art eingehend beschrieben. Ansätze dazu finden sich in den Arbeiten von Bobretzky (1877) und besonders von Pelseneer (1911), doch beziehen sich ihre Untersuchungen nur auf einzelne Stadien und nicht auf die vollständige Entwicklungsreihe. Die Ursachen für die im Vergleich zu anderen Larvenformen mariner Wirbelloser geringe Berücksichtigung der Prosobranchierveliger liegen wahrscheinlich darin, daß sie wegen ihres häufigen Pigmentreichtums und ihrer Undurchsichtigkeit, vor allem aber auch wegen ihrer Eigenschaft, sich bei der geringsten Reizung vollständig in die Larvenschale zurückzuziehen und den Körper bis zur Unkenntlichkeit der einzelnen Organe zu kontrahieren, entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stets erhebliche Schwierigkeiten entgegenstellen. So ist es wohl zu erklären, daß beispielsweise weder in den Spezialarbeiten noch in den Lehr- und Handbüchern m. W. eine ausreichende Darstellung der Anatomie eines planktischen Prosobranchierveligers zu finden ist.

Weiterhin ist es zumeist schwierig, aus Planktonfängen sämtliche Entwicklungsstadien einer lückenlosen Reihe bei einer einzelnen Art zu erhalten. Nur Lebour (1931) ist es gelungen, die Larven von Nassarius reticulatus vom Schlüpfen bis zur Metamorphose aufzuziehen; doch gibt diese Autorin nur eine allgemeine Beschreibung der Entwicklung, ohne insbesondere auf die morphologisch-anatomischen Verhältnisse näher einzugehen.

Die hier bestehenden Lücken wenigstens teilweise auszufüllen, ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, für die der Beginn der Vorarbeiten schon längere Zeit zurückliegt. Der Veliger von Crepidula fornicata L. eignet sich wegen seiner Größe und wegen seiner nicht allzustarken Pigmentierung gut für die Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Verhältnisse. Daher dient er bereits seit Jahren in den Kursen der Biologischen Anstalt Helgoland als Anschauungsmaterial für den Typ des Prosobranchierveligers. Außerdem sind die Larven wegen der Häufigkeit dieser Art im nordfriesischen Wattenmeer vom Frühjahr bis zum Herbst in großen Mengen zu erhalten; vor allem aber ist es bei geeigneten Hälterungsbedingungen ohne

Schwierigkeit möglich, sie über die ganze pelagische Periode bis zur Metamorphose zu züchten.

Conklin (1897) hat in seiner klassischen Arbeit die Entwicklung von Crepidula fornicata L. vom Ei bis zu einem bestimmten Embryonalstadium vor Erreichen der Schlüpfreife eingehend untersucht. Der ursprüngliche Plan, die anschließende Phase vom Schlüpfen aus der Eikapsel über die planktische Periode bis zur Metamorphose sowohl morphologisch-anatomisch wie histologisch in allen Einzelheiten zu verfolgen, mußte wegen anderer Arbeiten zurückgestellt werden. Als Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen, die sich vor allem auf die Lebendbeobachtungen stützen, werden daher im folgenden nur die Anatomie des Veligers kurz nach dem Schlüpfen, sein Nahrungserwerb sowie die wichtigsten Veränderungen bis zur Metamorphose behandelt. Außerdem wird dabei besonders die Bildung des Gehäuses berücksichtigt, weil sie die Entstehung der definitiven Körperform am besten erkennen läßt.

Auf die Aufgabe, die zahlreichen Prosobranchierveliger des Planktons bestimmten Arten zuzuordnen, kann hier nur andeutungsweise hingewiesen werden; sie ist von Lebour in zahlreichen Einzelarbeiten in Angriff genommen worden, deren Ergebnisse 1937 zusammengefaßt wurden. Ebenso sind in den Arbeiten von Dawydoff (1940), Franc (1943, 1950), Habe (1953), Knudsen (1950), Lebour (1945), Ostergaard (1950), Pelseneer (1911), Rasmussen (1944, 1951), Smidt (1951), Suzuki (1935), Thorson (1935, 1940 a, b, 1946) und Vestergaard (1935) die Veliger zahlreicher Prosobranchier beschrieben.

Die wichtigsten Artunterscheidungsmerkmale sind:

a) beim Weichkörper: Größe, Form, Pigmentierung des Velums und des Fußes; simultane oder konsekutive Bildung der Tentakel; Ausbildung des Verdauungstraktus, Ausbildung der Radula, Vorhandensein einer Proboscis (selten); ferner bei manchen Arten die Bildung der Fußdrüsen; im übrigen lassen sich für die Teile des Weichkörpers innerhalb der Schale wohl nur Farbunterschiede angeben:

b) bei der Schale: einfache oder doppelte Ausbildung (letztere bei der sog. Echinospira-Larve); Größe, Form, Färbung, Skulptur, Zahl der Windungen, Windungssinn, Form des Operculums. Das Gehäuse besitzt gegen Ende des Larvenlebens meist schon recht ausgeprägte Merkmale, so daß die Artbestimmung mit ihrer Hilfe am ehesten gelingen kann, ähnlich wie es auch bei den Larven der Lamellibranchier der Fall ist (vgl. Werner 1939, Thorson 1946, Rees 1950). Im ganzen sind zahlreiche Einzelbeschreibungen der Veliger der Prosobranchier nicht genau genug und berücksichtigen zu wenige sichere Merkmale, so daß eine allgemein brauchbare Vergleichsgrundlage noch fehlt, wie sie Rees (1950) für die Lamellibranchierlarven gegeben hat. Die sichersten Mittel der Artbestimmung sind bei den Prosobranchierlarven nach wie vor die eingehende Lebenduntersuchung und die Züchtung über die Metamorphose hinaus bis zum Bodenstadium.

Den Herren Prof. F. S. Russel, Marine Laboratory Plymouth, Prof. G. Thorson, Universitetets Zoologiske Museum Kopenhagen, Prof. A. Franc, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Prof. W. Kuhl, Institut für kinematische Zellforschung Frankfurt a. M., Dr. A. Zilch, Senckenberg-Museum Frankfurt a. M., und Dr. H. Kühl, Institut für Küsten- und Binnenfischerei Laboratorium Cuxhaven, möchte ich auch an dieser Stelle für ihre liebenswürdige Hilfe bei der Literaturbeschaffung danken.

B. Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden fast ausschließlich die Larven verwendet, die von selbst aus den Eikapseln ausgeschlüpft waren. Sie wurden in der Weise gewonnen, daß Ketten von erwachsenen Pantoffelschnecken im Frühjahr und Sommer in ein Flachbecken von 0,6 cbm Inhalt bei einem Wasserstand von ca. 0,20 m eingesetzt wurden. Hier wurden die Tiere in fließendem Seewasser

gehalten; die Wassertemperatur lag stets um einige Grade höher als im freien Wattenmeer. Die Weibchen stießen nach einiger Zeit die Larven aus, die sie z. T. schon beim Fang im "Brutraum" getragen hatten; teilweise laichten sie auch erst im Laboratorium ab. Auf diese Weise war es jederzeit möglich, große Mengen von Larven für die sofortige Untersuchung oder für die Aufzucht zu erhalten. In großen, ca. 4,5 cbm fassenden Zuchtbecken mit einem Wasserstand von ca. 1,0 m konnten die Larven bei geringer Wassererneuerung bis zur Metamorphose und ebenso die Jungtiere bis zur Geschlechtsreife gezüchtet werden. Der Nahrungsgehalt des grobfiltrierten und nur einmal verwendeten, also nicht zirkulierenden Seewassers erwies sich als vollkommen ausreichend für die normale Entwicklung, so daß sich eine zusätzliche künstliche Fütterung erübrigte.

Die einzelnen Larvenstadien wurden hauptsächlich lebend untersucht. Als gutes Hilfsmittel für die Prüfung der Organisation erwies sich das Verfahren, die Larven einige Tage in kleineren Kulturgläsern ohne jede Wassererneuerung und ohne zusätzliche Fütterung zu halten und sie so vollständig hungern zu lassen. Sie werden dann sehr durchsichtig und lassen alle anatomischen Einzelheiten wesentlich besser erkennen als die normalen Larven aus dem Plankton des freien Wassers oder aus den Larvenzuchten in den großen Zuchtbecken. Die Hungermethode kann bedenkenlos angewendet werden, weil durch den Vergleich der Hungertiere mit den normalen Larven evtl. auftretende anormale Entwicklungserscheinungen als solche leicht erkannt werden können. Doch zeigte sich bei allen Versuchen, daß eine anormale Organbildung nicht auftrat, daß vielmehr die Wirkung des Hungers nur in einer verzögerten Entwicklung und in einem verringerten Wachstum bestand.

Da sich die Larven im Deckglaspräparat meist sehr schnell in die Schale zurückziehen, ist es notwendig, sie zu betäuben. Die schonendste Methode ist die Zufügung einiger kleiner Kristalle von Kokain (Cocainum hydrochloricum) vom Rande her. Eine geringe optimale Konzentration darf nicht überschritten werden, da die zarten Larven sonst auch im ausgestreckten Zustand zu schrumpfen und zu zerfallen beginnen.

Für die Herstellung von Totalpräparaten wurden die betäubten und gut ausgestreckten Larven mit Sublimat-Seewasser, für histologische Zwecke mit Bouin's Gemisch fixiert. Vorsichtige Stückfärbung ohne Säuredifferenzierung, da sich andernfalls die verkalkten Schalen auflösen. Schnittfärbung mit Hämatoxylin und Pikroindigokarmin. Die Zeichnungen der Larven wurden, wenn nicht anders angegeben, nach lebenden Tieren mit dem Abbé'schen Zeichenapparat von Leitz angefertigt.

C. Allgemeine Angaben über die Fortpflanzung und Entwicklung der Pantoffelschnecke

Literatur: Chipperfield (1951), Coe (1936, 1938, 1942, 1949), Conklin (1897), Korringa (1952), Lebour (1937), Orton (1909, 1912, 1912—1913, 1922, 1937, 1952), Thorson (1940, 1946), Werner (1948, 1949).

1. Wie zuerst Orton (1909) beschrieben hat, ist *Crepidula fornicata L.* ein proterandrischer konsekutiver Hermaphrodit, bei dem infolge der festsitzenden Lebensweise die Bildung von Dauerketten aus verschiedengeschlechtigen Tieren auftritt. Im Gegensatz zu den anderen Gattun-

gen und Arten der Familie Calyptraeidae, bei denen die Ketten meist nur aus je 1 Männchen und Weibchen bestehen, ist für C. fornicata die Bildung von Dauerketten aus zahlreichen Tieren verschiedenen und gleichen Geschlechts typisch. In einer solchen spiralig nach rechts gewundenen Kette sind die unteren größeren, meist älteren Tiere funktionsfähige Weibchen, die oberen kleineren, durchweg jüngeren Tiere funktionsfähige Männchen, während eines oder mehrere der mittleren Tiere in der Umwandlung von der männlichen in die weibliche Phase begriffen sein können. In dieser Umwandlungsphase sind die Tiere vorübergehend funktionslos.

2. Die Geschlechtsreife tritt nach den eigenen Untersuchungen meist zu Beginn des zweiten Lebensjahres ein; doch können im Laboratorium gezüchtete Jungtiere, die von Larvenzuchten des Frühsommers stammen, bereits gegen Ende des gleichen Jahres die funktionsfähige männliche Phase erreichen. Isolierte Männchen, die sich im Frühjahr des zweiten Jahres in die weibliche Phase umwandeln, oder auch die Jungtiere, die die männliche Phase überschlagen, erreichen die funktionelle weibliche Phase erstmals im Sommer des zweiten Lebensjahres mit einer Größe von 15—20 mm; das eindeutige Kriterium hierfür war die Eiablage.

Die Laichzeit dauert im nordfriesischen Wattenmeer von März-April bis in den Oktober hinein. Auf die schon früher vermutete Abhängigkeit des Beginns der Laichzeit von den Wassertemperaturen (WERNER 1948) weisen auch die neueren Beobachtungen von Chipperfield (1951) hin; doch liegt die "kritische Laichtemperatur", bei der die Laichtätigkeit beginnt, nach meinen Beobachtungen bei etwa 7° C, also um einige Grade niedriger als der von Chipperfield angegebene Wert von 10° C (50° F).

Bei günstigen Ernährungsbedingungen kann ein Weibchen mehrmals im Laufe einer Laichperiode ablaichen, wie eigene Laboratoriumsbeobachtungen gezeigt haben, und wie von Chipperfield auch für die Tiere des freien Wassers bestätigt wird.

- 3. Die Weibchen treiben Brutpflege und heften die Eikapseln unter ihrem Gehäuse an dem Ansatzkörper in einem "Brutraum" an, der von dem Ansatzkörper und von dem durch die breiten Nackenlappen vergrößerten Vorderkörper gebildet wird. Die Eikapseln werden in einem ungeformten Zustand einzeln aus der weiblichen Geschlechtsöffnung abgegeben und erhalten durch einen besonderen Formungsprozeß in einer Einfaltung des Propodiums die definitive, anfangs flach-dreieckige, später flachballon-ähnliche Gestalt mit einem dünnen Stiel (Werner 1949). Der Durchmesser einer Eikapsel beträgt 2—4 mm. Etwa 60—80 Eikapseln mit je 200—400 Eiern sind zu einem Eigelege vereinigt, bei dem die Stiele der einzelnen Eikapseln in einer gemeinsamen Haftplatte zusammenlaufen. Die Zahl der Eier und Eikapseln hängt von der Größe, vom Alter und vom Ernährungszustand der Weibchen ab und unterliegt daher erheblichen Schwankungen. Die o. a. Werte gelten für erwachsene Weibchen von 30—40 mm Schalenlänge aus dem nordfriesischen Wattenmeer; die Zahl der bei einer Eiablage erzeugten Eier beträgt also 10 000—30 000.
- 4. Der Entwicklungsmodus kann bei nahe verwandten Arten verschieden sein. Eine Übersicht über die ganze Familie nach der mir zugänglichen Literatur ist in der Tab. 1 gegeben, die dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse entsprechen dürfte.

Tabelle 1 Entwicklungsweisen bei den Gattungen und Arten der Familie Calyptraeidae

Gattung Art	(b), mit pelag. Larve Entwicklungstyp	Entwicklungstyp (c), direkte Entwicklung	Autor		
Calyptraea					
calyptraeiformis		+	Lamy 1928		
trochiformis		+	,,		
chinensis		+	u. a. Lebour 1937		
pellucida	+		Thorson 1940		
Crucibulum					
spinosum	+		Сов 1938		
$\dot{scutellatum}$	· +		Thorson 1940		
Crepidula					
fornicata	+		Conklin 1897		
plana	+		,,		
glauca		+	"		
(= convexa)					
adunca		+	79		
walshi	+		Ізнікі 1936		
arenata	+		Сое 1949		
lingulata	+		"		
nivea	+		**		
onyx	+		n		
aculeata		+	**		
norrisiarum		+	"		
williamsi		+	"		
perforans		+	"		
porcellana		+	Knudsen 1950		

Bei Crepidula fornicata beträgt die Dauer der Embryonalentwicklung in der im "Brutraum" des Muttertieres befindlichen Eikapsel, die sog. In kubationszeit, nach Conklin (1897) und Orton (1912) etwa 1 Monat. Chipperfield (1951) gelangt auf indirektem Wege, nämlich aus der Ermittlung des Beginns der Laichzeit und dem frühesten Auftreten der Larven im Plankton zu einer Dauer der Inkubationszeit von 21—28 Tagen im Frühjahr, bei einer Wassertemperatur von 10—12,8° C (50—55° F). Aus der Häufigkeit der Weibchen mit den jüngsten und ältesten Stadien bestimmt er in ähnlicher Weise für den Hochsommer eine wesentlich kürzere Dauer der Inkubationszeit von 10—14 Tagen.

Bei der Hälterung der erwachsenen Tiere für die Larvengewinnung wurden Aufzeichnungen über die Dauer der Inkubationszeit in größerem Umfang bislang nicht gemacht. Ihre genaue Ermittlung ist jedoch ohne Schwierigkeit möglich, wenn man im Frühjahr kurz vor Beginn der Laichzeit die untersten Weibchen der Ketten von ihren natürlichen Ansatzkörpern ablöst und sich an einer Glasplatte oder noch besser auf dem Boden einer flachen Petrischale anheften läßt, was meist ohne Schwierigkeit gelingt. Bei täglicher Kontrolle kann man so den Zeitpunkt der Eiablage und des Schlüpfens der Larven direkt an dem auf dem Boden der Glasschale angehefteten Eigelege ablesen. Nach den bisherigen, nicht systematisch durchgeführten Beobachtungen betrug die Inkubationszeit auch bei den im Laboratorium etwas höheren Wassertemperaturen selten unter 3 Wochen.

Für die Entwicklung der Embryonen in den Eikapseln ist noch zu erwähnen, daß niemals Hinweise für die Existenz von Nähreiern beobachtet werden konnten. Ebenso waren in den Eikapseln normalerweise stets alle Stadien gleichweit entwickelt, so daß auch kein "Kan-

nibalismus" nachzuweisen war, wie er nach Thorson (1940) bei Arten auftreten kann, bei denen die Larven innerhalb der Eikapseln verschieden weit entwickelt sind.

Die Entwicklung der durch den Dotter gelb gefärbten Eier läßt sich schon durch die äußere Untersuchung der Eikapseln aus der durch den fortschreitenden Dotterverbrauch bedingten Farbänderung erschließen. Die Farbe wechselt über Gelbbraun, Graubraun bis Graublau; dieser letztere Farbton zeigt an, daß der Dotter vollständig aufgezehrt ist, daß damit der Veliger die Schlüpfreife erlangt hat. Am Schlüpfvorgang ist das Muttertier durch ruckartiges Anpressen und Abheben des Gehäuses aktiv beteiligt. Die austretenden Larven sind zunächst durch eine schleimige Masse, die aus der Kapselflüssigkeit durch die Viskositätsänderung im Seewasser entsteht, zu Strängen vereinigt (vgl. Ostergaard 1950, p. 91). Die anfangs zähflüssige farblose Masse löst sich jedoch schnell im Seewasser, so daß die einzelnen Larven frei werden und nun in einem dichten Schwarm zur Wasseroberfläche aufsteigen. Diese Erscheinung wurde bei den frischgeschlüpften Larven regelmäßig in ganz der gleichen Weise beobachtet; sie kommt übrigens auch bei anderen Meerestieren vor, die Brutpflege treiben, z. B. bei der Auster Ostrea edulis. Das ist durch die langjährigen Versuche der künstlichen Austernzucht in der Biologischen Anstalt Helgoland bekannt (vgl. zu dieser Erscheinung auch Thorson 1946, p. 462). Erst nach einigen Stunden beginnt die mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung der Larven auf die gesamte zur Verfügung stehende Wassermasse. Wenn alle Larven aus dem Eigelege ausgeschlüpft sind, reißt das Muttertier mit Hilfe der Radula die leeren Eikapseln an der gemeinsamen Haftplatte ab und stößt sie aus, so daß sie neben dem Tier auf dem Boden des Flachbeckens liegen. Auf diese Weise läßt sich oftmals feststellen, welche Tiere abgelaicht haben, auch wenn sie nicht an einer Glasplatte angeheftet sind.

5. Die Dauer der planktischen Periode vom Schlüpfen bis zur Metamorphose und dem Übergang zum Bodenleben ist aus den Beobachtungen über das erste Auftreten der Larven im Plankton und der jüngsten Stadien auf dem Boden nur angenähert zu ermitteln. Darauf hat schon Chipperfield hingewiesen (1951, p. 68), der auf diese Weise zu einem Zeitraum von 35 Tagen während der Monate Mai-Juni kommt (vgl. Korringa 1952, p. 355).

Nach den eigenen Beobachtungen, die sich auf mehrere Larvenzuchten stützen, hängt die Dauer der freischwimmenden Periode wesentlich von der Wassertemperatur ab; sie betrug bei den Larvenzuchten meist 10—14 Tage. In einer einzelnen Zucht trat die Metamorphose bereits am 7. Tage auf und erreichte ihren Höhepunkt an den folgenden beiden Tagen (s. u. S. 198 u. Abb. 10), bei einer durchschnittlichen Wassertemperatur von 19,5° C. Da Temperaturen von dieser Höhe im freien Wattenmeer nur in warmen Sommern und nur für kurze Zeit in den Hochsommermonaten Juli-August erreicht werden, dürfte ein geschätzter Zeitraum von 14—20 Tagen für die Dauer der pelagischen Phase im freien Wasser den wirklichen Verhältnissen am nächsten kommen. Das steht in voller Übereinstimmung mit den alten Angaben von Conklin (1897, p. 17 f.), daß die Dauer der planktischen Entwicklung . . . "not less than two weeks nor more than three . . . " beträgt.

Für die Temperaturabhängigkeit der Dauer der planktischen Phase bei den Larven mariner Wirbelloser kann allgemein auf die zusammenfassende Darstellung bei Thorson (1950, p. 15 f.) verwiesen werden. An den Larven einer Muschelart, *Venus mercenaria*, die gleichfalls im Laboratorium gezüchtet wurden, haben neuerdings Loosanoff, Miller und Smith (1950) exakte

Untersuchungen zu dieser Frage angestellt; danach hängt die Dauer der pelagischen Phase eindeutig von der Temperatur ab.

Doch ist zu berücksichtigen, daß die metamorphosereisen Larven von Crepidula ebenso wie die Larven der meisten wirbellosen Bodentiere entsprechender Stadien die Fähigkeit haben, die pelagische Phase bei Eintreten ungünstiger Bedingungen oder bei Fehlen geeigneten Ansatzmaterials über die normale Dauer zu verlängern (vgl. Thorson 1946, 1950, 1952). Auch aus diesem Grunde gehören daher die Larven von Crepidula nach der Einteilung von Thorson (1946, p. 432) zu dem Typ mit einer langen planktischen Periode. Die Vermutung von Thorson (1. c. p. 451 f.), daß die Phase des freischwimmenden Larvenlebens bei den im Laboratorium gezüchteten Tieren wegen der im Vergleich zu den Verhältnissen im freien Wasser ungünstigeren Aufzuchtbedingungen durchweg verlängert sei, erwies sich nach dem Gesagten für die eigenen Larvenzuchten von Crepidula fornicata als unzutreffend.

6. Für die hier zu beschreibenden Beobachtungen stellen der Veliger kurze Zeit nach dem Schlüpfen aus der Eikapsel (Abb. 1, 2) und die ansatzreife Larve unmittelbar vor der Metamorphose (Abb. 12, 13) das Anfangs- und Endglied der planktischen Entwicklung dar. Der Vorgang der Metamorphose erhält durch die Umwandlung der Form und Lebensweise den Charakter einer plötzlichen und tiefgreifenden Cäsur in der Lebensgeschichte. Das metamorphosereife Stadium trägt einerseits noch Larvenmerkmale und Larvenorgane, besitzt andererseits aber auch bereits die meisten Organe des fertig ausgebildeten Bodentieres, wenn auch vorerst nicht in einem vollausdifferenzierten und vollfunktionsfähigen Zustand. Hinzu kommt, daß die ansatzreifen Larven sich in ihrem ganzen Verhalten durch eine erhöhte Sensibilität, d. h. durch eine erhöhte Reaktionsbereitschaft gegenüber den chemisch-physikalischen und biologischen Bedingungen ihrer Umwelt auszeichnen. Diese besonderen Eigenschaften kennzeichnen das Stadium des Übergangs vom planktischen Dasein zum Bodenleben als eine von den vorhergehenden und folgenden Stadien durchaus verschiedene Lebensstufe, was durch die Bezeichnung "Veliconcha" sinnvoll hervorgehoben werden kann. Dieser Begriff wurde für die metamorphosereife Larve der Lamellibranchier eingeführt (WERNER 1939) und läßt sich entsprechend auch auf die Gastropoden mit pelagischer Entwicklung übertragen. In der entwicklungsgeschichtlichen Literatur sind für dieses Stadium auch die Bezeichnungen "Postveliger" oder "Metaveliger" gebräuchlich (vgl. auch die Bezeichnungen Metatrochophora und Metazoea).

D. Die Anatomie des Veligers kurz nach dem Schlüpfen

Der frisch geschlüpfte Veliger hat eine transparente, schwach gelblich gefärbte, bereits vollständig verkalkte Larvenschale, die den Eingeweidesack enthält und in die das zweilappige Velum und die Anlage des Fußes vollständig zurückgezogen werden können. Die Schalenmündung kann durch ein feines häutiges, also unverkalktes Operculum abgeschlossen werden, das sich auf der Rückseite des Larvenfußes befindet.

Die Größe des schlüpfreifen Veligers, als deren Maß allgemein die Länge der Larvenschale bestimmt wird, beträgt nach Thorson (1946, p. 212) 0,300—0,330 mm "across", während Chipperfield (1951, p. 51) folgende Werte angibt: Länge 0,260, Breite 0,190, Höhe 0,170 mm. Nach den eigenen Beobach-

tungen, bei denen als Maß der größte Durchmesser der Schale vom Apex bis zur Mitte des oberen vorderen Randes gewählt wurde (s. u. S. 208 u. Abb. 18a), hat der frisch geschlüpfte Veliger eine Größe von 0,330—0,360 mm, bei einem Durchschnitt von 0,350 mm.

Der nicht unerhebliche Unterschied gegenüber dem Wert von Chipperfield erklärt sich vielleicht dadurch, daß dieser Autor möglicherweise die Larven den Eikapseln entnommen hat, daß sie also vielleicht doch noch nicht die volle Schlüpfreife erlangt hatten, während die von mir gemessenen Veliger stets von selbst ausgeschlüpft waren.

Bei einer vergleichenden Betrachtung der Organisation des Veligers ist allgemein darauf hinzuweisen, daß er im Vergleich zu den Entwicklungsstadien

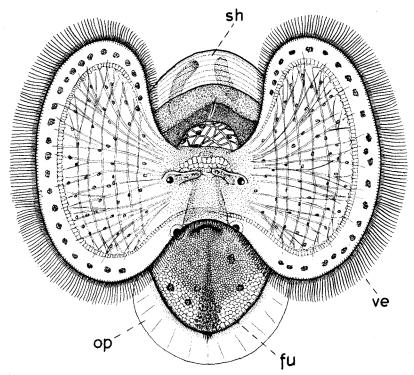


Abb. 1. Grepidula fornicata L., Veliger kurz nach dem Schlüpfen. Aufsicht (= Vorderansicht) auf die Larve in natürlicher Schwimmlage. fu Fuß, op Operculum, sh Schale, ve Velum. Halbschematische Freihandzeichnung.

der Arten, die ihre ganze Entwicklung in den Eihüllen durchlaufen, schon frühzeitig eine höhere Differenzierungsstufe erreicht. Sie befähigt ihn, ein selbständiges Dasein zu führen und alle Lebensfunktionen in Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen zu vollziehen. Das bedeutet, daß sich alle dafür notwendigen Organe bereits in einem funktionsfähigen Zustand befinden müssen. Dabei ist zwischen den definitiven und den rein larvalen Organen zu unterscheiden; letztere sind nur beim planktischen Stadium vorhanden und in Funktion und werden bei der Metamorphose rückgebildet, ohne Spuren zu hinterlassen. Diese Larvenorgane sind das Velum und das Larvenherz. Ferner gehört bei *Crepidula* ebenso wie bei anderen Prosobranchiern, denen es im erwachsenen Zustand fehlt, das Operculum dazu. Die definitiven Organe sind zum Teil bereits beim frisch geschlüpften Veliger vorhanden und in Funktion, wenn sie sich auch noch nicht in einem endgültigen Differen-

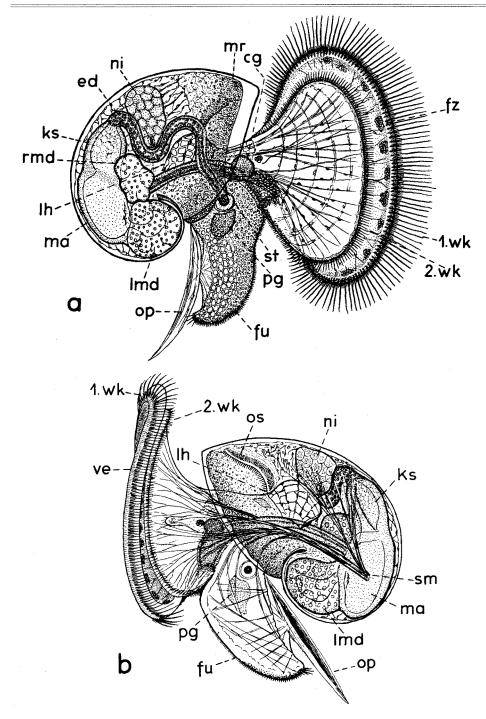


Abb. 2 a, b. Crepidula fornicata L., Veliger kurz nach dem Schlüpfen, Seitenansicht, a von der rechten, b von der linken Seite. In a ist die rechte Velumhälfte in die Zeichenebene gelegt, so daß ihre Unterseite oben liegt. cg Cerebralganglion, ed Enddarm, fu Fuß, fz Farbzelle, ks Anlage des Kristallstielsackes, lh Larvenherz, ma Magen, lmd, rmd linker und rechter Lappen der Mitteldarmdrüse, mr Mantelrand, ni Niere, op Operculum, os Anlage des Osphradiums, pg Pedalganglion, sm Schalenmuskel, st Statocyste, ve Velum, 1. wk. 2. wk erster und zweiter Wimperkranz des Velums. X ca. 200.

zierungszustand befinden. Sie gehen kontinuierlich in die Organe des definitiven Systems über, wobei eine spezielle Umbildung eintreten kann. Die übrigen definitiven Organe werden mit Ausnahme der Gonaden während des pelagischen Larvenlebens angelegt und weiter differenziert; sie erreichen während dieser Phase einen solchen Ausbildungsstand, daß sie kurz vor oder unmittelbar nach der Metamorphose in Funktion treten können.

Die Morphologie und Anatomie des jungen Veligers von C. fornicata gehen aus den Abb. 1, 2 hervor, so daß sich eine allgemeine Beschreibung erübrigt (vgl. die Angaben bei Ankel 1936 b, Korschelt-Heider 1936, besonders nach den Originalarbeiten von Bobretzky 1877 und Pelseneer 1911). Die Abbildungen lassen erkennen, daß die außen liegenden Organe, Velum und Fuß, symmetrisch gebaut sind (s. u. S. 208 f.). Die Zeichnungen wurden, wie schon erwähnt, nach lebenden Tieren angefertigt, die einige Tage gehungert hatten. Ihr Entwicklungszustand ist von dem des frisch geschlüpften Veligers nicht wesentlich verschieden. Lediglich die Ganglienanlagen sind schon etwas weiter entwickelt und daher besser erkennbar, als dies beim eben geschlüpften Veliger der Fall zu sein pflegt (s. u. S. 185). Im einzelnen sind zu den bekannten Tatsachen der Organogenese noch einige Ergänzungen zu machen.

I. Das Velum

Das Velum entsteht bekanntlich als anfangs paarige Leiste, später als paarige Ausfaltung der embryonalen Kopfblase und stellt in vollentwickeltem Zustand eine zweiteilige, an der Ober- = Vorderseite abgeflachte, vollständig mit Flüssigkeit gefüllte Blase dar. Ihre Wandungen sind sehr dünn und sind nur am Rand, der die beiden Wimperkränze trägt, polsterartig verdickt (Abb. 8, S. 195). Die Wand der Ober- und Unterseite des Velums ist nur an wenigen Stellen durch feine Zellstränge verbunden. Seine Grundform ist bei den Mesogastropoden und Stenoglossen die zweilappige; nur die Larven der Archaeogastropoden haben bekanntlich das einheitliche Velum, durch das sie in ihrer Formbildung der Anneliden-Trochophora nahekommen. Doch kann bei den älteren Veligern mancher Archaeogastropoden-Arten bereits eine Zweiteilung des Velums angedeutet sein, so z. B. bei Haliotis tuberculata nach Crofts (1937, Pl. 22, fig. 8, 9). (Vgl. auch Korschelt-Heider 1936, p. 881). Bei dem Veliger von Crepidula bleibt die zweilappige Form während des ganzen Larvenlebens erhalten.

Von Lebour (1937, p. 144) wird das Velum ebenfalls als zweilappig bezeichnet, während Thorson (1946, p. 212) und Chipperfield (1951, p. 52) es schwach 4lappig nennen. Eine Einbuchtung des seitlichen Randes wird indes beim vollausgestreckten Velum der schwimmenden Larve niemals so deutlich, daß man das Velum als 4lappig bezeichnen könnte. Eine schwache seitliche Einbuchtung kann das Velum jedoch bei Larven haben, die beginnen, sich zu kontrahieren, bei denen also das Velum nicht mehr voll ausgestreckt ist. Diese Beobachtung erklärt möglicherweise die Angabe von Thorson und Chipperfield.

Das Velum trägt zwei Wimperkränze; am Rand befindet sich der 1. Wimperkranz mit großen kräftigen Cilien, die von oben nach unten. d. h. in einer Ebene schlagen, die auf der Vorderseite des Velums senkrecht steht. Die Wimpern verkleinern sich in der — von vorn gesehen (Abb. 1) — oberen und unteren Einbuchtung, in der die beiden Velumhälften am mittleren Velarfeld ansetzen. Wie schon McMurrich (1885) beschreibt, ist der erste Wimperkranz (ebenso wie auch der zweite) an der dorsalen Ansatzstelle unvollständig, während er ventral vor der Mundöffnung sich vom einen zum anderen Velumlappen ohne Unterbrechung herumzieht (s. Abb. 11 b, S. 199).

Wie die eingehendere Untersuchung ergab, befindet sich vor der Reihe der großen Cilien noch eine Reihe kurzer feiner Wimpern, eine Besonderheit, die durch die Schnittuntersuchung bestätigt wurde (s. u. Abb. 8, S. 195). Der 1. Wimperkranz besteht also bei *Crepidula* aus zwei Reihen von Wimpern, einer Reihe von kurzen feinen Wimpern auf der Oberseite des Velums und der Reihe der großen Randwimpern. Eine ähnliche Beobachtung beschreibt schon McMurrich (1886, p. 434 f., Pl. XXVI, fig. 24), doch haben in seiner Zeichnung die Wimpern beider Reihen die gleiche Länge.

Der Schlag der großen Randwimpern ist koordiniert und zeigt die Erscheinung der Metachronie; dabei laufen die "Wellen" des Wimperschlages um den Rand beider Velumhälften in der gleichen Richtung herum, nämlich von vorn gesehen im Uhrzeigersinn (s. u. Abb. 9, S. 196). Die "Wellen" des Wimperschlages sind schon in den Zeichnungen von Pelseneer (1911, Pl. 5, fig. 9, Pl. 12, fig. 16) für die Veliger von Lamellaria perspicua und Nassa reticulata angedeutet¹).

Die einheitliche Richtung der Wellen des Wimperschlages der Randwimpern beider Velumhälften läßt sich als Hinweis darauf deuten, daß das zweilappige Velum aus dem einheitlichen Organ hervorgegangen ist, das bei der Annelidentrochophora verwirklicht ist und das bei der Trochophora der Archaeogastropoden und weiterhin beim Veliger der Lamellibranchier erhalten geblieben ist.

Der Veliger schwimmt mit dem ausgebreiteten Velum nach oben, so daß das larvale Gehäuse mit dem Eingeweidesack nach unten hängt (vgl. Lebour 1933, p. 341). Durch den metachronen Wimperschlag der Randcilien wirkt das Velum als Schraube und ist daher das Fortbewegungsorgan, mit dem eine Bewegung sowohl in der Vertikalen wie in der Horizontalen möglich ist. Nach der Bewegungsfunktion seines Schwimmorgans kann daher der Veliger mit einem Unterwasserhubschrauber verglichen werden. In den Kulturen und Larvenzuchten wurde beobachtet, daß ein ständiges Auf- und Absteigen des Veligers die häufigste Bewegungsform darstellt. Der Veliger läßt sich also nicht nur dann absinken, wenn er durch einen äußeren Reiz veranlaßt wird, sich in die Schale zurückzuziehen, sondern oft auch ohne erkennbare äußere Reizung, wobei er Velum und Fuß nur teilweise einfaltet, sich also nicht vollständig zurückzieht.

Die Form und Fortbewegung des Gastropodenveligers hat Garstang (1951, p. 40) in seinen humorvollen Versen über "Larval Forms" treffend durch die Zeilen dargestellt:

"The Veliger's a lively tar, the liveliest afloat, A whirling wheel on either side propels his little boat; But when the danger signal warns his bustling submarine, He stops the engine, shuts the port, and drops below unseen."

¹) Anmerkung bei der Korrektur. In einer Arbeit, die mir erst nach der Drucklegung zugänglich wurde, hat Knight-Jones (1954) die Beziehungen zwischen Metachronie und Richtung des Wimperschlages eingehend untersucht. Für das Velum der Prosobranchier beschreibt dieser Autor in seiner Terminologie, daß der Wimperschlag der großen Randcilien des 1. Wimperkranzes "diaplektisch" ist, d. h. daß ihr Schlag senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung der metachronen Wellen erfolgt, wie es oben angegeben ist. Nach der Fortpflanzungsrichtung der Wellen ist der Schlag dieser Cilien "laeoplektisch", was ebenfalls mit der oben erwähnten Richtung übereinstimmt (vgl. Knight-Jones 1954, fig. 10, p. 516 mit Abb. 9, S. 196).

Lebour (1933, p. 341) beschreibt noch, daß manche Prosobranchierlarven mit den Lappen des Velums schlagende Bewegungen ausführen können, so daß bei ihnen das Velum auch in dieser Weise an der Fortbewegung beteiligt ist. Das dürfte vor allem bei solchen Formen der Fall sein, die über ein sehr großes und mehrfach geteiltes Velum verfügen. Ein ähnliches Verhalten konnte ich bei *Crepidula* weder am jungen Veliger noch bei der am weitesten entwickelten Larve vor der Metamorphose, der Veliconcha, beobachten, so daß hier die Fortbewegung lediglich durch den Schlag der großen lokomotorischen Randcilien bewirkt wird.

Der 2. Wimperkranz liegt in geringer Entfernung vom Rand auf der Unterseite des Velums und trägt kürzere Wimpern (Abb. 2 a, b, 7, 8). Ob diese gleichfalls die Erscheinung der Metachronie aufweisen, konnte nicht beobachtet werden. Zwischen dem 1. und 2. Wimperkranz liegt eine flache Rinne, in der die Epithelzellen mit sehr feinen und kurzen Wimpern versehen sind. Der durch ihren ununterbrochenen Schlag erzeugte Wimperstrom ist bei beiden Hälften des Velums zum Munde gerichtet. Auf die Bedeutung dieser Rinne wird später bei der Besprechung des Nahrungserwerbs eingegangen (s. u. S. 194 ff.).

Der 1. und 2. Wimperkranz des Velums werden von McMurrich (1885, 1886) mit dem Prototroch und dem Metatroch, dem prä- und postoralen Wimperkranz der Annelidenlarve homologisiert, während die Wimperrinne zwischen den beiden Wimperkränzen als adorale Wimperzone bezeichnet wird (vgl. Conklin 1897, p. 137). Das Vorhandensein des postoralen Wimperkranzes, das zu der nicht sehr zutreffenden Bezeichnung des "postoralen Velums" oder "Subvelums" späterer Autoren geführt hat, wurde von Pelseneer (1911) für die meisten untersuchten Veliger der Prosobranchier wie auch der Opisthobranchier nachgewiesen. Ebenso ist nach den zahlreichen Einzelbeschreibungen von Lebour u. a. und besonders auch nach den Untersuchungen von Franc (1940, 1943) die geschilderte Form der Bewimperung bei den Veligern der Mesogastropoden und Stenoglossen in prinzipiell übereinstimmender Weise ausgebildet, wenn auch die Differenzierungshöhe bei den Arten mit direkter Entwicklung geringer zu sein scheint.

Durch seine zarte und dünnhäutige Beschaffenheit ist das Velum farblos und durchscheinend. Nur am Rande trägt es eine feine orangefarbene bis schwarzbraune Pigmentierung, die während des planktischen Lebens intensiver wird. Diese Färbung ist bedingt durch feine Pigmentgranula, die nach der Schnittuntersuchung dicht unter der Oberfläche der cilientragenden Zellen des Velumrandes liegen und auf diese beschränkt sind (s. Abb. 8, S. 195). Die Pigmentgranula finden sich also nur in den Zellen des 1. und 2. Wimperkranzes und der zwischen ihnen liegenden Wimperrinne. Von dieser durch Pigmentgranula bedingten Färbung des Velumrandes sind die einzelnen großen, meist gelbbraunen bis olivgrünen "Farbzellen" zu unterscheiden, die im Velumrand in wechselnder Zahl und unregelmäßiger Verteilung liegen und eine unregelmäßige Form haben. Sie treten vereinzelt auch im Fuß der Larve und später im Mantelrand der Veliconcha auf. Es handelt sich offenbar um dieselben Gebilde, die Pelseneer (1911, p. 24) für den Veliger von Lamellaria perspicua beschrieben und "taches pigmentaires" genannt hat, und die in ähnlicher Form für zahlreiche andere Prosobranchierveliger beschrieben

wurden (vgl. Lebour 1937 u. a.). Ob diese "Farbzellen" beim Veliger eine Funktion haben, ist unbekannt.

Wie schon kurz erwähnt wurde, kann sich der Veliger in die Larvenschale vollständig zurückziehen. Das setzt voraus, daß das im ausgestreckten Zustand im Verhältnis zum Gesamtkörper recht große Velum sich stark kontrahiert. Die Fähigkeit dazu hat jede Velumhälfte durch ein regelmäßiges verzweigtes System von sehr feinen Muskelelementen, das bei der Larve von Crepidula besonders gut sichtbar ist. Die Muskulatur dürfte in ähnlicher Weise beim Velum aller Mesogastropoden und Stenoglossen ausgebildet sein. Hinweise darauf finden sich schon bei den älteren Autoren (z. B. McMurrich 1886, p. 432); doch hat nur Franc (1940, 1943) eine eingehendere Beschreibung gegeben, allerdings lediglich für Arten mit direkter Entwicklung. Bei ihnen kommt die geringere Differenzierung des Velums ebenso wie in der Größe und Bewimperung auch in der Ausbildung der Muskulatur zum Ausdruck, die bei dem planktischen Veliger von Crepidula allem Anschein nach eine höhere Differenzierungsstufe erreicht.

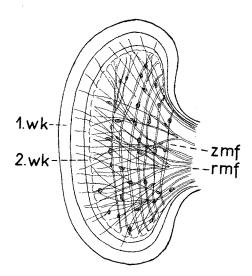


Abb. 3. Crepidula fornicata L., rechte Velumhälfte von vorn. rmf radiäre, zmf zirkuläre Muskelfibrille, 1. wk, 2. wk erster und zweiter Wimperkranz, Bewimperung nicht gezeichnet. X ca. 130.

Das Muskelsystem des Velums besteht aus zahlreichen einzelnen Muskelzellen ("Myoblasten" oder "Myocyten) mit feinen langgestreckten Muskelfibrillen, die eine charakteristische und regelmäßige Anordnung aufweisen (Abb. 3). Ober- und Unterseite des Velums haben je ein getrenntes System von Muskelzellen. Sie liegen auf der Innenseite des Epithels und sind so fein, daß ihre Fibrillen im Schnittpräparat kaum zu sehen sind. Das Muskelsystem der Velumoberseite besteht aus radiären und zirkulären Muskelfibrillen, die sich überkreuzen und im Velumrand ansetzen, während die Unterseite nur die radiären Muskelfibrillen besitzt. Die fächerförmig ausstrahlenden radiären Muskelfibrillen der Ober- und Unterseite laufen am Grunde jeder Velumhälfte zu Gruppen von Muskelsträngen zusammen und setzen hier an den

Strängen an, in die sich der an der linken Schalenseite befestigte Schalenoder Columellarmuskel aufteilt (s. u. S. 194 f. u. Abb. 7).

Wenn sich die Larve in die Schale zurückzieht, so erfolgt die Einfaltung des Velums einmal durch die Verkürzung der Fasern des Schalenmuskels, weiterhin aber auch durch die Kontraktion der radiären und zirkulären Muskelfibrillen des Velums selbst, das sich daher auch in sich selbst zusammenzieht und zusammenfaltet. Das läßt sich daran beobachten, daß die Außenseite des Velums besonders auf der Unterseite runzelig wird, wobei die kontrahierten Muskelzellen knopfartig an die Oberfläche vorspringen.

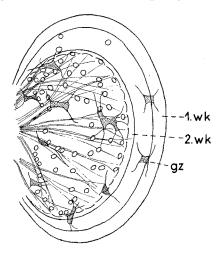


Abb. 4. Crepidula fornicata L., rechte Velumhälfte von unten. gz multipolare Ganglienzelle, 1. wk, 2. wk erster und zweiter Wimperkranz, Bewimperung nicht gezeichnet. X ca. 200.

In der Wand des Velums liegen als weitere charakteristische Bestandteile noch einzelne multipolare Ganglienzellen, die allem Anschein nach ein primitives peripheres Nervennetz bilden und durch Methylenblaufärbung sichtbar gemacht werden können (Abb. 4). Ihre sich aufzweigenden Fortsätze sind so fein, daß ein Zusammenhang der zu verschiedenen Ganglienzellen gehörenden Fortsätze nicht festgestellt werden konnte. Das Nervennetz des Velums dürfte ein Teil des peripheren Nervennetzes sein, das den gesamten Larvenkörper innerviert, und das in Funktion ist, bevor die Ganglien des definitiven Nervensystems gebildet werden.

Außer der Funktion, als Schwimmorgan und als Organ des Nahrungserwerbs zu dienen, hat das Velum wahrscheinlich noch die Aufgaben eines allgemeinen Sinnesorgans zu erfüllen, das auf thermische, chemische und taktische Reize sehr empfindlich reagiert und mit einer sofortigen Kontraktion antwortet. Außerdem dient es als hohle, flüssigkeitsgefüllte Blase mit einer feinhäutigen Oberfläche auch dem Gasaustausch, um so mehr als das regelmäßig pulsierende Larvenherz (s. u. S. 187 ff.) auch die Zirkulation der im Velum enthaltenen Körperflüssigkeit bewirkt. Das Velum erfüllt also damit die gleiche Funktion, die bei den Formen mit direkter Entwicklung und nur schwach ausgebildetem Velum der Kopfblase zugeschrieben wird (Moritz 1939, p. 239).

Das Mittelfeld des Velums trägt die beiden gleichzeitig und gleichmäßig ausgebildeten Tentakel, die in die definitiven Kopftentakel übergehen. Sie

tragen zahlreiche unregelmäßig angeordnete Sinneshaare. Am Grunde der Tentakel liegen die Augen, die vollständig von der Oberfläche abgeschnürte Blasenaugen mit einer schwarzen Retina und einer wohl ausgebildeten Linse darstellen.

In den Abb. 2a, b sind in der Tentakelgegend in die Tiefe versenkt die Anlagen der Cerebralganglien zu erkennen, die sich nach dem Schlüpfen bald vom Ektoderm ablösen. Beim frischgeschlüpften Veliger sind die Anlagen ebenfalls bereits deutlich vorhanden, stehen aber als verdickte Zellplatten am Grunde einer flachen Einsenkung noch mit dem Ektoderm in Verbindung. Dasselbe trifft auch für die Pedalganglien zu, die annähernd zur gleichen Zeit entstehen.

Nach Conklin (1897) befindet sich im mittleren Velarfeld der weiter entwickelten Embryonen vor dem Schlüpfen noch das sog. Apikalorgan, das aus großen Zellen besteht und dem Scheitelorgan der Annelidentrochophora homolog ist. Von Pelseneer (1911) wurde es für die Veliger aller untersuchten Prosobranchier nachgewiesen und scheint ihnen daher allgemein zuzukommen (vgl. Ankel 1936 b). Die eigenen Untersuchungen ergaben, daß beim eben geschlüpften Veliger von Crepidula und erst recht bei den älteren Stadien ein solches Apikalorgan äußerlich nicht mehr eindeutig zu erkennen und abzugrenzen war. Daher ließen sich zunächst als äußerer Hinweis auf das Vorhandensein dieses Organs nur die großen vakuolisierten Zellen deuten, die unter der Epidermis zwischen der Basis der beiden Tentakel liegen (s. Abb. 1). An einer entsprechenden Stelle hat Delsman (1914, p. 245, 253) für die Embryonalstadien von Litorina obtusata ebenfalls das Vorhandensein der großen vakuolisierten Zellen beschrieben. Bei der Schnittuntersuchung stellte sich überdies heraus, daß beim Veliger von Crepidula an dieser Stelle die Epidermiszellen sehr feine und kurze Wimpern tragen, während ja die übrigen Epidermiszellen der Oberseite des Velums außerhalb des Wimperkranzes wimperlos sind.

Über die Funktion dieses "organe sensoriel transitoire" (Pelseneer 1911, p. 106 f.) finden sich in der Literatur keinerlei Angaben, so daß es, wenn es überhaupt in Funktion ist, nur als allgemeines larvales Sinnesorgan gedeutet werden kann. Wie die eigene Schnittuntersuchung weiterhin ergab, liegen die fraglichen Zellen unter der Epidermis. Daraus ist zu schließen, daß es sich nicht um die ektodermalen "sekundären larvalen Nephrocyten" delt, die nach Franc (1943, vgl. fig. 14, p. 23) in der Zone zwischen den Tentakeln liegen können (s. u. S. 193). Die erwähnten Zellen liegen bei Crepidula vielmehr in der unmittelbaren Nachbarschaft der Cerebralkommissur und gehen möglicherweise in diese über. Das würde einer Feststellung Pelseneers (1911, p. 46, Pl. 10, fig. 13) entsprechen, die er für den Embryo von Buccinum undatum gemacht hat, während Moritz (1939, p. 233 f.) für den Embryo von Crepidula adunca das Vorhandensein einer "Pseudocerebralkommissur" beschreibt, deren Zusammenhang mit dem Apikalorgan vermutet wird, deren Funktion und späteres Schicksal aber unbekannt bleiben, obwohl das Vorhandensein eines Apikalorgans verneint wird. Die Auffassung älterer Autoren (vgl. McMurrich 1886, p. 441 ff.), daß es sich beim Apikalorgan des Prosobranchierveligers nur noch um ein rudimentäres Organ handele, erscheint nach allem wohl begründet. Sicher ist in jedem Fall, daß die Cerebralganglien später völlig getrennt und unabhängig vom Apikalorgan entstehen.

Lebour (1933, p. 340) hat auf die allgemeine Erscheinung aufmerksam gemacht, daß die Größe und Differenzierung des Velums proportional der Dauer der planktischen Periode ist; Veliger mit einer kurzen freischwimmenden Phase haben ein kleines Velum. Sie leiten so zu den Formen über, deren Entwicklung vollständig in den Eihüllen verläuft, bei denen daher auch das Velum weniger entwickelt ist. Ein großes und mehrfach aufgeteiltes Velum findet sich dagegen nur bei den Formen mit einer langen pelagischen Periode. Daraus hat bereits Pelseneer (1911) die zutreffende Schlußfolgerung gezogen, daß bei den Jugendformen der ursprünglichen Gastropoden ein zweilappiges Velum nicht vorhanden war, daß es also stammesgeschichtlich ein cänogenetisches Merkmal ist. Darauf weist ja auch die Ausbildung des Velums bei den Archaeogastropoden hin (s. o. S. 180). Eine gegenteilige Auffassung hat

OSTERGAARD (1950, p. 114) geäußert, der sich auf die äußerliche Ähnlichkeit des zweilappigen Velums mit dem Räderorgan der Rotatorien bezieht.

Beim Veliger von Crepidula ist das Velum im Verhältnis zum Gesamtkörper ziemlich groß. Bei einer frischgeschlüpften Larve mit einer Schalenlänge von 0,330 mm wurde eine Höhe der beiden Velumlappen von 0,320 mm und eine Gesamtbreite von 0,490 mm gemessen. (Für das weitere Größenwachstum des Velums s. u. S. 200).

II. Der Fuß

Der Fuß beginnt bereits bei frühen Embryonalstadien unterhalb des Mundes auszuwachsen und ist bei der schlüpfreifen Larve als wohl ausgebildete Anlage vorhanden. Der zuerst gebildete eigentliche Larvenfuß geht später in das Metapodium über (vgl. Moritz 1939, p. 221), während die Anlage des Propodiums am frischgeschlüpften Veliger äußerlich zunächst nur als schwache Verdickung unter dem Munde zu erkennen ist. Im Totalpräparat ist die Anlage des Propodiums leicht durch die stärkere Färbung als solche anzusprechen und zeigt so an, daß sich hier eine Zone des intensiven Wachstums befindet. In die Epidermis des Fußes sind im unteren Teil der Hinterseite und besonders auf den Seiten große Drüsenzellen eingelagert, die schon CONKLIN (1897, p. 142) erwähnt. Nur ein schmaler, wenige Zellen breiter Mittelstreifen des Larvenfußes ist bewimpert, der durch eine schwache Medianfurche kenntlich ist. Dieser Zellstreif geht wahrscheinlich aus der "median pedal cell plate" nach Conklin ("clear area" bei Moritz 1939, p. 222) hervor und trägt am Hinterende des Fußes ein Büschel von längeren Cilien. Der schmale schwarze dreieckige Pigmentfleck, der durch kleine den Zellen eingelagerte Pigmentkörnchen bedingt ist, wurde schon von Thorson (1946, p. 212) und Chipperfield (1951, p. 52) erwähnt. Das Operculum bleibt während des Larvenlebens unverkalkt und hat wenige (2-3) spiralige Windungen; sein Durchmesser beträgt beim frischgeschlüpften Veliger von 0,330 mm Schalenlänge 0,200 mm (s. u. S. 204).

Das Innere des Fußes enthält beim Veliger einen großen flüssigkeitsgefüllten Hohlraum, durch den sich ein System von anfangs wenig zahlreichen Muskelfibrillen erstreckt; sie setzen z. T. an der Anheftungsstelle des Operculums an und gehen an der Basis des Fußes in die Muskelstränge des Schalenmuskels über. Am Grunde des Fußes liegen die beiden Statocysten mit je einem großen stark lichtbrechenden Statolithen. In ihrer Nähe befinden sich die Anlagen der Pedalganglien, auf deren Ausbildungszustand zur Zeit des Schlüpfens bereits oben (S. 185) hingewiesen wurde. Das weitere Wachstum des Fußes, während dessen er sich auf der Unterseite vollständig bewimpert, wird später noch kurz geschildert (s. u. S. 201).

III. Die Organe des Mantelraums: die Anlage des Osphradiums und der Kieme, das Larvenherz

Der Mantelraum ist beim jungen Veliger als deutliche Anlage vorhanden; er ist allerdings nicht sehr groß und senkt sich dementsprechend nicht sehr tief ein. Pelseneer (1911) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Mantelraum sich zuerst auf der rechten Seite entwickelt, daß er sich später zur Dorsalseite verlagert, und daß er dann eine symmetrische Lage hat. Auch beim Veliger von *Crepidula* ist der Mantelraum annähernd symmetrisch, doch

zeigt der Blick von vorn (Abb. 1), daß der obere vordere Mantelrand nicht genau symmetrisch gebaut ist. Überdies trägt er eine median gelegene Geißel, die auf- und abschlägt, also wohl eine Sinnesgeißel ist.

In den Mantelraum mündet auf der rechten Seite der durch die embryonalen Vorgänge der Flexion und Torsion nach vorn und dorsal vorgezogene Enddarm mit einer kleinen dicht bewimperten Afterpapille. Auf der linken oberen Seite des Mantelraums liegt im Epithel ein besonderer Zellkomplex, der von außen gesehen die Form einer länglichen, schwarz pigmentierten, dicht bewimperten Leiste hat. Es handelt sich um die Anlage des Osphradiums, die in ähnlicher Form bereits von Pelseneer (1911) beschrieben wurde. Durch den lebhaften Wimperschlag wird allem Anschein nach schon eine schwache Wassererneuerung im larvalen Mantelraum bewirkt. Rechts neben dem Osphradium befindet sich die Anlage der ersten Kiemenfilamente, die anfangs nur als eine Zone stärkerer Zellvermehrung in Erscheinung tritt. Bald nach dem Ausschlüpfen beginnt dann die Sonderung der Kiemenfilamente, die zunächst als solide, später als hohle Leisten des Mantelepithels neben der Anlage des Osphradiums entstehen.

Das auffallendste Organ, das auf dem Boden des larvalen Mantelraumes liegt und genau genommen nicht zu diesem gehört, ist das Larvenherz. Es wurde für die Entwicklungsstadien der meisten Mesogastropoden und Stenoglossen sowohl mit direkter wie indirekter Entwicklung beschrieben (z. B. v. Salensky 1872, Bobretzky 1877, Pelseneer 1911, Delsman 1914, Portmann 1925 u. a., vgl. Ankel 1936 b, Korschelt-Heider 1936). Eine eingehendere Beschreibung dieses Organs bei Arten mit direkter Entwicklung hat neuerdings Franc (1940, 1943) gegeben.

Das Larvenherz ist beim Veliger von Crepidula bereits vor dem Schlüpfen ausgebildet und in Funktion, da man seine Pulsationen bei der noch nicht geschlüpften Larve durch die dünne Wand der Eikapsel hindurch beobachten und zählen kann. Es schließt sich auf der Dorsalseite an den Ansatz des Velums an und liegt daher im "Nacken" der Larve, weshalb es von Pelseneer (1911, p. 18) als "sinus contractile nuchal superficiel" bezeichnet wird. Beim Veliger von Crepidula ist seine Lage nicht genau median und symmetrisch, vielmehr liegt seine Längsachse zu der des Veligers etwas schräg. Wie Pelseneer gezeigt hat, ist das Larvenherz ursprünglich rechts ventral gelegen und gelangt erst durch die Torsion an seine definitive Stelle (vgl. Franc 1943). Der Nachweis dieser ontogenetischen Lageverschiebung konnte von ihm besonders eindrucksvoll an Embryonalstadien geführt werden, bei denen die Torsion pathologisch ausblieb, und bei denen das Larvenherz dann die ventrale Lage behielt. Die gleiche Beobachtung hat neuerdings auch Franc (1943, fig. 12, p. 22) an anormalen Larven gemacht.

Wie schon von den älteren Autoren übereinstimmend angegeben wird, ist das Larvenherz eine dünnwandige Blase, die aus wenigen flächenhaft ausgebreiteten, nicht bewimperten Ektodermzellen besteht; in ihre Innenwand sind einzelne Muskelzellen mesodermaler Herkunft eingelagert. Die feinen Fibrillen dieser Muskelzellen erstrecken sich primär quer zur Längsrichtung, stehen aber durch feine Längsverzweigungen miteinander in Verbindung. Die Muskulatur des Larvenherzens stellt sich daher als ein fein verzweigtes Netzwerk dar (Abb. 5).

Franc (1940, p. 337, 1943, p. 24) hat noch angegeben, daß das Larvenherz bei den von ihm untersuchten Arten mit direkter Entwicklung, nämlich bei Ocinebra aciculata und Pisania

maculosa, zuweilen eine Zweiteilung aufwies, und daß die beiden Teile dann abwechselnd pulsierten. Eine derartige Erscheinung wurde beim Veliger von Crepidula niemals beobachtet. Ebenso fehlt jeder Hinweis auf das Auftreten eines oder mehrerer zusätzlicher "sinus contraciles", wie sie Franc (1943, p. 24) gelegentlich in der Nähe des Larvenherzens oder am Mantelrand beobachtet hat, die aber nach Lage, Bau und Schlagfrequenz weder mit dem Larvenherzen noch mit dem definitiven Herzen zusammenhingen.

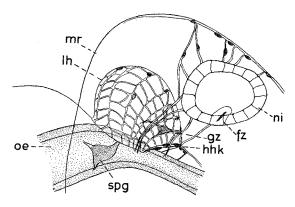


Abb. 5. Crepidula fornicata L., Larvenherz von der linken Seite. gz Ganglienzelle, hhk hintere Herzklappe, lh Larvenherz, mr Mantelrand, ni Niere mit fz Flimmerzone, oe Oesophagus, spg Supraoesophagealganglion. X ca. 200.

Der äußerst feine Bau des durchsichtigen Organs und seine Lage im Mantelraum machen die eingehendere Untersuchung schwierig, vor allem auch am fixierten Objekt, an dem es meist kollabiert. Bau und Funktion sind daher am lebenden Organ noch am besten zu beobachten, besonders dann, wenn die Larve so orientiert ist, daß man von vorn in den Mantelraum hineinsehen kann, oder wenn das Tier soweit ausgestreckt ist, daß das Larvenherz bei der seitlichen Lage frei liegt und nicht vom Mantelrand verdeckt ist. Am besten eignen sich die Hungertiere für die Untersuchung dieses difficilen Organs. Unter einer größeren Zahl von schwach betäubten und gut ausgestreckten Tieren findet man meist einige, bei denen das Herz einwandfrei zu erkennen und abzugrenzen ist. Man sieht dann Einzelheiten seines Baues und seiner Funktion, die m. W. in den bisherigen Beschreibungen nicht erwähnt sind. Ein sicheres Bild ist jedoch auch bei günstigen Beobachtungsmöglichkeiten nur schwer zu gewinnen; doch dürfte nach den zahlreichen Einzelbeobachtungen die folgende Beschreibung von Bau und Funktion den wirklichen Verhältnissen weitgehend entsprechen.

Danach ist das Larvenherz nicht eine einfache Blase mit einer vorderen und hinteren Offnung, durch deren Kontraktion die Körperflüssigkeit nur in eine ungerichtete Bewegung versetzt würde; vielmehr besitzt es ein vorderes und hinteres Klappenventil, mit deren Hilfe der Flüssigkeitsstrom in eine bestimmte Richtung gelenkt wird. Die eine Klappe liegt vorn rechts über dem Oesophagus, die andere links hinten. Beide Klappen stellen allem Anschein nach feine Membranen dar, die aus 2—3 Zellen bestehen. Zeichnerisch läßt sich ihr Bau nicht mit völliger Sicherheit festlegen. Trotz ihrer Kleinheit lassen sie sich jedoch am pulsierenden Herzen unterscheiden, weil ihre Bewegung entsprechend ihrer Funktion einen geringen zeitlichen Abstand gegenüber der Kontraktion der eigentlichen Herzblase hat. In Einzelfällen konnte überdies bei schwach mit Kokain betäubten Tieren beobachtet werden, daß die Pulsa-

tionen der großen Blase aussetzten, daß aber die verlangsamte Bewegung der Klappen noch eine Zeitlang andauerte.

Für die Tätigkeit des Larvenherzens ist wesentlich, daß es nur bei der ausgestreckten Larve voll in Funktion ist, während die Zahl der Pulsschläge bei der kontrahierten Larve auf ein Minimum beschränkt oder vollständig reduziert ist. Entsprechend seiner niedrigen Organisationsstufe besitzt der Veliger kein Blutgefäßsystem, sondern nur ein zusammenhängendes System von Körperhohlräumen. Durch seine vordere Öffnung steht das Larvenherz mit den großen Lakunen des Velums und des Fußes in Verbindung, während seine hintere Offnung in die Hohlräume des Eingeweidesackes führt. Daß der Flüssigkeitsstrom in bestimmter Richtung durch den Körper transportiert wird, worauf die Existenz der vorderen und hinteren Klappe hinweist, läßt sich in den meisten Fällen nicht durch direkte Beobachtung bestätigen, da die Körperflüssigkeit ungefärbt ist und normalerweise keine Zellelemente enthält. Bei der Untersuchung mit starken Vergrößerungen konnte jedoch zweimal beobachtet werden, daß in der Körperflüssigkeit einige wenige zellige Gebilde transportiert wurden. Ob es sich um normale Bestandteile der Körperflüssigkeit handelte, etwa um exkretorische "Wanderzellen" (vgl. Franc 1941, 1943), die nur wegen ihrer geringen Zahl und der allgemeinen Beobachtungsschwierigkeiten nicht regelmäßig gesehen wurden, oder ob sich pathologisch an irgendeiner Stelle des Hohlraumsystems einige Zellen abgelöst hatten, ließ sich nicht entscheiden. Indes konnte an diesen Gebilden ermittelt werden, daß die Körperflüssigkeit durch das Larvenherz von vorn nach hinten befördert wird. Sie muß also vorn und dorsal in das Larvenherz eintreten und wird hinten dorsal in den Eingeweidesack gepumpt, von wo sie dann ventral von hinten nach vorn in das Hohlraumsystem des Velums und des Fußes zurückfließt.

Aus der relativen Größe und der Schlagfrequenz des Larvenherzens ist zu schließen, daß die Zirkulation der gesamten Körperflüssigkeit in kurzer Zeit bewerkstelligt wird. Da das Velum wegen seiner Beschaffenheit das für den Gasaustausch wahrscheinlich wichtigste Organ darstellt, hat das Larvenherz primär die Aufgabe, durch den Weitertransport der im Velum befindlichen Flüssigkeit die Organe des Eingeweidesackes mit Sauerstoff zu versorgen, die durch das verkalkte Gehäuse von dem unmittelbaren Gasaustausch ausgeschlossen sind.

Eine weitere Aufgabe dürfte die Füllung der Hohlräume des Velums und des Fußes sein, wenn sich die in die Schale zurückgezogene Larve wieder ausstreckt. Beim völligen Zurückziehen der Larve werden ja besonders Fuß und Velum, aber auch die Organe des Eingeweidesackes stark kontrahiert. Dabei muß ein nicht unerheblicher Teil der im Velum und Fuß enthaltenen Flüssigkeit in die Hohlräume des Eingeweidesackes gepreßt werden. Bei der Größe von Fuß und Velum im völlig ausgestreckten Zustand ist es sogar möglich, daß die gesamte Flüssigkeitsmenge keinen Platz findet und irgendwie bei der maximalen Kontraktion nach außen abgegeben wird. Die fehlende Menge der Körperflüssigkeit müßte entsprechend beim Ausstrecken wieder durch Flüssigkeitsaufnahme von außen ergänzt werden. Aber auch wenn diese durch direkte Beobachtung nicht bestätigte Vermutung nicht zutrifft, so hat das Larvenherz beim Ausstrecken der Larve in die normale Schwimmstellung doch das Velum und den Fuß mit Körperflüssigkeit zu füllen und besonders das Velum durch den Flüssigkeitsdruck zur vollen Entfaltung zu bringen und darin zu erhalten.

Durch seine Lage und Funktion steht das Larvenherz daher in engem Zusammenhang mit dem Velum. Ebenso wie sich dieses Organ im Anschluß an die Bildung der Kopfblase entwickelt, könnte man daher das Larvenherz als hintere Abschnürung der Kopfblase betrachten, eine Auffassung, die Simroth (1896—1907, p. 697 ff.) vertreten hat, und die vor allem deswegen naheliegt, weil die Kopfblase ja bei den Embryonalstadien vieler Gastropoden die Fähigkeit der Kontraktion und Pulsation hat. Ein Gegenargument gegen diese Ansicht scheint sich aber aus der ursprünglichen Lage zu ergeben, da ja das Larvenherz wie erwähnt (S. 187) anfangs rechts ventral liegt und dadurch wohl nicht als Teil der Kopfblase angesehen werden kann. Bei den Embryonen von Buccinum undatum ist das Larvenherz nach Portmann (1925, fig. 7 u. p. 534) ... "links dorsalwärts unterhalb der Larvenniere" ... also doch immerhin nahe der Ventralseite gelegen, während es bei Purpura nach fig. 16, p. 537 eine rechts-ventrale Lage zu haben scheint. Das wird in ähnlicher Weise auch für die Pulmonaten beschrieben, wo es von der großen Kopfblase räumlich getrennt ist (vgl. Korschelt-Heider 1936, fig. 920, p. 901 nach Fol). Man muß daher wohl auch das Larvenherz, das den Entwicklungsstadien der Archaeogastropoden noch fehlt, als cänogenetische Bildung betrachten, deren Entstehung im Zusammenhang mit der starken Entfaltung des Velums zu deuten ist.

Die Schlagfrequenz des Larvenherzens hängt primär vom Entwicklungszustand des betreffenden Stadiums ab; sie beträgt bei den Larven kurz vor dem Schlüpfen 24—35/Min. Bei den geschlüpften Veligern ist die Frequenz auf das Doppelte gesteigert und beträgt durchschnittlich 60/Min. Ähnliche Werte wurden auch von den älteren Autoren für die Veliger anderer Arten angegeben, so auch von Franc (1943), der insbesondere ebenfalls die Abhängigkeit der Schlagfrequenz vom Entwicklungszustand beobachtet und sie auch kurvenmäßig belegt hat (l. c. p. 75, fig. 34). Bei den freischwimmenden Larven von Crepidula hängt die Schlagfrequenz innerhalb gewisser Grenzen auch von der Temperatur ab, wie einige vorläufige Versuche ergaben.

Über den nervösen Apparat des Larvenherzens läßt sich bislang keine sichere Aussage machen; nur in einem Falle wurde auf der Hinterwand der Herzblase eine große verzweigte Zelle beobachtet, die ganz das Aussehen einer multipolaren Ganglienzelle hatte und in Abb. 5 eingezeichnet ist. Bei der untersuchten Larve war links vom Larvenherzen das Supraoesophagealganglion als deutlicher Zellkomplex abgegrenzt; wie die übrigen Ganglien wird es aber erst während des Schlüpfens oder kurz danach angelegt, obwohl das Larvenherz schon vorher pulsiert. Daher ist unwahrscheinlich, daß dieses Ganglion die Funktion des Larvenherzens zu irgendeiner Zeit steuert. Ob das Larvenherz seine nervösen Impulse von Ganglienzellen des primären Nervennetzes bekommt, oder ob seine rhythmische Automatie rein myogen bedingt ist, wie es für die definitiven Herzen der Gastropoden angegeben wird (Prosser 1952), läßt sich bislang nicht entscheiden (vgl. Franc 1943, p. 75 f.).

IV. Die Organe des Eingeweidesackes: Verdauungstraktus, Niere und definitives Herz, Schalenmuskel

Den Eingang zum Verdauungstraktus bildet der große dicht bewimperte Mundtrichter, dessen Wandung von außen durch die bräunliche oder schwärzliche Pigmentierung meist deutlich erkennbar ist. Der Grad der Pigmentierung, die wieder durch feine den Zellen eingelagerte Pigmentgranula bedingt ist, kann allerdings individuell verschieden sein. Irgendwelche Differenzierungen des Mundtrichters, der vorn oben vom 1., unten vom 2. Wimperkranz umschlossen wird (s. Abb. 11b, S. 199), konnten bei der Lebenduntersuchung der frischgeschlüpften Larve nicht entdeckt werden; doch zeigte die Schnittuntersuchung, daß schon auf diesem Stadium die Anlage des Radulasackes auf der Ventralseite als rundlicher Zellkomplex vorhanden ist.

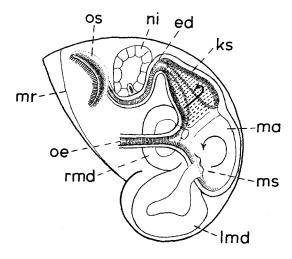


Abb. 6. Crepidula fornicata L., Schale und Eingeweidesack des Veligers von der linken Seite. ed Enddarm, ks Anlage des Kristallstielsackes, ma Magen, ms Magenschild, mr Mantelrand, lmd, rmd linker und rechter Lappen der Mitteldarmdrüse, oe Oesophagus, os Anlage des Osphradiums. X ca. 200.

Vom Mundtrichter führt das lange, schwach gebogene Rohr des Oesophagus zum Magen (Abb. 6, vgl. Abb. 2a, b). Die Wandzellen des Vorderdarms sind meist nicht sehr stark pigmentiert und innen dicht bewimpert. Kontraktionswellen oder Schluckbewegungen konnten nicht beobachtet werden; daher ist anzunehmen, daß die Nahrung ausschließlich durch Wimperschlag zum Magen befördert wird (vgl. Thorson 1946, pag. 446). Dieser besteht aus 3 deutlich gesonderten Abschnitten. Der Oesophagus mündet in den 1. Abschnitt, den eigentlichen Larvenmagen, der zum definitiven Magen wird. Er hat bei der Larve eine transparente grünlichgelbe Färbung und ist innen nur teilweise bewimpert, wie durch die Schnittuntersuchung bestätigt wurde. Außerdem besitzt er bereits an einer bestimmten Stelle eine höckerige oder zahnartige Verdickung, die Anlage des sog. Magenschildes, ("gastric shield" bei Moritz 1939, p. 228 u. fig. 11, p. 231).

In diesen ersten Magenabschnitt münden die beiden Divertikel der Mitteldarmdrüse, die voneinander getrennt und in der Größe deutlich verschieden sind. Der linke Abschnitt ist wesentlich größer und nimmt den ganzen Raum des Schalenapex ein; der rechte Abschnitt dagegen ist kleiner und etwas nach rechts oben verschoben. Durch ihre olivgrüne bis gelbbraune Färbung ist die dickwandige Mitteldarmdrüse bei der äußeren Betrachtung leicht zu erkennen. Die verschiedene Größe der beiden Divertikel scheint für die Veliger der meisten Mesogastropoden und Stenoglossen zuzutreffen, da sie

auch von den früheren Autoren regelmäßig beschrieben wird (z. B. von Pelseneer 1911, vgl. Franc 1943), doch scheint das verschiedene Größenverhältnis nicht in allen Fällen von Anfang an vorhanden zu sein, sondern sich erst während der weiteren Entwicklung des Veligers auszubilden. Bei dem jungen Veliger von Crepidula ist der dargestellte Größenunterschied der Divertikel jedoch schon ganz deutlich.

Der eigentliche Magen steht mit dem Lumen der beiden Drüsenabschnitte durch große Offnungen in Verbindung. Es konnte beobachtet werden, daß durch Kontraktionen und Erweiterungen des Magens bzw. der Mitteldarmdrüse der im Magen rotierende Nahrungsinhalt in die Drüse eingesaugt bzw. hineingepreßt wird. Die Mitteldarmdrüse ist daher zweifellos das eigentliche Verdauungsorgan der Larve. Die Richtung der Rotation des Mageninhaltes ist in der Abbildung 6 durch den Pfeil gekennzeichnet; sie entspricht den von Pelseneer (1911, p. 112) gemachten Angaben für die Veliger anderer Arten.

Der mit weiter Offnung an den Magen anschließende 3. Abschnitt, der auf diesem Stadium mit dem ersten Abschnitt praktisch noch eine Einheit bildet, ist die Anlage des Kristallstielsackes, der beim erwachsenen Tier dem Mitteldarm zugerechnet wird. Diese Anlage besitzt auf der linken Seite schon die charakteristischen Längsleisten, die zu den späteren Verschlußfalten des Kristallstielsackes werden, und ist vollständig bewimpert. Ob in diesem Abschnitt der Kristallstiel bereits während des Larvenlebens gebildet wird, konnte weder durch Lebendbeobachtung noch durch Schnittuntersuchung ermittelt werden. Daß es sich aber tatsächlich um die Anlage dieses Organs handelt, zeigt außer der Form und Lage auch der Wimperschlag, der in der in Abb. 6 angegebenen Richtung in scheinbaren Spirallinien um die Wandung dieses Abschnittes herumläuft. Während also die Rotation im eigentlichen Magen in der Richtung der Längsachse der Larve erfolgt, verläuft sie in diesem Abschnitt senkrecht dazu, wie es auch beim erwachsenen Tier der Fall ist. Die Anlage des Kristallstielsackes, die in übereinstimmender Weise auch bei den Embryonen von C. adunca ausgebildet ist (Moritz 1939), kann bei der äußeren Betrachtung häufig schon an der schwärzlichen Pigmentierung ihrer Wandzellen erkannt werden, die zum oben gelegenen Ausgang deutlicher wird. Hier schließt sich der meist kräftig schwarz pigmentierte Enddarm an, der sich in einer charakteristischen doppelten Windung nach vorn rechts zum Mantelrand hinzieht, wo er in der schon erwähnten bewimperten Afterpapille ausmündet. Der Enddarm ist innen ebenfalls dicht bewimpert.

Zur Anatomie des Verdauungstraktus ist ergänzend noch zu sagen, daß er in der beschriebenen Form wohl auch bei den Veligern der meisten Mesogastropoden und Stenoglossen ausgebildet ist; eine Ausnahme macht nur die Anlage des Kristallstielsackes, da er nicht bei allen Prosobranchiern vorkommt (vgl. Ankel 1936 b, p. 106 f.).

Die sog. Larvennieren, eigentümliche große Ektodermzellen, die auf jeder Seite des Velums liegen, wulstförmig nach außen vorspringen und nur aus wenigen Zellen bestehen, die wegen ihrer Lage auch "Subvelarzellen" genannt werden, sind bei den Larven von Crepidula beim Schlüpfen bereits rückgebildet. Ihr Vorhandensein ist daher auf die vorangehenden Embryonalstadien beschränkt, für die es von Conklin (1897) beschrieben ist. Die Funktion dieser Larvennieren wird von Pelseneer (1911, p. 106) als Excretspeicherung gedeutet, wie sie für die in großer Zahl in dem beschränkten Raum einer Eikapsel lebenden Larven wichtig sein dürfte. Dieser Auffassung schließt sich auch Franc (1941, 1943) an, der die larvale Excretion eingehend untersucht und beschrieben hat. Doch gibt Portmann (1930) für Buccinum undatum an, daß sie Excrete in die Kapselflüssigkeit abgeben.

Franc beschreibt im Anschluß an Glaser (1906) außerdem noch für Arten mit direkter Entwicklung das Vorhandensein von "sekundären larvalen Nephrocyten", großen ektodermalen vakuolisierten Zellen, die an verschiedenen Körperregionen, so an der Spitze des Fußes, hinter dem Velum und an seiner Vorderseite zwischen der Basis der Tentakel, ferner am Mantelrand liegen. Aus ihrer Größe und Beschaffenheit, die auch histologisch mit der der Larvennieren übereinstimmt, wird auf eine ähnliche Funktion geschlossen. Bei dem planktischen Veliger von *Crepidula* wurden derartige ektodermale Bildungen nicht beobachtet.

Die Anlage der definitiven Niere ist beim schlüpfreifen Veliger als rundliches oder ovales Bläschen sehr deutlich ausgebildet. Es liegt in der ersten, an den Kristallstielsack anschließenden Windung des Enddarms, die daher von Moritz (1939, p. 230) als "renal loop" bezeichnet wird, und ist als schwach rötlicher oder orangefarbener Komplex in der Seitenansicht und in der Aufsicht von oben leicht zu erkennen (Abb. 2, 5, 6, 11, 12, 13). Am Grunde der Blase, die aus relativ großen drüsigen Zellen besteht, befindet sich eine Stelle mit lebhafter Wimperung. Sie ist allerdings so schwer zu erkennen und so fein, daß sich nicht mit Sicherheit entscheiden läßt, ob es sich um den feinen bewimperten Ausführgang in die Mantelhöhle handelt, den Moritz (1939, p. 239) für C. adunca beschrieben hat. Auch die Schnittuntersuchung gab bisher kein eindeutiges Resultat.

Auffällig erschien, daß in längeren unregelmäßigen Abständen Kontraktionen des Nierenbläschens beobachtet wurden. Dabei war nicht klar zu ermitteln, ob es sich um wirkliche Kontraktionen dieses Organs oder ob es sich um die ersten Kontraktionen des definitiven Herzens handelte, das beim jungen Veliger zwar noch nicht als gesonderter Komplex ausgebildet ist, als dessen erste Anlage aber feine Zellgruppen und Muskelfibrillen anzusprechen sind, die sich vorn und links von der Niere entwickeln und an ihr ansetzen. In jedem Fall ergaben die Lebenduntersuchungen eine Bestätigung der Mitteilung von Delsman (1914, p. 327), daß das zuerst als Bläschen entwickelte

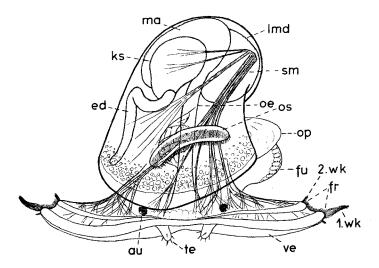


Abb. 7. Crepidula fornicata L., Veliger schräg von oben zur Darstellung des Schalenmuskels. au Auge, ed Enddarm, fr Futterrinne, fu Fuß, ks Anlage des Kristallstielsackes, Imd linker Lappen der Mitteldarmdrüse, ma Magen, oe Oesophagus, op Operculum, os Anlage des Osphradiums, sm Schalenmuskel, te Tentakel, ve Velum, 1. wk, 2. wk erster und zweiter Wimperkranz des Velums, dessen Bewimperung nur im Profil gezeichnet ist. Die in den Fuß verlaufenden Stränge des Schalenmuskels sind nicht eingezeichnet. X ca. 150.

Organ zur definitiven Niere wird, während das definitive Herz erst anschließend während der pelagischen Phase ausdifferenziert wird.

Als weiteres wichtiges Organ des Eingeweidesackes ist der larvale Schalenmuskel zu nennen, der auf der linken Seite der Schale ansetzt (Abb. 7, vgl. Abb. 2 b). Der Hauptstrang des Muskels erstreckt sich nach vorn und teilt sich in die feinen Muskelstränge auf, die sich in das Velum und in den Fuß fortsetzen. Von Interesse ist, daß der Strang, der sich in die rechte Velumhälfte abzweigt, unter dem Oesophagus verläuft. Vom Ansatzpunkt des Schalenmuskels gehen weitere feine Stränge getrennt nach vorn und oben. Sie setzen z. T. an den Organen des Eingeweidesackes an, z. T. zweigen sie sich in die feinen Muskelfibrillen des oberen Mantelrandes auf. Die Funktion des Schalenmuskels wurde bereits kurz erwähnt; er dient als Retraktor für Velum und Fuß und für die Teile des Eingeweidesackes und ermöglicht es so der Larve, sich vollständig in die Schale zurückzuziehen und die Mündung durch das Operculum zu verschließen.

Nach den Lebendbeobachtungen, die durch die Schnittuntersuchungen bestätigt wurden, besitzt der Veliger von *Crepidula* beim Schlüpfen nur diesen einen Schalenmuskel, der nach Lage und Funktion dem Columellarmuskel der Prosobranchier homolog ist. Während aber bei den spiralig gewundenen Prosobranchiern der larvale in den definitiven Columellarmuskel übergeht, erfährt er bei *Crepidula* im Verlauf der Bildung des definitiven Muskelsystems eine Lage- und Funktionsänderung, auf die später noch näher eingegangen wird (s. u. S. 211 ff.).

E. Der Nahrungserwerb des Veligers

Der dem Ei mitgegebene Reservedotter, der die Entwicklung des Embryos während der langen Inkubationszeit ermöglicht, ist beim ausschlüpfenden Veliger von Crepidula vollständig aufgezehrt. Die gleiche Erscheinung wird von Lebour (1931) für Nassarius reticulatus angegeben. Für die Dauer des pelagischen Lebens ist der Veliger daher auf die Aufnahme von Nahrung angewiesen, die nach seiner Größe und Lebensweise nur aus den kleinen Organismen des Nanno- und Ultraplanktons bestehen kann. Thorson (1946, p. 448), der die Lebensweise der planktischen Larven mariner Wirbelloser und dabei auch das Ernährungsproblem sehr eingehend untersucht hat, nennt als oberen Größenwert für das Nannoplankton 0,025 mm, für das Ultraplankton 0,005 mm. Nach einigen vorläufigen Messungen beträgt die Größe der von dem jungen Veliger von Crepidula aufgenommenen Partikel im Durchschnitt weniger als 0,005 mm; der größte Nahrungskörper hatte einen Durchmesser von 0,021 mm.

Lebour (1931, p. 800 f., 1933, p. 340) hat die Zusammensetzung der Nahrung bei Prosobranchierveligern geprüft und ermittelt, daß kleine Diatomeen der Gattungen Nitzschia, Sceletonema und Thalassiosira wichtige Nahrungsbestandteile sind. Es gelang ihr, durch Zufügen einer Reinkultur von Nitzschia closterium zum Seewasser die Larven von Nassarius reticulatus zur Metamorphose zu bringen. Daneben wurden im Mageninhalt kleine Flagellaten und andere nicht näher bestimmbare Organismen des Nannoplanktons gefunden. Nach meinen eigenen, nicht systematisch angestellten Beobachtungen an den Veligern von Crepidula, die aus den Larvenzuchten und aus dem

Plankton des freien Wattenmeeres stammten, spielen die Diatomeen eine geringere Rolle als Futterorganismen. Der Mageninhalt bestand meist aus einzelligen kleinen Grünalgen und Flagellaten. Auch die Schwärmer von Grünalgen werden von den Larven häufig aufgenommen.

Nach der Art des Nahrungserwerbs sind die Veliger Strudler, die ihre Nahrung durch Wimperschlag gewinnen und in den Mund befördern. Das Organ des Nahrungserwerbs ist das Velum (s. o. S. 180 ff.). Hinweise auf den Mechanismus des Nahrungserwerbs der Prosobranchierlarven finden sich bereits bei McMurrich (1885, 1886), dem es allerdings mehr darauf ankam, aus der Funktion und Lage der Wimperkränze die Homologie mit der Bewimperung der Annelidentrochophora herzustellen.

Eine eingehendere Beschreibung des Nahrungserwerbs des Gastropodenveligers hat Lebour (1933, p. 340, vgl. 1931, p. 801 f.) gegeben: "The velum is a powerful swimming organ and is bordered at the edge by a groove having an upper layer of long cilia and an under layer of shorter cilia, the groove leading to the mouth on the ventral surface in front of the foot on the early stages... These cilia constantly moving create a current in the groove which continually wafts food, nannoplankton, into the mouth."

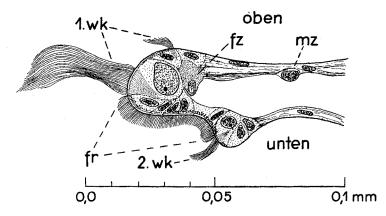


Abb. 8. Crepidula fornicata L., Querschnitt durch den Velumrand eines Veligers kurz nach dem Ausschlüpfen. fr Futterrinne, fz Farbzelle, mz Muskelzelle, 1. wk, 2. wk erster und zweiter Wimperkranz.

Diese allgemeine, im wesentlichen zutreffende Beschreibung des Mechanismus des Nahrungserwerbs kann nach meinen Beobachtungen in einigen Punkten ergänzt werden. Danach muß unterschieden werden zwischen den beiden Teilvorgängen des Fanges der Nahrung und des Sammelns und Transportierens. Die großen lokomotorischen Cilien am Rande des Velums spielen in ihrer Gesamtheit die Rolle des Fangorgans. Die Nahrungsbestandteile geeigneter Größe, die mit den schlagenden Wimpern zufällig in Berührung kommen, werden auf die Unterseite des Velums geschleudert und geraten in die bewimperte Rinne zwischen dem 1. und 2. Wimperkranz. Diese spezifische Art des Fangvorganges stellt von vornherein sicher, daß nur kleine und leichte Organismen erfaßt werden, die vom Schlag der Cilien bewegt werden können.

Die flache Rinne zwischen den beiden Wimperkränzen (Abb. 7, 8) ist das Sammel- und Transportorgan und kann daher als Futterrinne bezeichnet werden. Durch den Schlag der kurzen und feinen Cilien wird ein ständiger

Wimperstrom erzeugt, der auf beiden Hälften des Velums von oben nach unten, d. h. zum Munde gerichtet ist und die aufgefangenen Partikel befördert. Dieser Wimperstrom wird allem Anschein nach vom Schlag der feinen Wimpern der Rinne selbst erzeugt und ist in jedem Fall unabhängig vom Schlag der großen Cilien des 1. Wimperkranzes. Das läßt sich leicht zeigen, wenn man die Richtung der Wellen des Wimperschlages dieser großen lokomotorischen Cilien mit der Richtung des Wimperstromes in der Futterrinne vergleicht (Abb. 9). Wie oben (S. 181) gezeigt wurde, verlaufen die Wellen des

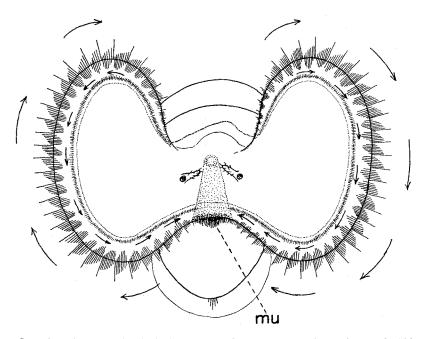


Abb. 9. Crepidula fornicata L., Aufsicht auf das Velum von vorn bzw. oben, vgl. Abb. 1. Die großen Pfeile geben die Richtung der Wellen des Wimperschlages der Randeilien an, die kleinen Pfeile die Richtung des Wimperstromes in der auf der Unterseite gelegenen Futterrinne. mu Mund. Schematische Freihandzeichnung.

metachronen Wimperschlages dieser Randcilien bei beiden Velumhälften in der gleichen Richtung, nämlich von vorn gesehen im Uhrzeigersinn. An der linken, in der Abb. 9 rechten Velumhälfte laufen daher die Wellen des Wimperschlages der Randcilien zu dem Wimperstrom in der Futterrinne parallel, von oben nach unten. In der rechten, in der Abb. linken Hälfte des Velums ist die Richtung jedoch entgegengesetzt. Daraus ist zu schließen, daß die großen Randcilien des Velums an der Erzeugung des Wimperstromes der Futterrinne unbeteiligt sind. Eine Teilfunktion der Cilien des 2. Wimperkranzes dürfte darin bestehen, die Futterrinne seitlich zu begrenzen, so daß ihr Inhalt nicht herausgleitet, sondern vollständig zum Munde befördert wird. Darauf deutet auch ihre im Vergleich zu den Wimpern der Futterrinne größere Länge hin²).

²) Anmerkung bei der Korrektur. Nach KNIGHT-JONES (1954, p. 517) sind die Wimperzellen der Futterrinne ("food-collecting sulcus bordering velum") nach dem Typus der "antiplektischen Metachronie" koordiniert, d. h. der effektive, durch den gerichteten Schlag der Cilien erzeugte Wimperstrom, der an der Transportrichtung der Partikel kenntlich ist, verläuft entgegengesetzt zu der Richtung der metachronen Wellen; vgl. o. S. 181, Anm. 1.

Weiterhin konnte beobachtet werden, daß der Schlag der beiden Wimperkränze des Velums aktiv einen Wasserstrom erzeugt, der auf beiden Seiten von vorn oben nach hinten unten gerichtet ist. Das ließ sich in der Weise ermitteln, daß die Larven durch einige Fäden von stark aufgelockerter Baumwollwatte in ihrer horizontalen Bewegung gehemmt und so gezwungen wurden, auf der Stelle zu schwimmen. Durch Zufügen einer feinen Kohlesuspension konnte dann der Wasserstrom sichtbar gemacht werden. Daher ist anzunehmen, daß nicht nur die Nahrungspartikel aufgefangen werden, die sich zufällig in unmittelbarer Nähe des Velums befinden, sondern auch die, die aus der näheren Umgebung durch den aktiv erzeugten Wasserstrom herangeführt werden. Das dürfte vor allem dann eine Rolle spielen, wenn die Larven an der Wasseroberfläche mehr oder weniger auf der Stelle schwimmen, wie in den Larvenzuchten oft beobachtet werden konnte.

Die von Lebour (1931, p. 801 f.) angedeutete Auswahlfähigkeit der Larve bei der Aufnahme der Nahrung in den Mundtrichter konnte bestätigt werden. Sie betrifft sowohl die Größe der Partikel, wie auch ihre Beschaffenheit und Menge, da z. B. Karminkörnchen von der Größe sonst aufgenommener Nahrungspartikel bei Überangebot aus dem Mundtrichter wieder ausgestoßen wurden. Lebour hat auch schon darauf hingewiesen, daß die ausgestoßenen Partikel zu einem mit Schleim vermischten Faden vereinigt sind, und schließt daraus auf die Schleimbildung in der Futterrinne. Sie spielt wohl besonders auch die Rolle, die hierher beförderten Futterpartikel festzuhalten. Bei den Mollusken gilt ja die allgemeine Regel, daß die von Wimperepithelien beförderten Partikel stets gleichzeitig in Schleimsekrete eingehüllt werden; durch die sehr zarten und feinen Wimpern wird daher direkt nur der Schleim befördert, der die an ihm festgeklebten Partikel mitnimmt.

Der spezifische Mechanismus des Nahrungserwerbs macht ihn zu einem automatisch ablaufenden Vorgang, der sich ständig vollzieht, wenn die Larve mit voll ausgestrecktem Velum schwimmt. Für den Nahrungserwerb der Pantoffelschnecke ist allgemein festzustellen, daß die Larve und das erwachsene Tier die gleiche Nahrung aufnehmen. Ferner ist von Interesse, daß auch der Mechanismus des Nahrungserwerbs bei beiden Altersstufen ähnlich ist. Die Übereinstimmung gilt einmal für das "automatische" Ablaufen des Vorganges, der in beiden Fällen mit einer anderen Funktion gekoppelt ist; bei der Larve mit der Fortbewegung, beim erwachsenen Tier mit der Erzeugung des Atemwasserstromes. Die Übereinstimmung gilt weniger für den Teilvorgang des Nahrungsfanges, der beim erwachsenen Tier zum Unterschied von der Larve eine Filtration des Atemwasserstromes mittels eines doppelten Schleimfilters ist (WERNER 1951, 1953); sie trifft aber für den Teilvorgang des Sammelns und Transportierens zu, der bei beiden Altersstufen mittels einer Futterrinne bewerkstelligt wird. Bei der Larve ist daher das gleiche Funktionsprinzip verwirklicht, und zwar bei einem Organ, das bei der Metamorphose abgeworfen wird.

F. Die Entwicklung bis zur Metamorphose und die Anatomie der Veliconcha

Allgemeine Übersichten über die Entwicklung des planktischen Veligers bis zur Metamorphose finden sich u. a. bei Lebour (1931), Korschelt-Heider

(1936), Ankel (1936 b). Sie dürften in den wesentlichen Punkten für die pelagischen Veliger aller Mesogastropoda und Stenoglossa zutreffen. Auch in dem Fall, daß sich die Entwicklung bis zum Ausschlüpfen des Jungtieres vollständig innerhalb der Eikapsel vollzieht, dürfte die Organogenese bei vielen Arten in den wichtigsten Zügen dem gleichen Entwicklungsgang folgen, wie die Untersuchungen von Delsman (1914) an Litorina obtusata, Moritz (1939) an Crepidula adunca und von A. Franc (1940, 1943) an mehreren Arten mit direkter Entwicklung gezeigt haben. Unterschiede betreffen einmal die Ausbildung und das spätere Schicksal des Velums, des für die Lebensweise der

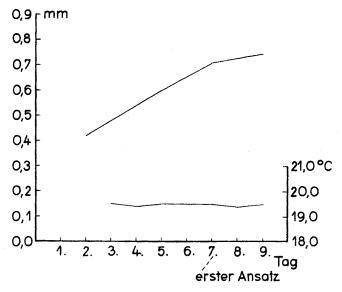


Abb. 10. Crepidula fornicata L., Mittelwertskurve des Wachstums der Veliger einer Larvenzucht vom 5.—13. 8. 1947.

pelagischen Larve wichtigsten Organs, sowie vor allem die Ausbildung des Darmtraktus, der bei den Larven mit direkter Entwicklung durch den größeren Dottervorrat meist eine langsamere Differenzierung aufweist.

Hervorzuheben ist, daß die Entwicklung während der pelagischen Periode kontinuierlich verläuft; ihr Tempo wird von der für die betr. Art festliegenden Dauer der planktischen Periode bestimmt. Das gleichmäßige Wachstum des Veligers von C. fornicata geht aus der Wachstumskurve sehr deutlich hervor (Abb. 10), die aus dem durchschnittlichen Längenwachstum der Schale ermittelt wurde. Die Kurve verläuft anfangs annähernd linear; bei der durchschnittlichen Wassertemperatur von 19,5° C betrug die Längenzunahme 0,060 mm pro Tag. Erst beim Erreichen des metamorphosereifen Stadiums verlangsamt sich das Wachstum. Die Größe dieses Stadiums war in den Larvenzuchten recht unterschiedlich und schwankte zwischen 0,590 und 0,880 mm; die Mehrzahl der Larven hatten eine Größe von 0,730 bis 0,750 mm. Die ansatzreifen Larven aus Planktonfängen waren durchschnittlich etwas größer und hatten eine Länge von 0,780 bis 0,880 mm. Als Maximalwert wurde bei einer Larve aus dem Plankton eine Länge von 1,060 mm gemessen.

Für die Veränderung der äußeren Form ist wesentlich, daß die eigentliche Torsion bereits auf frühen Stadien der Embryonalentwicklung stattgefunden hat. Die Schale des schlüpfreisen Veligers hat daher bereits die "endogastrische" Lage, d. h. die Mündung befindet sich vorn oben, der gewundene Teil mit dem Apex unten. Bei der "exogastrischen" Schale vor der Torsion sind die Lageverhältnisse bekanntlich genau umgekehrt. Das Gehäuse der

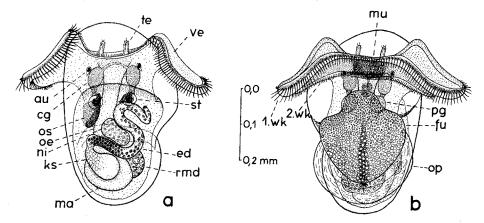


Abb. 11 a, b. Crepidula fornicata L., älterer Veliger a von der Oberseite, b von der Unterseite. au Auge, cg Cerebralganglion, ed Enddarm, fu Fuß, ks Anlage des Kristallstielsackes, ma Magen, rmd rechter Lappen der Mitteldarmdrüse, mu Mund, ni Niere, oe Oesophagus, op Operculum, os Anlage des Osphradiums, pg Pedalganglion, st Statocyste, te Tentakel, ve Velum, 1. wk, 2. wk erster und zweiter Wimperkranz. Nach einem Totalpräparat.

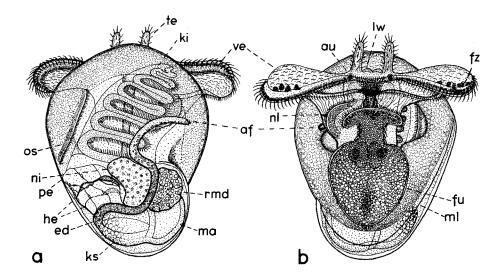


Abb. 12 a, b. Crepidula fornicata L., Veliconcha, a Oberseite, b Unterseite. af After, au Auge, ed Enddarm, fu Fuß, fz Farbzelle, he definitives Herz, ki Anlage der Kieme, ks Anlage des Kristallstielsackes, lw Lippenwulst, ma Magen, rmd rechter Lappen der Mitteldarmdrüse, mr Mantellinie, ni Niere, nl Nackenlappen, os Anlage des Osphradiums, pe Pericard, te Tentakel, ve Velum. Das Operculum ist bereits abgeworfen. X ca. 95.

frisch geschlüpften Larve ist noch annähernd symmetrisch, doch läßt sich die beginnende Asymmetrie bei der Betrachtung von vorn an seiner Form und Lage bereits feststellen. Die während des pelagischen Lebens eintretenden Formveränderungen sind auf das weitere asymmetrische Wachstum zurückzuführen, das auf der rechten Seite wesentlich stärker ist als auf der linken. Das läßt sich an der Formbildung des Gehäuses am besten verfolgen (S. 206 ff.).

Die damit in Zusammenhang stehende Lageveränderung der Organe des Weichkörpers und seine weitere Entwicklung sind durch die Abbildungen der Dorsal- und Ventralseite eines Zwischenstadiums und der vollentwickelten Larve des Metamorphosestadiums, der Veliconcha (Abb. 11, 12) veranschaulicht. Die Seitenansicht der Veliconcha (Abb. 13) zeigt, daß ihre Form der des Jungtiers nach der Metamorphose bereits stark angenähert ist.

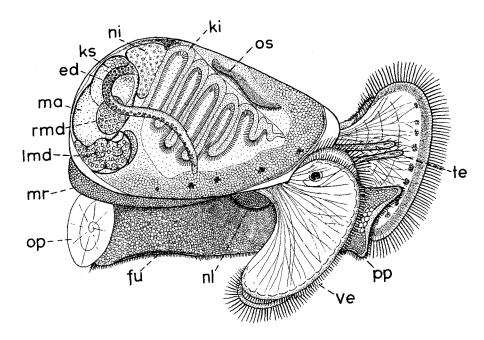


Abb. 13. Crepidula fornicata L., Veliconcha, Schrägansicht. ed Enddarm, fu Fuß, ki Kieme, ks Anlage des Kristallstielsackes, ma Magen, lmd, rmd linker und rechter Lappen der Mitteldarmdrüse, mr Mantelrand, ni Niere, nl Nackenlappen, op Operculum, os Anlage des Osphradiums, pp Propodium, te Tentakel, ve Velum. X ca. 100.

Mit dem zunehmenden Wachstum des Veligers wird auch das Velum während der planktischen Periode erheblich größer; bei einer Veliconcha wurde eine Höhe von 0,800 mm und eine Gesamtbreite von 1,100 mm gemessen. Doch erreicht es niemals die absolute und relative Größe wie bei anderen Veligern mit einer langen pelagischen Periode (vgl. z. B. die Veliger von Nassarius incrassatus, Philbertia gracilis u. a., nach Lebour 1931, 1937). Das Velum behält bei der Larve von Crepidula wie erwähnt stets die zweilappige Form. Seine Vergrößerung dient der Erhaltung der Schwimmfähigkeit des wachsenden und schwereren Veligers, spielt daher für die Entwicklung, die auf die Ausbildung der definitiven Körperform gerichtet ist, keine Rolle.

Im Gegensatz dazu ist die allmähliche Sonderung des Zentralfeldes des Velums von wesentlicher Bedeutung, da ja aus ihm der Kopf hervorgeht. Die Tentakel und die Augenbläschen an ihrem Grunde werden größer. Der Eingang zum Mundtrichter wird schwach spaltförmig; hier entstehen weiterhin die Anlagen der Lippenwülste. Die Verlängerung des Vorderkörpers, der noch das Velum trägt, wird durch die Ausfaltung des rechten Nacken-

lappens noch verstärkt; er trägt später auf seiner Oberseite die Futterrinne und tritt beim Nahrungserwerb nach der Metamorphose in Funktion.

Im Zusammenhang mit dem Auswachsen des Propodiums zeigt der ganze Fuß ein intensives Längenwachstum und nimmt allmählich die schmale langgestreckte Form mit einer wohlentwickelten, vollständig bewimperten Kriechsohle an, die immer noch eine schwache mediane Längsfurche aufweist (vgl. Abb. 13). Am Vorderrand des Propodiums ist auch bereits die Randdrüse bei der äußeren Betrachtung erkennbar. So erlangt die Veliconcha die auch von anderen Autoren z. B. Lebour (1931) beschriebene Fähigkeit, daß sie mit dem Velum noch frei schwimmen, gleichzeitig aber mit dem Fuß bereits an festen Gegenständen kriechen kann. Die Ausbildung des typischen Gastropodenfußes, der die Schale im ausgestreckten Zustand an Größe noch übertrifft, ist bei Crepidula deswegen von besonderer Bedeutung, weil nach der Metamorphose die schon vorher eingeleitete Umformung zum Haftfuß durchgeführt wird.

Für die Differenzierung der Organe des Weichkörpers in der Schale ist wesentlich, daß bereits bei der Veliconcha mit Ausnahme der Gonaden alle Organe angelegt und in Funktion sind. Die starke Vergrößerung des Mantelraumes und die Ausbildung der Kiemenfilamente treten etwa in der zweiten Hälfte des Larvenlebens ein. Bekanntlich wird nur die linke, phylogenetisch rechte Kieme mit nur einer, der rechten Reihe von Filamenten angelegt. Die Veliconcha besitzt meist 5-8 Kiemenfilamente. Sie entstehen nacheinander in der Richtung von hinten nach vorn, wie schon Pelseneer (1911) mitgeteilt hat; das älteste und größte Filament liegt also hinten. Mit ihrer Bewimperung erzeugen die Anlagen der Kiemenfilamente bereits einen kräftigen Wasserstrom durch den Mantelraum. Die dichtbewimperte, dunkelpigmentierte Anlage des Osphradiums hat sich stark in die Länge gestreckt. Seine zu einem doppelten Kamm angeordneten Papillen werden jedoch erst nach der Metamorphose ausgebildet. In der Abb. 16 des Jungtieres kurz nach dem Übergang zum Bodenleben ist die Differenzierung der ersten Papille angedeutet. Wie die Prüfung der Schnittpräparate ergab, ist bei der Veliconcha zwischen dem Osphradium und der Basis der Kiemenfilamente die von außen nicht sichtbare Anlage des Endostyls vorhanden, der schleimliefernden Drüsenleiste im Epithel des Mantelraumdaches. Schließlich ist in einer dicht bewimperten Verdickung des vorderen Mantelrandes die Anlage der Futtertasche ausgebildet. Auf das Herauswachsen des linken und unteren Mantelrandes aus der Schale und die damit zusammenhängende Formveränderung wird später noch einzugehen sein (s. u. S. 210 f.).

Während des Larvenlebens entstehen im Anschluß an die Cerebralganglien die Pleuralganglien, und weiterhin die getrennten Anlagen des Supra- und Suboesophagealganglions; zuletzt entstehen die Anlagen des Osphradial- und Visceralganglions und der Buccalganglien (Abb. 14, 15). In der Entstehung und den anfänglichen Lageverhältnissen des Gangliensystems treten bei den Larven mit direkter und indirekter Entwicklung allem Anschein nach keine wesentlichen Unterschiede auf, da die Beschreibungen und Abbildungen von Delsman (1914) für Litorina obtusata und von Heath (1916) und Moritz (1939) für Crepidula adunca mit den hier für C. fornicata gegebenen im wesentlichen übereinstimmen (vgl. etwa Abb. 14 mit Heath, fig. 2, p. 484, vgl. ferner Franc 1943).

Über die endgültigen relativen Lagebeziehungen wird offenbar erst gegen Ende des Larvenlebens und kurz nach der Metamorphose entschieden. Bei

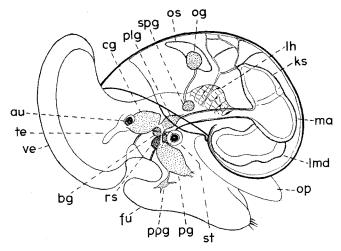


Abb. 14. Crepidula fornicata L., älterer Veliger von der linken Seite, Gangliensystem. au Auge, bg Buccalganglion, cg Cerebralganglion, fu Fuß, ks Anlage des Kristallstielsackes, lh Larvenherz, lmd linker Lappen der Mitteldarmdrüse, ma Magen, og Osphradialganglion, os Anlage des Osphradiums, op Operculum, pg Pedalganglion, ppg Propodialganglion, plg Pleuralganglion, rs Anlage des Radulasackes, spg Supraoesophagealganglion, st Statocyste, te Tentakel, ve Velum. X ca. 130.

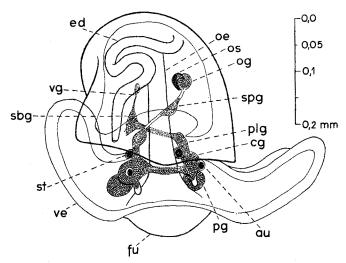


Abb. 15. Crepidula fornicata L., Veliconcha schräg von oben, Anlage des Gangliensystems au Auge, cg Cerebralganglion, ed Enddarm, fu Fuß, oe Oesophagus, og Osphradialganglion, os Anlage des Osphradiums, pg Pedalganglion, plg Pleuralganglion, sbg Suboesophagealganglion, spg Supraoesophagealganglion, st Statocyste, ve Velum, vg Visceralganglion. Nach einem Dauerpräparat.

Crepidula ist bekanntlich der brevikommissurate Typ mit einer starken Konzentration der meisten Ganglien zu einem einheitlichen Komplex verwirklicht. Daß die Ganglien erst später entstehen als die Sinnesorgane, nämlich Augen, Statocysten und Tentakel, wird bereits von den älteren Autoren hervorgehoben. Das gleiche gilt auch für die Feststellung, daß die Ganglien erst entstehen, wenn die Torsion bereits im wesentlichen beendet ist (vgl. Delsman 1914, p. 323, Franc 1943, p. 60).

Zu der Frage nach der Entstehung der Kommissuren und Konnektive können keine eigenen Beobachtungen angeführt werden. Die Mehrzahl der Autoren ist der Auffassung, daß sie aus den Ganglien auswachsen. Abweichend davon gibt Moritz (1939) an, daß sie bei C. adunca z. T. aus Zellsträngen entstehen, die sich vom Ektoderm ablösen und in die Tiefe verlagert werden. Nach dieser Ansicht würden die Kommissuren und Konnektive in der gleichen Weise entstehen wie die Ganglien selbst.

Die Veliconcha besitzt weiterhin bereits eine funktionsfähige Radula. Oben wurde schon darauf hingewiesen, daß die erste Anlage des Radulasackes durch Schnittuntersuchungen bis zum eben geschlüpften Veliger zurückverfolgt werden konnte. Die Radula, die sich in der dickwandigen Ausstülpung des Mundtrichters entwickelt, ist bei der Veliconcha soweit ausgebildet, daß sie Freßbewegungen ausführen kann. Auf diesem Stadium sind auch bereits die Anlagen der Speicheldrüsen vorhanden.

Die weitere Entwicklung des Verdauungstraktus läßt sich dadurch kennzeichnen, daß die einzelnen Abschnitte größer werden und sich schärfer sondern; weiterhin, daß sie infolge des asymmetrischen Wachstums eine veränderte Lage erhalten. Das ist besonders deutlich beim Magen und dem anschließenden Abschnitt der Anlage des Kristallstielsackes; sie haben beim schlüpfreifen Veliger eine fast aufrechte Lage in der Medianen; später aber erfahren sie eine seitliche Drehung um fast 90°, wie ein Vergleich der Abb. 2, 11 und Abb. 12, 16 zeigt. Die Drehung erfolgt von oben gesehen nach links, also in der Richtung der Torsion.

Das Larvenherz wird gegen Ende des Larvenlebens rückgebildet. Ob es dabei regelrecht reduziert wird, oder ob es sich einfach in einen Teil des Epithels umwandelt, wie von Moritz (1939, p. 240 f.) und von Franc (1940, p. 337, 1943, p. 65) angegeben wird, konnte nicht durch unmittelbare Beobachtung ermittelt werden. In jedem Fall werden die Pulsationen des Larvenherzens bei der Veliconcha langsamer und unregelmäßiger, wenn das sich entwickelnde definitive Herz in zunehmendem Maße in Funktion tritt. Zur Zeit der Metamorphose pulsiert dann schließlich nur noch das definitive Herz.

Tabelle 2 Schlagfrequenz des Larvenherzens und des definitiven Herzens bei der Veliconcha von Crepidula fornicata L.

Larve Nr. 1	Zahl der Pulsschläge pro Minute										
Larvenherz	13	10	11	9	11	13	12	15	10	14	_
definitives Herz	19	18	18	19	20	19	19	19	18	18	
Larve Nr. 2											
Larvenherz	13	14	9	13							
definitives Herz	19	18									

Während des Larvenlebens tritt daher vorübergehend der Zustand ein, daß das definitive Herz schon pulsiert, während das Larvenherz noch pulsiert, wobei beide Herzen unabhängig voneinander arbeiten und meist eine verschiedene Schlagfrequenz haben (Tab. 2). Doch muß eine kurze Phase eintreten, in der die Schlagfrequenz beider Herzen annähernd gleich ist. Auf diese Erscheinungen haben Pelseneer (1911), Delsman (1914) und besonders Franc (1943, p. 74 ff. u. fig. 34) aufmerksam gemacht.

Das definitive Herz ist bei der Veliconcha nach der äußeren Untersuchung noch nicht deutlich in das Atrium und den Ventrikel gesondert. Daher ist es in der Abb. 12 nur durch die kräftig gezeichnete Kontur angedeutet; die Grenzlage bei der Systole ist durch die punktierte Linie bezeichnet.

Mit der Vergrößerung des Kiemen- und Mantelraumes, der sich zuletzt vorn bis über den Kopf und hinten bis in die Spitze des Eingeweidesackes erstreckt, geht eine Lageveränderung von Niere, Herz und Enddarm einher, die schließlich in das Dach des Mantelraumes eingelagert sind (vgl. Moritz 1939, p. 240).

G. Beobachtungen über den Vorgang der Metamorphose

Mit der Entwicklung geht eine Änderung des Verhaltens einher, durch die schließlich die Umwandlungsbereitschaft der Veliconcha sehr deutlich in Erscheinung tritt. Thorson (1946, p. 460 ff., 1950, p. 17, 1952, p. 289 f.) hat für die Larven mariner Wirbelloser beschrieben, daß die anfänglich positive Phototaxis gegen Ende des Larvenlebens vielfach in die negative umschlägt. Wenn diese Frage auch nicht für die Larven von Crepidula durch exakte Experimente nachgeprüft wurde, so war die positive Phototaxis der frisch geschlüpften Veliger doch immer gut erkennbar, so vor allem, wenn größere Mengen von Larven für kürzere Zeit in kleineren Kulturgläsern gehalten wurden. Bei der Aufzucht der Larven in den großen Zuchtbecken wurde weiterhin beobachtet, daß die Larven sich schon nach wenigen Tagen mit Vorliebe in den Ecken ansammelten, die das wenigste Licht erhielten. In solchen Ecken trat dann auch bei der Metamorphose oftmals ein häufiger Ansatz auf.

Ein weiteres Anzeichen der Metamorphosebereitschaft ist das Kriechen der Larven an den Wänden bzw. auf dem Boden der Zuchtbecken und der zur unmittelbaren Beobachtung benutzten Boverischälchen. Anfangs schwimmen die Larven mit dem voll ausgestreckten Velum dicht an der Wand oder auf dem Boden des Behälters und "prüfen" ihn mit dem ausgestreckten Fuß. Diese Perioden der mehr tastenden Bodenberührung werden noch durch längere Phasen des freien Schwimmens abgelöst. Die Larven kriechen aber immer längere Zeit mit der ganzen Fußsohle, und wenn schließlich eine geeignete Stelle zur Anheftung gefunden ist, erfolgt die Metamorphose.

Durch die Aufzucht der Larven gelang es stets, ausreichende Mengen ansatzreifer Stadien zu erhalten. Daher war es möglich, an den aus den Zuchtbecken entnommenen und in kleinere Kulturgläser umgesetzten Larven des geeigneten Stadiums die Umwandlung direkt zu beobachten. Sie trat aber auch bei vollentwickelten Larven meist nicht unmittelbar nach dem Umsetzen, sondern gewöhnlich erst nach 1—2 Tagen ein. Diese Behandlung bedeutete daher offenbar für das empfindliche Stadium der Veliconcha eine Schockwirkung. Oft genügte dann die Erneuerung des Wassers und damit die Änderung der Temperatur- und O2-Verhältnisse, um die Metamorphose spontan auszulösen. Sie verläuft dann sehr schnell und ist in ½ bis 1 Std. beendet.

Dabei wird zuerst das Operculum abgeworfen, das jetzt einen Durchmesser von 0,350—0,370 mm hat. Anschließend wird das Velum abgestoßen; eine Bevorzugung der rechten oder linken Hälfte in der Reihenfolge des Abwerfens war nicht zu erkennen. Wesentlich ist, daß die breiten Ränder des

Velums im Ganzen oder doch in größeren Stücken abgeworfen werden; für die übrigen Velumteile wurde ein zelliger Zerfall beobachtet. Wie aus der Abb. 12 hervorgeht, ist das Velum bereits geschrumpft; doch wird es in keinem Fall allmählich reduziert, vielmehr werden große Teile abgeworfen, die erst danach zu zerfallen beginnen. Das ist deswegen hervorzuheben, weil in diesem Verhalten ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den sich in den Eihüllen direkt entwickelnden Arten besteht. Bei ihnen wird das Velum ganz allmählich rückgebildet, was Pelseneer (1911, p. 38 f.) ausdrücklich hervorhebt und Franc (1940, 1943) für mehrere Arten bestätigt.

Mehrfach wurden bei der Veliconcha von Crepidula am Grunde des Velums im Gewebe feine Grenzlinien beobachtet, die allem Anschein nach die "präformierten Bruchstellen" zwischen dem definitiven Kopfmaterial und den peripheren Velumteilen bezeichnen, die abgeworfen werden. Die Umwandlung ist daher im Gewebe vorbereitet und kann so mit großer Schnelligkeit erfolgen. Unmittelbar nachdem das Velum abgestoßen ist, hat die Nackengegend eine blasige und aufgetriebene Oberfläche. Sie wird jedoch nach kurzer Zeit glatt und regelmäßig, so daß die Umwandlung äußerlich keine Spuren hinterläßt. Auffällig war noch, daß die Pigmentierung des Velumrandes bei der Veliconcha oftmals erheblich verstärkt war, ferner daß sich seine Kerne bei der Schnittuntersuchung als schwächer färbbar erwiesen. Diese Erscheinungen lassen sich allem Anschein nach ebenfalls als Vorbereitung des Abstoßens deuten.

Die abgeworfenen Velumteile zeigen noch eine Zeit lang ihren lebhaften Wimperschlag, zerfallen dann aber schnell. Daß die Umwandlungsstadien regelmäßig die abgeworfenen Zerfallsprodukte fressen, wie es für die Lamellibranchier angegeben wird (Cole 1938), konnte nicht beobachtet werden. Das schließt nicht aus, daß einzelne Tiere in den Kulturschälchen nicht auch gelegentlich einige zerfallende Velumzellen einstrudelten und fraßen. Es wird jedoch vermutet, daß es sich nicht um ein regelmäßiges Verhalten handelt. Denn es ist anzunehmen, daß die abgeworfenen Velumteile im freien Wasser durch die Strömungen sofort aus der unmittelbaren Umgebung des Stadiums entfernt werden. Bei den Schnittuntersuchungen wurde aber andererseits ein unmittelbar nach der Umwandlung fixiertes Jungtier gefunden, dessen Magen und Mitteldarmdrüse prall mit den Velumzellen gefüllt waren; sie waren durch ihre Wimpern noch eindeutig als solche zu identifizieren. Diese Frage bedarf daher der Nachprüfung.

Das gleiche gilt für eine weitere interessante Frage, auf deren allgemeine Bedeutung Thorson (1952, p. 290 f.) hingewiesen hat; sie betrifft die Reaktionsbereitschaft des metamorphosereifen Stadiums bei manchen marinen Wirbellosen gegenüber den erwachsenen Tieren der gleichen Art. Danach haben die Larven dieses Stadiums die Fähigkeit, artspezifische, von den erwachsenen Tieren abgegebene Stoffe wahrzunehmen, die auf sie eine anlockende Wirkung ausüben. Bei einigen vorläufigen Versuchen hatte es tatsächlich den Anschein, als ob von den ansatzreifen Larven von Crepidula die Ansatzkörper bevorzugt wurden, an denen erwachsene Pantoffelschnecken angeheftet waren. Ein solches Verhalten ist für ein festsitzendes Tier von besonderer Bedeutung, da die Fortpflanzung davon abhängt, ob die beweglichen Jugendformen zu den älteren festsitzenden Tieren hinfinden. Bei Crepidula sind bekanntlich die jungen Männchen noch beweglich und in der Lage, die obligatorisch sessilen Weibchen aufzusuchen; doch dürften die Chancen für die Kettenbildung erheb-

lich vergrößert sein, wenn bereits die noch schwimmfähigen Larven zu den erwachsenen Tieren hinfinden können. Dadurch, daß es möglich ist, die Larven von *Crepidula* im Laboratorium zu züchten, dürfte es gelingen, diese Frage durch weitere Versuche zu klären.

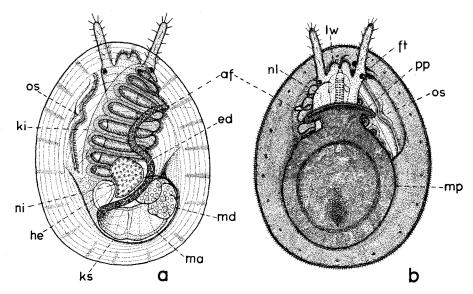


Abb. 16 a, b. Crepidula fornicata L., Jungtier 2 Tage nach der Metamorphose, a Oberseite, b Unterseite, Fuß kontrahiert. af After, ed Enddarm, ft Futtertasche, he Herz, ki Kieme, ks Kristallstielsack, lw Lippenwulst, ma Magen, md Mitteldarmdrüse, mp Metapodium, ni Niere, nl Nackenlappen, os Osphradium, pp Propodium. X ca. 55.

Ein Jungtier kurz nach der Metamorphose (Abb. 16a, b) hat schon ganz die Gestalt des erwachsenen Tieres und unterscheidet sich von diesem äußerlich nur durch den wohl ausgebildeten Kriechfuß und die Beweglichkeit. Kurz nach der Umwandlung ist das Jungtier auch bereits in der Lage, seine Nahrung in der für das erwachsene Tier typischen Weise durch die Filtration des Atemwasserstromes zu gewinnen. Bemerkenswert ist die Asymmetrie des Vorderkörpers, der lange Zeit nur den rechten Nackenlappen besitzt; wie erwähnt, trägt er auf der Oberseite die Futterrinne. Der linke Nackenlappen erfährt seine volle Ausbildung erst auf späten Stadien bei der Umwandlung des Männchens zum Weibchen. Er hat hier die Aufgabe, den "Brutraum" (s. o. S. 174) zwischen Vorderkörper und Ansatzmaterial zu vergrößern und gegen den Kiemenraum abzugrenzen.

H. Die Bildung des Gehäuses und die Symmetrieverhältnisse

Wie bei allen Mollusken entsteht das larvale Gehäuse bei Crepidula aus der sog. Schalendrüse, die besser Schalengrube genannt wird, einer frühembryonalen Bildung der Rückenseite. Die Schalengrube stellt anfangs eine Verdickung, später eine mehr oder weniger tiefe Einstülpung des Epithels aus hohen prismatischen Zellen dar. Meist wird schon auf diesem frühen Stadium in das Lumen der Einstülpung Schalensubstanz ausgeschieden, die anfangs nur aus Konchin besteht. Die Schalengrube stülpt sich bald wieder nach

außen aus; dabei flachen sich die Zellen ab und umwachsen einen immer größeren Rückenabschnitt des Embryos, wobei die Schalensubstanz zu einem dünnen Häutchen ausgezogen wird. In dieser Weise erklärt sich die Entstehung der feinen napfähnlichen strukturlosen Schale, die als die erste geformte Anlage des Gehäuses zu betrachten ist. In die Konchingrundlage werden frühzeitig Kalkkristalle eingelagert, die sich zu der primären Larvenschale zusammenschließen. Diese hat ebenfalls zunächst die Napfform undbesitzt noch keine besonderen Strukturen. Ihre Lage zum Weichkörper ist vor der Torsion die exogastrische (s. o. S. 199); das tritt aber deutlich meist nur noch in der Embryonalentwicklung der Archaeogastropoden in Erscheinung (vgl. die eingehende Untersuchung von Crofts 1937 an Haliotis). Das weitere Größenwachstum des Gehäuses ist auf den wulstförmigen Rand der Schalengrube beschränkt und erfolgt jetzt in Form von feinen konzentrischen Zuwachsstreifen. Diese Art des Größenwachstums wird typisch, wenn der Mantelrand als gesonderte Anlage entsteht und wenn er beginnt sich einzufalten, was zur Entstehung des Mantelraumes führt.





Abb. 17 a, b. Crepidula fornicata L., Gehäuseanlage eines Embryonalstadiums, a Unterseite, b linke Seitenansicht. X ca. 100. Zeichenprisma v. Leitz.

Ein frühes Stadium der Gehäusebildung ist in Abb. 17a, b dargestellt, das noch die anfängliche Napfform hat. Die strukturlose älteste Zone ist von dem angrenzenden Gebiet mit den feinen Zuwachsstreifen deutlich abgegrenzt. Diese bereits vollständig verkalkte Gehäuseanlage stammt von einem Embryo, der einer Eikapsel entnommen war und noch Dottermaterial enthielt, der mithin die Schlüpfreife noch nicht erlangt hatte. Die Lage und Breite der Zuwachsstreifen zeigen an, daß das intensivste Wachstum auf diesem frühen Stadium am vorderen Rand der Schale erfolgt, der nach Conklin (1897) vor der Torsion auf der rechten Seite des Embryos liegt, durch die Torsion aber zum dorsalen Rand des Gehäuses wird. Die Zuwachsstreifen zeigen ferner, daß das Wachstum — bezogen auf die Gehäuseanlage — nahezu symmetrisch ist.

So entwickelt sich die typische Form des Veligergehäuses, die das Stadium der Schlüpfreife kennzeichnet (Abb. 18 a, b). Es ist nahezu symmetrisch und hat etwa eine ³/₄ bis ¹/₁ Windung. Wegen dieser Form wird das Gehäuse des Veligers von älteren Autoren oft als "nautiloid" bezeichnet. Nach den zahlreichen Abbildungen des Veligergehäuses anderer Arten in den Arbeiten von Franc, Habe, Lebour, Ostergaard, Rasmussen, Smidt, Thorson, Vestergaard u. a. handelt es sich offenbar um die Grundform des larvalen Gehäuses aller Prosobranchier und vieler Opisthobranchier. Wie schon erwähnt, ist das beim Schlüpfen vollständig verkalkte Gehäuse so groß, daß es bei der Kontraktion Velum und Fuß aufnehmen kann.

Simroth (1896—1907, p. 197, 245 f.) unterscheidet bei den Prosobranchierlarven die napfförmige Embryonoconcha, die bereits in den Eihüllen gebildet wird und noch unverkalkt ist, von der Prosopoconcha (auch Protoconcha genannt) des planktischen Veligers, die verkalkt

ist und gegen Ende des pelagischen Lebens bereits Windungen und besondere Strukturen aufweisen kann. Sie geht schließlich in die Teleoconcha, das definitive Gehäuse über. Nach dieser Terminologie würde die Abb. 17 die Embryonoconcha von C. fornicata darstellen. die hier allerdings schon verkalkt ist, während die Abb. 18—20 Stadien der Prosopoconcha und die Abb. 21 schließlich die junge Teleoconcha wiedergeben würden. Diese muß als das Endglied der Entwicklung aus den Wachstumserscheinungen während des Larvenlebens bis zu einem Zeitpunkt kurz nach der Metamorphose erklärt werden.

Beim Veliger sind die außerhalb des Gehäuses befindlichen Teile des Weichkörpers, Velum und Fuß, symmetrisch, worauf schon früher kurz hingewiesen wurde. Das muß zeitweilig auch für den Mantelrand gelten, der die Schalensubstanz ausscheidet, da ja das Veligergehäuse nahezu symmetrisch gebaut ist. Die inneren Organe haben entweder durch die Torsion eine asymmetrische Lage erlangt, oder sind der Anlage nach asymmetrisch, wie dies für die beiden Divertikel der Mitteldarmdrüse zutrifft (s. o. S. 191 f.). Die larvale, durch Velum, Fuß und Gehäuse bestimmte Symmetrieebene würde in den Abb. 2 a, b und 18 b in der Zeichenebene liegen und durch die Linie des

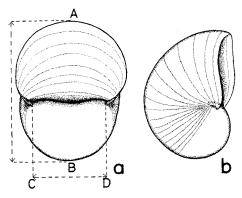


Abb. 18 a, b. Crepidula fornicata L., Gehäuse eines schlüpfreifen Veligers, a Unterseite, b rechte Seite. AB größter Durchmesser Länge des Gehäuses, CD Länge der Apexkante. X ca. 100. Zeichenprisma von Leitz.

größten Schalendurchmessers gehen, dessen Endpunkte in der Abb. 18 a mit AB bezeichnet sind. Entsprechend der Entstehung des Gehäuses (Abb. 17 a, b) hat der älteste Teil der Schale am Apex eine gerade Kante, die "Apexkante" genannt werden kann. Ihre Endpunkte sind in der Abb. 18 a mit CD bezeichnet. In dieser Abbildung verläuft die Apexkante annähernd parallel zur Zeichenebene, steht also auf der larvalen Symmetrieebene nahezu senkrecht.

Während des pelagischen Lebens erfolgt das Wachstum des Gehäuses nunmehr hauptsächlich auf der rechten Seite, so daß es bald asymmetrisch wird. Das setzt eine entsprechende Vergrößerung des rechten Mantelrandes voraus, dessen Wachstumstendenzen einmal gegenüber dem linken Mantelrand wesentlich verstärkt sind und der überdies ein gleichmäßiges und kontinuierliches Wachstum aufweisen muß. Der linke Mantelrand zeigt dagegen dementsprechend ein stark verringertes Wachstum, was anfangs zur zunehmenden Asymmetrie, schließlich aber zu einer Verlagerung der ganzen linken Hälfte des Veligergehäuses auf die Unterseite führt. Ein Zwischenstadium ist in den Abb. 19 a, b dargestellt. Das Gehäuse ist so orientiert, daß die Mündung in der Zeichenebene bzw. parallel zu ihr liegt. Die Abb. 19 a der Unterseite des Gehäuses belegt, daß der hintere, den Eingeweidesack unten

umschließende Teil wirklich aus der ursprünglich linken Schalenhälfte des Veligers hervorgegangen ist. Die Oberseite des Gehäuses hat sich dagegen aus der rechten Hälfte der Veligerschale entwickelt, was durch die Lage des Schalenapex kenntlich gemacht wird. Durch das asymmetrische, auf der rechten Seite verstärkte Wachstum legt sich der rechte hintere Teil der Mündung an den Apex an. Danach ist das Gehäuse von Crepidula prinzipiell dexiotrop gewunden, wenn es auch durch die besondere Wachstumsrichtung nur sehr flach bleibt und frühzeitig eine große Mündung bekommt. Das asymmetrische Wachstum läßt sich in den Abb. 19 a, b aus der Form der Wachstumsstreifen ablesen, überdies auch aus der Lage der Apexkante CD, die jetzt unter einem bestimmten Winkel schräg auf der Zeichenebene steht.

Die Verlagerung der linken Hälfte des Veligergehäuses auf die Unterseite bedeutet, daß es — von oben gesehen — durch das asymmetrische Wachstum nach links gekippt wird. Die durch das Veligergehäuse bestimmte Symmetrieebene erfährt also eine Drehung nach links, die bis zum Ende des pelagischen Lebens nicht ganz 90° beträgt und durch ihre Richtung die embryonale Torsion fortsetzt.

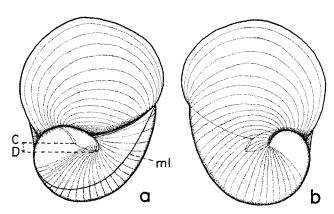


Abb. 19 a, b. Crepidula fornicata L., Gehäuse eines älteren Veligers, a Unterseite, b Oberseite. ml Mantellinie auf dem Unterteil des Gehäuses, vgl. Abb. 20 a, b, CD Apexkante. X ca. 75. Zeichenprisma von Leitz.

Mit diesen Wachstumstendenzen, die auf das verstärkte bzw. verringerte Wachstum des rechten und linken Mantelrandes zurückzuführen sind, gleicht die bisher beschriebene Phase der Gehäusebildung durchaus dem, was Crofts (1937) über die Bildung des Gehäuses bei Haliotis mitteilt; das läßt sich etwa durch einen Vergleich der Abb. 19 b mit den zuerst gebildeten Teilen der in ihrer Textfig. 52, pag. 254 abgebildeten Schale von Haliotis demonstrieren. Die Gehäusebildung von Crepidula unterscheidet sich jedoch gegenüber der von Haliotis durch einen besonderen Vorgang, der gleichzeitig mit den bisher angegebenen Wachstumsprozessen abläuft und wesentlich für die Herausbildung der definitiven Schalenform ist. Es handelt sich um die Entstehung des Gehäuseseptums ("shell shelf" bei Moritz 1939), der eigentümlichen Schalenplatte, die beim fertigen Gehäuse die ventrale Begrenzung des darüberliegenden Eingeweideraumes bildet und an deren unterer Fläche der Haftmuskel des Metapodiums ansetzt (s. u. Abb. 22, S. 212; vgl. Werner-Grell 1950, p. 7 f. und fig. 2).

Das Wachstum des linken Schalenrandes des Veligers wird nämlich nicht nur verringert, sondern es erfährt zu einem bestimmten Zeitpunkt eine nahezu vollständige Unterbrechung, weil der linke Mantelrand, der ja durch das starke Wachstum des rechten Mantelrandes mehr und mehr zur Unterseite verlagert wird, aus dem Gehäuse herauswächst und sich nach außen umschlägt. Er legt sich daher der Außenseite des ursprünglich linken, jetzt unteren Schalenteiles an und wächst nach hinten. Durch die Ausscheidung von Schalensubstanz verstärkt die herauswachsende Mantelpartie die Außen- = Unterseite des Gehäuses. So erklärt sich auch die Entstehung der "Mantellinie" (Abb. 19 a), die die jeweilige Grenze des herausgewachsenen Mantelrandes bezeichnet.

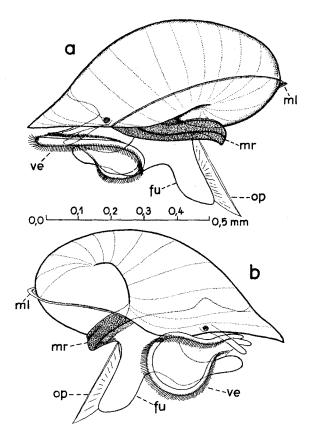


Abb. 20 a, b. *Crepidula fornicata* L., Gehäuse der Veliconcha, a linke, b rechte Seitenansicht. fu Fuß, ml Mantellinie, mr Mantelrand, der sich beim lebenden Tier bis zur Mantellinie erstreckt, op Operculum, ve Velum. Nach einem Totalpräparat.

Das Herauswachsen des Mantels bleibt auf die untere Fläche des Gehäuses beschränkt und findet seine Grenze an dessen Hinterrand. Das ist in den Abb. 20 a, b eines genau seitlich orientierten Stadiums besonders gut zu sehen. Da es sich um ein fixiertes Objekt handelt, ist der Mantel kontrahiert und liegt der Unterseite des Gehäuses nicht mehr vollständig an; er gibt aber auf diese Weise die Mantellinie auf den Seiten und am Hinterrand des Gehäuses frei, die schon zu einer schmalen Kante geworden ist. Hier biegt sich der Mantelrand beim weiteren Wachstum nach unten um und läßt durch die

Abscheidung von Schalensubstanz eine Neubildung sekundärer Art entstehen, den "Schalenbord" ("rim" bei Moritz 1939), der mit seiner Mantelbedeckung (der "accessory mantle fold" nach Moritz) das Metapodium seitlich und hinten schützt (Abb. 21, 22).

Durch das Herauswachsen des Mantelrandes wird daher das Unterteil des Gehäuses innen und außen von Mantelgewebe umgeben. Das Gehäuseseptum entsteht dadurch, daß nach der Metamorphose am vorderen Rand der Unterseite wieder Schalensubstanz ausgeschieden wird. Daher besitzt das Gehäuseseptum ebenso wie der vordere und seitliche Rand des Gehäuses die typischen Zuwachsstreifen. Sie sind in der von Simpoth (1896—1907, Taf. 58, fig. 12) wiedergegebenen Abbildung einer fossilen Art, Crepidula unguiformis Lam. aus dem Pliocän von Toscana, besonders deutlich ausgeprägt.

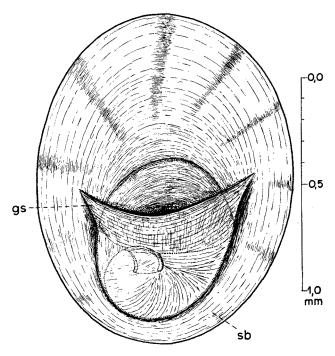


Abb. 21. Crepidula fornicata L., Gehäuse eines Jungtieres von der Unterseite. gs Gehäuseseptum, sb Schalenbord. Die Lage und Größe des Gehäuses der Veliconcha ist durch die punktierten Linien wiedergegeben.

Durch die geschilderten Formbildungsvorgänge wird das Gehäuseseptum vollständig vom Weichkörper umgeben und kann so zur Ansatzfläche der großen Muskelplatte des Metapodiums werden, die zur gleichen Zeit während und nach der Metamorphose angelegt wird (vgl. Abb. 22). Die vorläufigen Schnittuntersuchungen der Stadien kurz vor und nach der Metamorphose ergaben, daß die Muskelplatte des Metapodiums aus dem larvalen Schalenmuskel durch eine entsprechende Verlagerung und ein mehr flächenhaftes Wachstum während des Herauswachsens des linken Mantelrandes hervorgeht. Das Größenwachstum dieses Muskels scheint zeitweilig auf der rechten Seite relativ stärker zu sein, so daß aus dem ursprünglich auf der linken Seite gelegenen spindelförmigen Schalenmuskel des Veligers (s. Abb. 7,

S. 193) die breite, mehr oder weniger symmetrische Platte des definitiven Haftmuskels wird, der die ganze Unterseite des Gehäuseseptums einnimmt und das Metapodium zu einem Haftorgan macht. Diese Angabe, daß der definitive Haftmuskel des Metapodiums letzten Endes auf den larvalen Schalenmuskel zurückgeht, bedarf noch der Bestätigung durch die Schnittuntersuchung der Zwischenstadien vor Erreichen der Metamorphosereife. Sie würde bedeuten, daß mit dem Lage- auch ein Funktionswandel stattfindet, da ja der Weichkörper nach dem Abschluß des Umwandlungsvorganges nicht mehr in den Raum zwischen Oberteil des Gehäuses und Gehäuseseptum, die das eigentliche Gehäuse darstellen, zurückgezogen werden kann; vielmehr ist die definitive Funktion des Muskels des Metapodiums, durch Verkürzen und Verlängern

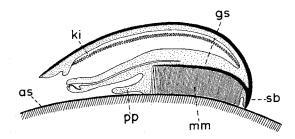


Abb. 22. Crepidula fornicata L., schematischer Längsschnitt durch ein erwachsenes Tier in natürlicher Lebensstellung, Gehäuse schwarz gezeichnet. as Ansatzkörper, gs Gehäuseseptum, ki Kieme, mm Muskelplatte des Metapodiums, pp Propodium, sb Schalenbord.

der Fasern das Anpressen des Tieres an seine Unterlage bzw. das Abheben zu ermöglichen, und zwar ohne Ortsänderung. Der grundlegende Formwandel ist daher als Anpassung an die festsitzende Lebensweise zu erklären.

Für den Veliger von Haliotis tuberculata (Archaeogastropoda) hat Crofts (1937) das Vorhandensein von 2 larvalen Muskeln nachgewiesen. Der von ihr als "velum retractor" bezeichnete Larvenmuskel setzt bei seiner prätorsionalen Bildung auf der rechten Schalenseite an und wird durch die Torsion zur Dorsalseite und anschließend zur linken Schalenseite verlagert. Dieser zuerst gebildete Larvenmuskel von Haliotis entspricht nach Lage und Funktion dem Schalenmuskel des Veligers von Crepidula. Doch ist einmal zu bemerken, daß es sich bei letzterem offenbar um eine posttorsionale Bildung handelt, da sonst schwer zu verstehen wäre, warum der in die rechte Velumhälfte abzweigende Strang unter dem Oesophagus verläuft (s. o. S. 194). Auch Moritz (1939, p. 219) hat für C. adunca beschrieben, daß Muskelstränge erst auftreten, wenn die Torsion nahezu beendet ist. Weiterhin hebt Crofts (1937, p. 242) ausdrücklich hervor, daß der larvale Retractormuskel von Haliotis nicht dem Columellarmuskel der spiralig gewundenen Gastropoden homolog sei. Vielmehr entsteht bei Haliotis auf späteren Larvenstadien auf der rechten Seite ein zweiter, als "columellar muscle" bezeichneter Muskel, der anfangs kleiner als der Velumretractor ist, ihn aber bald an Größe überholt und zum definitiven Retractor wird. Der larvale Velumretractor dagegen bleibt im Wachstum stehen und übernimmt schließlich die Funktion der Anhestung des linken Mantelrandes an das Gehäuse. CROFTS (p. 241) kommt so zu der Auffassung, daß die Bildung dieser beiden Muskel auf das ursprüngliche Vorhandensein von 2 Velumretractoren hinweise.

In der Entwicklung von Crepidula läßt sich nach den bisherigen Beobachtungen kein Hinweis für diese Auffassung finden. Außerdem besteht keine Veranlassung zu bezweifeln, daß der Schalenmuskel des Veligers dem Spindelmuskel der übrigen Prosobranchier mit gewundener Schale homolog ist. Auch Pelseneer (1911) hat stets nur den einen, auf der linken Schalenseite ansetzenden Muskel bei anderen Prosobranchierlarven beschrieben. Doch erscheint es notwendig, den Übergang des larvalen in den definitiven Spindelmuskel in allen Einzelheiten bei einer Form nachzuprüfen, bei der der Muskel nicht wie bei Crepidula einen Lageund Funktionswandel durchmacht. Dafür müßten zum Vergleich auch die Embryonen solcher Arten herangezogen werden, die eine direkte Entwicklung aufweisen, bei denen also ver-

mutlich der larvale Schalenmuskel nicht in gleicher Weise zum Zurückziehen in das Gehäuse benötigt wird wie bei den planktischen Veligern. Es ist von Interesse, daß Moritz (1939) bei den Embryonen von C. adunca einen larvalen, linksseitigen Schalenmuskel überhaupt nicht erwähnt, sondern sofort das Stadium abbildet (fig. 8, 9, p. 228 f.), auf dem ein paariger "shell muscle" und dazwischen ein unpaarer "shelf muscle" eingezeichnet ist. Dieses Stadium entspricht bei C. fornicata dem fortgeschrittenen Stadium der Veliconcha bei der Metamorphose, wenn sich die große zusammenhängende Muskelplatte des Metapodiums entwickelt. Dagegen hat Delsman (1914) für die Larve von Litorina obtusata, die ebenfalls dem Entwicklungstypus mit direkter Entwicklung angehört, das Vorhandensein eines unpaaren Columellarmuskels angegeben, der anfangs deutlich an der linken Schalenhälfte ansetzt und später zur Ventralseite verlagert wird (p. 257, 324), der also ohne Zweifel in den definitiven Columellarmuskel übergeht. Dem entsprechend kommt Delsman zu dem Ergebnis (p. 266, 287), daß sich die ganze Muskelmasse des definitiven Fußes der Entstehung nach von dem larvalen Columellarmuskel ableitet. Die Angaben von Franc (1943) scheinen zu dem gleichen Resultat zu führen, wenn er auch auf diese Frage nicht näher eingeht. Für den Veliger von Crepidula wird der gleiche ontogenetische Zusammenhang des larvalen Columellarmuskels mit der definitiven Muskelplatte des Metapodiums beim erwachsenen Tier vermutet (s. o.

Schließlich ist ergänzend zu bemerken, daß der kleine, sich strahlenförmig aufgliedernde Schalenmuskel, der beim erwachsenen Tier in der Nierengegend ansetzt und das Manteldach mit dem Gehäuseoberteil verbindet, als Neubildung sekundärer Art anzusehen ist (vgl. Werner-Grell 1950, p. 14 u. fig. 4).

Abschließend kann die Bildung des Gehäuses dahingehend zusammengefaßt werden, daß sein Oberteil aus der rechten, das Septum aus der linken Seite des Veligergehäuses hervorgeht; der seitliche und hintere Schalenbord ist dagegen eine sekundäre Neubildung. Das hat im Prinzip schon Moritz für die Bildung des Gehäuses von C. adunca erkannt, der dementsprechend das Gehäuseseptum mit der Columella der spiralig gewundenen Prosobranchier homologisiert.

Beim Größenwachstum des definitiven Gehäuses erfolgt der Zuwachs ringsum am unteren Rand und ebenso am vorderen Rand des Septums. Da der untere Rand durch die festsitzende Lebensweise beim Anpressen stets in Berührung mit dem Ansatzkörper kommt, paßt er sich beim Wachstum seiner besonderen Form genau an. Der Rand des Gehäuses und seine ganze Formgestaltung geben daher alle Besonderheiten der Oberfläche und Gestalt des gewählten Ansatzkörpers genau wieder (vgl. BOETTGER 1953).

I. Zusammenfassung

- 1. In der Entwicklung von Crepidula fornicata L. tritt ein pelagisches Veligerstadium auf. Die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers nach dem Ausschlüpfen aus der Eikapsel bis zur Metamorphose wurden an Larven untersucht, die im Laboratorium gezüchtet wurden.
- 2. Die allgemeinen Tatsachen über die Fortpflanzung und Entwicklung der Pantoffelschnecke werden zusammengestellt.
- 3. Die Dauer der Inkubationszeit, der Periode, in der sich das Ei in der Eikapsel bis zum schlüpfreifen Veliger entwickelt, beträgt 3-4 Wochen.
- 4. Die anschließende planktische Phase dauert im Laboratorium bei erhöhten Wassertemperaturen 10—14 Tage. Für die Entwicklung im freien Wasser wird ein Zeitraum von 2—3 Wochen angenommen.
- 5. Die Anatomie des jungen Veligers kurze Zeit nach dem Schlüpfen aus der Eikapsel wird beschrieben.

- 6. Das zweilappige Velum besitzt am Rande zwei Wimperkränze, zwischen denen eine flache Wimperrinne liegt. Die innere Wand seines Epithels trägt eine charakteristische Muskulatur aus einzelnen Muskelzellen mit feinen Fibrillen, die eine radiäre und zirkuläre Anordnung aufweisen. Ober- und Unterseite des Velums besitzen je ein getrenntes System von Muskelzellen, die der Zusammenfaltung und Kontraktion des Velums dienen. In der Wand des Velums befinden sich weiterhin einzelne multipolare Ganglienzellen, die anscheinend einem peripheren Nervennetz angehören. Das Velum dient der Fortbewegung, dem Nahrungserwerb und dem Gasaustausch.
- 7. Bau und Funktion des Larvenherzens werden beschrieben, das bereits vor dem Schlüpfen aus der Eikapsel pulsiert. Durch ein vorderes und hinteres Klappenventil versetzt das Larvenherz die Flüssigkeit in dem zusammenhängenden Lakunensystem des Weichkörpers in gerichtete Bewegung. Die Schlagfrequenz des Larvenherzens hängt primär vom Entwicklungszustand des Stadiums ab. Während der Metamorphose wird es rückgebildet.
- 8. Die Anlage des Osphradiums ist schon beim schlüpfreifen Veliger als schwarzpigmentierte, dicht bewimperte Leiste am Dach des larvalen Mantelraumes vorhanden.
- 9. Am larvalen Magen kann von dem ersten Abschnitt des eigentlichen Magens die Anlage des Kristallstielsackes unterschieden werden.
- 10. Die embryonalen ektodermalen Larvennieren sind beim Schlüpfen bereits rückgebildet. Das Nierenbläschen in der 1. Windung des Enddarms wird zur definitiven Niere. Das definitive Herz wird erst gegen Ende des pelagischen Larvenlebens ausdifferenziert.
- 11. Der larvale Schalen- oder Columellarmuskel, der an der linken Schalenseite ansetzt, dient mit den Hauptsträngen als Retractor für Velum und Fuß und mit feineren Aufzweigungen für die Organe des Eingeweidesackes.
- 12. Der Veliger ist planktotroph. Der Mechanismus des Nahrungserwerbs wird beschrieben.
- 13. Die Entwicklung bis zur Metamorphose und die Anatomie der Veliconcha, des metamorphosereifen Larvenstadiums, werden beschrieben.
- 14. Der Vorgang der Metamorphose konnte direkt beobachtet werden und verläuft sehr schnell. Dabei wird zuerst das Operculum, anschließend das Velum abgeworfen, und zwar in wenigen großen Stücken, die erst dann zerfallen.
- 15. Die Veliconcha besitzt einen wohl entwickelten Kriechfuß, der sich erst nach der Metamorphose zum Haftfuß umformt.
- 16. Die Bildung des larvalen Gehäuses und seine Formveränderungen während des Larvenlebens bis zur Bildung des definitiven Gehäuses nach der Metamorphose werden beschrieben.

K. Literaturverzeichnis

Ankel, W. E., 1936 a: Die Pantoffelschnecke auf deutschen Austernbänken. Natur und Volk 66.

— 1936 b: Prosobranchia. Grimpe-Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee, IX b 1. Bobretzky, N., 1877: Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. Mikr. Anat. 13.

- Boettger, C. R., 1953: Phänotypische Schalengestaltung bei der Pantoffelschnecke (*Crepidula fornicata* [L]). Arch. Moll. 82.
- Chipperfield, P. N. J., 1951: The breeding of Crepidula fornicata (L.) in the River Blackwater, Essex. J. Mar. Biol. Ass. 30.
- Coe, W. R., 1936: Sexual phases in Crepidula. J. Exp. Zool. 72.
- 1938: Sexual phases in the Gastropod Crucibulum spinosum. J. Morph. 63.
- 1942: Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in Gastropods of the genus Crepidula. J. Morph. 71.
- 1948: Nutrition and sexuality in protandric Gastropods of the Genus Crepidula. Biol. Bull. 94.
- 1949: Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. J. Morph. 84.
- Cole, H. A., 1938: The fate of the larval organs in the metamorphosis of Ostrea edulis. J. Mar. Biol. Ass. 22.
- Conklin, E. G., 1897: The embryology of Crepidula, J. Morph. 13.
- Crofts, D. R., 1937: The development of *Haliotis tuberculata*, with special reference to organogenesis during torsion. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B., 228.
- Dawydoff, C., 1940: Quelques Véligères géantes de Prosobranches provenant de la Mer de Chine. Bull. Biol. 74.
- Delsman, H. C., 1914: Entwicklungsgeschichte von Littorina obtusata. Tijdsch. Nederl. Dierk. Vereen. Ser. 2, 13.
- Drummond, I. M., 1902: Notes on the development of *Paludina vivipara*, with special reference to the urogenital organs and theories of Gasteropod torsion. Quart. J. Micr. Sci. 46.
- Erdmann, W., 1934: Über die Entwicklung und die Anatomie der "ansatzreifen" Larve von Ostrea edulis mit Bemerkungen über die Lebensgeschichte der Auster. Wiss. Meeresuntersuchungen N.F. Abt. Helgol. 19.
- Franc, A., 1940: Recherches sur le développement d'Ocinebra aciculata, Lamarck (Mollusque gastéropode). Bull. Biol. 74.
- 1941: Sur les reins larvaires de certains Mollusques Prosobranches. C. R. Soc. Biol. Paris. 135.
- 1943: Études sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens. Faculté Sci. Alger.
- 1948: Sur la ponte et le développement de Murex Blainvillei Payr. J. Conch. 88.
- 1950: Ponte et larves planctoniques de Philbertia purpurea (Montague). Bull. Lab. de Dinard 33.
- Garstang, W., 1928: The origin and evolution of larval forms. Rep. Brit. Ass.
- 1951: Larval forms and other zoological verses. Oxford.
- Glaser, O. C., 1906: Über den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa und deren larvale Exkretionsorgane. Z. wiss. Zool. 80.
- Gould, H. N., 1917: Studies on sex in the hermaphrodite mollusc *Crepidula plana*, I. History of the sexual cycle. II. Influence of environment on sex. J. exp. Zool. 23.
- Habe, T., 1953: Studies on the eggs and larvae of the Japanese Gastropods (4). Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 3.
- Hagmeier, A., 1930: Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere. Abderhalden, Hdbch. biol. Arb. meth. IX, 5.
- Heath, H., 1916: The nervous system of *Crepidula adunca* and its development. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 68.
- Hertling, H., 1932: Zur Kenntnis des Laichbandes und der Veligerlarven von Natica pulchella Risso. Zool. Anz. 100.
- Hoffmann, R. W., 1902: Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Z. wiss. Zool. 72.
- Ishiki, H., 1936: Sex changes in the Japanese slipper limpets, Crepidula aculeata and Crepidula walshi. J. Sci. Hiroshima Uni., Ser. B, Div. 1, 4.
- Knight-Jones, E. W., 1954: Relations between metachronism and the direction of ciliary beat in Metazoa. Quart. J. Micr. Sci., 95.
- Knudsen, J., 1950: Egg capsules and development of some marine prosobranchs from tropical West Africa. Atlantide-Report, 1.
- Korringa, P., 1952: Recent advances in Oyster biology. Quart. Rev. Biol. 27.
- Korschelt, E. und Heider, K., 1936: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena.

- Lamy, E., 1928: La ponte chez les Gastéropodes prosobranches. J. Conch., 4e Sér., Tome XXVI, 72.
- Lebour, M. V., 1931: The larval stages of Nassarius reticulatus and Nassarius incrassatus. J. Mar. Biol. Ass. 17.
- 1933: The importance of larval Mollusca in the plankton, J. Cons. Intern. Explor. Mer, 8.
- 1934: Rissoid larvae as food of the young herring. The eggs and larvae of the Plymouth Rissoidae. J. Mar. Biol. Ass. 19.
- 1935: The echinospira larvae (Mollusca) of Plymouth. Proc. Zool. Soc. London, Part 1.
- 1936: Notes on the eggs and larvae of some Plymouth Prosobranchs. J. Mar. Biol. Ass. 20.
- 1937: The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plankton. Ibid. 22.
- 1945: The eggs and larvae of some Prosobranchs from Bermuda. Proc. Zool. Soc. London 114.
- Loosanoff, V. L., Miller, W. S. und Smith, P. B., 1951: Growth and settling of larvae of *Venus mercenaria* in relation to temperature. J. Mar. Res. 10.
- McMurrich, J. P., 1885: On the existence of a postoral band of cilia in gasteropod veligers. Ann. Mag. Hist. Nat. (5), 16.
- 1886: A contribution to the embryology of the Prosobranch Gasteropods. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. 3.
- Moritz, C. E., 1939: Organogenesis in the gasteropod Crepidula adunca Sowerby. Univ. Calif. Publ. Zool. 43.
- Odhner, N. H., 1914: Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien. Zool. Anz. 44.
- Orton, J. H., 1909: On the occurrence of protandric hermaphroditism in *Crepidula fornicata*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 81.
- 1912: An account of the natural history of the slipper-limpet (Crepidula fornicata), with some remarks on its occurrence on the oyster grounds on the Essex coast. J. Mar. Biol. Ass. 9.
- 1912-1913: An American enemy of the English oyster farmer. Trans. Plymouth Inst.
- 1922: The phenomena and conditions of sex-change in the oyster (O. edulis) and Crepidula. Nature, 110.
- 1937: Oyster biology and oyster-culture. London.
- 1952: Protandry with self-fertilization in the American slipper-limpet, Crepidula fornicata. Nature, 169.
- Ostergaard, J. M., 1950: Spawning and development of some Hawaiian marine gastropods. Pacif. Sci. 4.
- Patten, W., 1886: The embryology of Patella. Arb. Zool. Inst. Wien, 6.
- Pelseneer, P., 1911 Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. Mém. Acad. Roy. Belg. Sci. Coll. 4º, Ser. 2, 3.
- Portmann, A., 1925: Der Einfluß der Nähreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura. Z. Morphol., Okol. 3.
- 1930: Die Larvennieren von Buccinum undatum L. Z. Zellforsch, u. Mikr. Anat. 10.
- Prosser, C. L., Bishop, D. W., Brown, F. A., Jahn, T. L. und Wulff, V. J., 1952: Comparative animal physiology. Philadelphia und London.
- Rasmussen, E., 1944: Faunistic and biological notes on marine invertebrates I. Videns. Medd. Dansk naturh. Foren. 107.
- 1951: Faunistic and biological notes on marine invertebrates II. The eggs and larvae of some Danish marine gastropods. ibid. 113.
- Rees, C. B., 1950: The idendification and classification of lamellibranch larvae. Hull, Bull. Mar. Ecology, 3.
- Robert, A., 1902: Recherches sur le développement des Troques. Arch. Zool. exp. gén., Sér. 3, 10.
- Salensky, W., 1872: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. Z. wiss. Zool., 22.
- Simroth, H., 1896-1907: Gastropoda Prosobranchia. Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, 3. II.
- 1911: Die Gastropoden des nordischen Planktons. Nord. Plankton, 2.
- Smidt, E. L. B., 1951: Animal production in the Danish Waddensea. Medd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders., Ser. Fisk., 11.
- Smith, F. W. G., 1935: The development of Patella vulgata. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B., 225.

- Suzuki, S., 1935: On the larval development of Crepidula pilosus Deshayes. Botany and Zoology, 3.
- Thorson, G., 1935: Studies on the egg-capsules and development of Arctic marine prosobranchs. Medd. om Grønland, 100.
- 1936: The larval development, growth, and metabolism of arctic marine bottom invertebrates, compared with those of other seas. Ibid. 100.
- 1940a: Notes on the egg-capsules of some North-Atlantic prosobranchs of the Genus Troschelia, Chrysodomus, Volutopsis, Sipho and Trophon. Vidensk. Medd. fra Dansk. naturh. Foren., 104.
- 1940b: Studies on the egg masses and larval development of Gastropoda from the Iranian gulf. Dan. Sci. Invest. in Iran, 2.
- 1946: Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). Medd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders., Ser. Plankton, 4.
- 1950: Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev., 25.
- 1952: Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Okologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1951.
- Vestergaard, K., 1935: Über den Laich und die Larven von Scalaria communis (Lam.), Nassarius pygmaeus (Lam.) und Bela turricola (Mont.). Zool. Anz. 109.
- Werner, B., 1939: Über die Entwicklung und Artunterscheidung von Muschellarven des Nordseeplanktons, unter besonderer Berücksichtigung der Schalenentwicklung. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., 66.
- 1948: Die amerikanische Pantoffelschnecke Crepidula fornicata L. im Nordfriesischen Wattenmeer. Zool. Jahrb. (Systematik) 77.
- 1949: Über den Laichvorgang der amerikanischen Pantoffelschnecke Crepidula fornicata L. Verh. Dtsch. Zool. Kiel, 1948.
- 1951: Über die Bedeutung der Wasserstromerzeugung und Wasserstromfiltration für die Nahrungsaufnahme der ortsgebundenen Meeresschnecke *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda Prosobranchia). Zool. Anz. 146.
- 1953: Über den Nahrungserwerb der Calyptraeidae (Gastropoda Prosobranchia). Morphologie, Histologie und Funktion der am Nahrungserwerb beteiligten Organe. Helgol. Wiss. Meeresunters. 4.
- Werner, B. u. Grell, K. G., 1950: Die amerikanische Pantoffelschnecke Crepidula fornicata L. Jena.