

Die Gehäuseentwicklung bei den Larven der Cymatiiden

(Prosobranchia: Tonnacea).

Von

GOTTHARD RICHTER.

Mit 1 Abbildung und 3 Tafeln.

Abstract: The shell of young Cymatiid-larvae consists of 2-3 aragonitic whorls. This primary construction is gradually replaced by the well-known cartilaginous shell of the full-grown larva.

Kurzfassung: Das Conchyolingehäuse der Cymatiidenlarve ist eine sekundäre Konstruktion, der stets die Bildung eines primären Kalkgehäuses von 2-3 Umgängen vorausgeht.

Einleitung.

Eine Fülle von Publikationen befaßt sich mit Taxonomie und Morphologie, Entwicklung, Ökologie und zoogeographischer Bedeutung der freischwimmenden Larven mariner prosobranchiater Schnecken. Unter ihnen verdienen die Arbeiten von LEBOUR als richtungsweisend besondere Erwähnung. Form, Skulptur und Funktion des Larvengehäuses spielen, wie zu erwarten, besonders bei taxonomischen Betrachtungen eine wesentliche Rolle. Dies gilt in steigendem Maße, seitdem neue Techniken, wie die Raster-Elektronenmikroskopie, die Untersuchung und Darstellung auch feinsten Skulpturelemente gestatten (ROBERTSON 1971, BANDEL 1975, RICHTER & THORSON 1975, THIRIOT-QUIÉVREUX 1972, 1975, BOUCHET 1976 und viele andere).

Weit seltener sind dagegen Untersuchungen über Material und Feinstruktur des Larvengehäuses, obwohl auch hierüber schon früh Überlegungen angestellt wurden. So unterscheidet SIMROTH (1867-1907) bei seiner Beschreibung meist unbekannter Larvenformen aus dem Material der Deutschen Planktonexpedition eine strukturlöse, conchinöse „Embryonoconcha“ von der (mehr oder weniger stark) verkalkten, in einigen Fällen auch rein conchinösen „Prosopoconcha“ und schließlich der stets verkalkten „Teleoconcha“, dem definitiven Gehäuse des metamorphisierten Tieres. (Embryonoconcha und Prosopoconcha werden heute meist als Embryonal- und Larvalgehäuse oder als Protoconch I u. II bezeichnet).

Anschrift des Verfassers: Dr. GOTTHARD RICHTER, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt a. M. 1.

1936 vermutet ANKEL, daß bei planktonisch lebenden Larven eine Kalkabscheidung in die Schale nicht oder nur in geringem Umfang eintritt, WERNER (1955) betont dagegen, daß die Veligerschale von *Crepidula fornicata* zur Zeit des Schlüpfens der Larve bereits voll verkalkt ist. Zu einem ganz anderen Ergebnis kommen FRETTER & PILKINGTON (1971) in ihrer Untersuchung über den Aufbau der Larvenschalen bei Prosobranchia mit planktotropher Entwicklung:

„Examination shows that the transparency of the larval shell is associated with the absence of crystals. Crystals are formed at metamorphosis when the snail adopts a benthic mode of life“ Auch BANDEL (1981) nennt als Beispiel für die Funktionalität organischer Schalensubstanzen „ohne mineralische Beimengungen“ die embryonale und larvale Schalensubstanz von Muscheln und Schnecken und schreibt weiter: „Eine Mineralisierung dieser Substanz tritt meist erst kurz vor oder während der Metamorphose auf. Dadurch bleibt das Gehäuse während der Schwimmphase leicht und gewährt doch ausreichend Schutz für die Veligerlarve“

In der Tat beginnt die Ontogenese jedes Gastropodengehäuses mit der Bildung einer kappenartigen organischen Hülle (SIMROTH 1896–1907, D'ASARO 1969, Bandel 1975) und organische Substanz bildet, soweit wir wissen, die „Matrix“ jeder Gastropodenschale. Das Ausmaß der Mineralisierung auch bei Larvengehäusen wird jedoch sowohl von FRETTER & PILKINGTON wie von BANDEL offensichtlich weit unterschätzt. Den Beweis hierfür liefert schon die Erfahrung, daß Fixierungsgemische mit saurer Reaktion alle Gastropodengehäuse, auch die der meroplanktonischen Larven, in kurzer Zeit zerstören, eben „entkalken“ (ROBERTSON 1971).

Unbestritten ist dagegen, daß die Larvengehäuse der Cymatiiden organisch sind (und eben deshalb in alten Planktonproben oft als einzige erhalten). Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es zu untersuchen, ob diese organischen Gehäuse primär oder sekundär unverkalkt sind, sich also direkt aus einer rein organischen Embryonalschale ableiten lassen oder als gewissermaßen „entkalkte“ Aragonitgehäuse anzusehen sind.

Material und Methode.

Die Stadien der Gehäuseentwicklung wurden an *Cymatium parthenopeum* (SALIS 1793) und *Cymatium caribbaeum* CLENCH & TURNER 1957 untersucht. *C. parthenopeum* ist in dem mir zugänglichen Material keineswegs häufig, jedoch die einzige Art der Gattung, von der mir sowohl sicher identifizierbare Larven verschiedener Alterstufen als auch Bodenstadien mit gut erhaltenen Larvengehäusen im Apex des Teleoconch zur Verfügung standen. *C. caribbaeum* ist in meinem Material neben *C. labiosum* (WOOD) die häufigste Cymatiidenlarve, doch ist die Bestimmung nicht sicher. Vergleiche mit Gehäusen anderer Arten bestätigen, daß die beschriebene Morphogenese des Larvengehäuses für alle Arten der Gattung gilt. Bestimmt wurden die teleplanen Larven nach SCHELTEMA (1971) und LAURSEN (1981), wobei nicht immer volle Übereinstimmung zwischen Beschreibung und eigener Beobachtung bestand. Auf einige dieser Bestimmungsprobleme werde ich noch eingehen.

Das untersuchte Material stammt aus den Planktonfängen der „METEOR“-Fahrt 51 (Äquatorialer Auftrieb, Jan.-Juni 1979), Bodenstadien von *C. parthenopeum* mit gut erhaltenen Larvengehäusen aus der malakologischen Sammlung des Senckenberg-Museums. Die Gehäuse wurden an der karibischen Küste Kolumbiens und aus Bodenproben der „METEOR“-Fahrt 36 (Auftrieb W.-Afrika) gesammelt.

Die untersuchten Planktonproben waren in gepuffertem Formalin-Seewasser-Gemisch fixiert und hervorragend erhalten. Die isolierten Gehäuse wurden in destill. H₂O gewaschen und sofort oder nach stufenweiser Überführung in absol. Alkohol getrocknet. Zur Untersuchung der Schalenstruktur wurden sie dann in ungefähr der gewünschten Ebene gebrochen oder gerissen, einige auch nach Überführung in Kanadabalsam angeschliffen. Entkalkt wurde mit verdünnter HCl oder (schonend) mit 0·1 M Titriplex III-Lösung der Fa. MERCK. Zum Entfernen der organischen Schalensubstanz wurden die Gehäuse gegläht oder mit Na-Hypochlorid/H₂O₂ behandelt. Das für die Untersuchungen benutzte Raster-Elektronenmikroskop ist eine Leihgabe der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Eigene Untersuchungen.

Mineralisierte Larvengehäuse.

Die Primärschale aller Gastropoden besteht aus organischem Material, und bei Arten mit sehr kurzer freier Larvenphase mag eine Mineralisierung erst während oder sogar nach der Metamorphose einsetzen. Es wäre jedoch ein Irrtum, wollte man diesen Fall als Regel ansehen und gar funktionell (mit einfacher Gewichtseinsparung) begründen (BANDEL 1981, 1982). Denn gerade bei holopelagischen gehäusetragenden Gastropoden (Atlantidae, Pteropoda thecosomata), also bei Lebensformen, deren Anpassung an die Lebensverhältnisse des Pelagial naturgemäß besonders weit geht, ist die organische (gallertige oder conchinöse) Schale die Ausnahme (Altersschale von *Oxygyrus keraudreni*, Gallertschale der Cymbuliiden) und das dünnwandige Aragonitgehäuse die Regel (BÉ et al. 1972, BATTEN & DUMONT 1976).

Die meisten Meso- und Neogastropoden mit planktotropher Entwicklung haben dünnwandige, aber voll mineralisierte Larvengehäuse (Fig. 1, 2 und 9a) und zwar bereit zur Zeit des Schlüpfens oder kurz danach. Überführt man ein solches Larvengehäuse in verdünnte Säure, so löst es sich unter heftiger Gasentwicklung bis auf eine dünne, nicht formkonstante Hülle auf, die gelegentlich noch Reste der Oberflächenskulptur erkennen läßt (Fig. 1a). Entfernt man im Gegenversuch die organischen Bestandteile durch Glühen, so bleibt eine weiße, rein mineralische Schale zurück, die in Form, Größe und Skulptur perfekt dem unbehandelten Larvengehäuse entspricht (Fig. 2). Im Bruch zeigt eine solche Schale deutliche Kreuzlamellen- (oder gekreuz nadelige) Struktur, lockerer allerdings als bei der unbehandelten Schale, da die organische Matrix fehlt (Fig. 3). Beide Komponenten, Aragonit wie Conchyolin, formen die Larvenschale wie die des metamorphisierten Tieres und sicher ist der organische Anteil bei larvalen Gehäusen relativ hoch. An Gewicht, Masse und formerhaltender Funktion übertrifft aber die mineralische Komponente die organische auch beim Larvengehäuse beträchtlich. Es erscheint somit kaum angebracht, von einem „vornehmlich organischen“ Larvengehäuse zu sprechen (BANDEL 1982: 113).

Vergleich der Larvengehäuse bei verschiedenen Tonnaceen.

Eine hervorragende Beschreibung von Cymatiiden-Veligern, die allerdings weniger dem Gehäuse als dem lebenden Tier gilt, verdanken wir LEBOUR (1945).

LEBOUR beschreibt das Gehäuse von *C. chlorostomum* (LAMARCK) (*C. nicobaricum* [RÖDING] nach LAURSEN 1981) als „smooth“ und den Apex als „longitudinally ribbed and slightly keeled“, erwähnt das organische Schalenmaterial jedoch nicht. SCHELTEMA (1966, 1971) und LAURSEN (1981) beschreiben demgegenüber eingehend die Larvengehäuse und betonen, daß sie unverkalkt und elastisch seien.

Nach LAURSEN sind auch die Gehäuse von Tonnidenlarven (*Tonna galea*, *T. maculosa*) „non calcified, resilient“ Nach meinen Untersuchungen, die sich jedoch auf jüngere Larvenstadien beschränken (LAURSEN 1981: F. 51 a-c), haben sie eine Aragonitschale, die bei älteren Larven allerdings durch ein sehr dickes, mehrschichtiges Periostracum verhüllt wird, so daß die Skulptur der apicalen Umgänge im REM-Bild nicht mehr erkennbar ist (LAURSEN 1981: T. 3 F. 4, 5). Diese dicke organische Hülle — mehr solide Schale als Periostracum — entsteht bei Tonniden (wie bei Cymatiiden) dadurch, daß der Mantelrand bei jedem neuen Umgang nicht nur im Bereich der Mündung sondern über das ganze Gehäuse bis zum Apex hinauf neue Conchyolinlagen abscheidet.

Die Bursidenlarven haben kalkige Gehäuse mit relativ dünnem Periostracum, so daß bei ihnen die apicale Skulptur stets deutlich sichtbar bleibt. Bei Cymatiiden und Tonniden fehlen die sogen. „Schwebestacheln“ bei älteren Larven oft auch dann, wenn sie bei jungen wohl entwickelt sind, bei den Bursiden bleiben sie bis zur Metamorphose erhalten. Die stärkere Mineralisierung der Gehäuse bei Bursiden- und Tonnidenlarven zeigt sich auch im Aufbau dieser Stacheln. Während sie bei Cymatiiden oft rein organisch sind, haben sie bei den anderen Familien einen hohlen Schaft aus locker verbundenem mineralischem Material, sind also wie andere Oberflächenskulpturen in organisch-mineralischer „Verbundbauweise“ ausgeführt.

Die Entwicklung des Larvengehäuses bei der Gattung *Cymatium*.

Das hier besonders eingehend untersuchte Larvengehäuse von *C. parthenopeum* ist schlanker als das anderer *Cymatium*-Arten (mit Ausnahme von *C. femorale*). Die Larve wurde von SCHELTEMA (1966) identifiziert und beschrieben. Im Apex des Larvengehäuses ist — wie bei den meisten Arten der Gattung — die charakteristische Skulptur von Protoconch I und II durch die oberflächlich glatte Conchyolinschale sichtbar. Sie besteht bei *C. parthenopeum* — wie bei allen hier untersuchten Tonnaceenlarven — aus einer unregelmäßigen „Hammerschlag“-Skulptur auf Protoconch I („beaten“ nach THORSON 1940, AMIO 1963; „pitted“ nach LAURSEN 1981). Die ersten 1-2 Umgänge von Protoconch II tragen eine grobe Gitterskulptur, die sich aus Radiärrippen und Spiralreifen zusammensetzt, wobei die Kreuzungspunkte mehr oder weniger deutlich erhöht sind. Alle folgenden Umgänge sind glatt (Fig. 4 u. 7a). Sind periostracale Stacheln vorhanden — was bei älteren Larven von *C. parthenopeum* nicht immer der Fall ist — so sind sie lang und in 2 Spiralreihen angeordnet. Das Gehäuse der ausgewachsenen Larve hat ca. 6 Umgänge und ist siphonostom.

Bei den jüngsten, von mir untersuchten Larvengehäusen (ca. 4 Umgänge) sind Protoconch I und die skulpturierten Umgänge von Protoconch II als massive Aragonitgehäuse ausgebildet, mit Wandstärken von 10-30 μ (Protoconch I) und 10-20 μ (Protoconch II), beide auch in diesem Stadium bereits von einer ca. 20 μ dicken organischen Schale umhüllt (Fig. 4). Protoconch I zeigt im Bruch eine Feinstruktur aus unregelmäßigen, senkrecht zur Oberfläche angeordneten Prismen,

wie sie ganz gleich auch bei postlarvalen Kalkabscheidungen (sekundären Wandverdickungen usw.) vorkommt (Fig. 5 u. 9b). Die Schale von Protoconch II (gegitterte Umgänge) besteht aus 2 Schichten, einer (nicht immer deutlich erkennbaren) äußeren Prismen- und einer inneren Kreuzlamellenschicht (Fig. 6).

Bei jungen Larven ist auch der oberste glatte Umgang von Protoconch II massiv verkalkt, allerdings mit einer ganz anderen Kristallstruktur (Fig. 7b). Sie besteht aus einer sehr gleichmäßigen Prismenschicht, ist weniger fest als die der oberen Umgänge und erreicht eine Dicke von 4 bis max. 10 μ .

Alle folgenden Umgänge des Larvengehäuses sind glatt, elastisch und (scheinbar) rein organisch aufgebaut. Tatsächlich setzt sich jedoch die Prismenschicht des ersten glatten Umgangs in ihnen fort, die Innenwand der organischen Schale trägt in allen Umgängen eine dünne mineralische Auskleidung, bestehend aus relativ locker verbundenen Prismen. Die Dicke dieser „Tapete“ beträgt max. 4 μ und nimmt in Richtung Mündung ständig ab (bis auf $< 1 \mu$). Sie gleicht dem „feinen Aragonitrasen“, wie ihn BANDEL (1975: 76, T. 4 F. 2) beschreibt und abbildet. Nur die Gehäusemündung selbst und ein kurzer anschließender Abschnitt des letzten Umgangs sind frei von dieser Kalkschicht.

Bei etwas älteren Larven (ca. 5 Umgänge) sind von der festen Kalkschale im Apex des Gehäuses nur noch Reste vorhanden. Je nach Alter des Tieres bestehen diese aus größeren oder kleineren isolierten Kalk„schollen“ in Protoconch I u. II (Fig. 8). Die damit freigelegte Innenwand der organischen Schale trägt den in allen Einzelheiten perfekten Negativ-Abdruck der ursprünglichen Kalkskulptur (Fig. 4b). Bei noch älteren Larven (ca. 6 Umgänge) sind auch die letzten Reste des Aragonitgehäuses verschwunden, gelegentlich füllen noch kleinste Aragonitpfropfen die (im Negativ vertieften) Knotenpunkte der Gitterlinien von Protoconch II, und nur der conchinöse Abdruck erinnert an die ehemals vorhandene Kalkskulptur. Es ist dieses Negativmuster, das bei ausgewachsenen Larven der Gattung *Cymatium* im Apex des organischen Gehäuses durch die bräunlich-transparente Conchyolinschale erkennbar ist.

Die mineralische Schale wird also vom Tier resorbiert und dieser Kalkabbau greift sukzessiv auch auf die jüngeren Umgänge des Gehäuses über, deren aragonitische Auskleidung bei älteren Larven deutlich dünner ist als bei jungen. Soweit meine Beobachtungen gehen, bleibt jedoch stets eine dünne kalkige Auskleidung des organischen Gehäuses erhalten (nicht im Apex!). Diese Schicht ist als opaker Schleier an der Innenwand des transparenten Gehäuses sichtbar, oft auch als feine Bruchlinien, entstanden bei mechanischer Verformung des elastischen organischen Gehäuses.

Versucht man diese isolierten Befunde in Wachstumsvorgänge zu übertragen, so ergibt sich etwa folgender Ablauf:

- Auf der Basis einer primären organischen Schale wird — mit großer Wahrscheinlichkeit noch vor dem Schlüpfen — Protoconch I als mineralische Schale angelegt, sicher als flächige Ausscheidung einer dicken prismatischen Aragonitschale im Bereich der Embryonalwindung.
- Der kalkige Protoconch II (mit Netzskulptur) wird von der frei schwimmenden Larve durch „normales“ Mantelrandwachstum gebildet. Cymatiidenlarven dieses Entwicklungsstadiums dürften sich kaum von denen anderer Tonnaceen (Bursidae, Tonnidae) unterscheiden. Ihr relativ flaches Aragonitgehäuse trägt die charakteristische Skulptur, die durch das dünne Periostracum noch nicht verdeckt

ist, auf Protoconch II können einige Schwebestacheln ausgebildet sein. Eine Larve dieses Typs wurde von RICHTER & THORSON (1975: 146, T. 10 F. 68) als *Tonna* sp. beschrieben und abgebildet. Bis zu diesem Stadium ist die Primärschale mineralisch.

- Im weiteren Verlauf des Wachstums scheidet der Mantelrand primär eine Conchyolinschale ab und zwar, wie man an einer mehr oder weniger deutlichen Zuwachskante auf der Gehäuseoberfläche erkennt (Fig. 13a, 14a), über dessen ganze Oberfläche bis zum Apex hinauf.
- als sekundäre Bildung entsteht jetzt auf der Innenseite des organischen Gehäuses die aragonitische Prismenschicht. Die Zone des eigentlichen Gehäusewachstums, die Mündung, ist stets frei von dieser Kalkauskleidung.
- Gleichzeitig beginnt jedoch auch der Abbau der primären Aragonitschale, beginnend im Apex (Protoconch I) und in Richtung Mündung fortschreitend. Kalkausscheidung und Kalkresorption laufen in verschiedenen Abschnitten des Mantelepithels gleichzeitig ab.

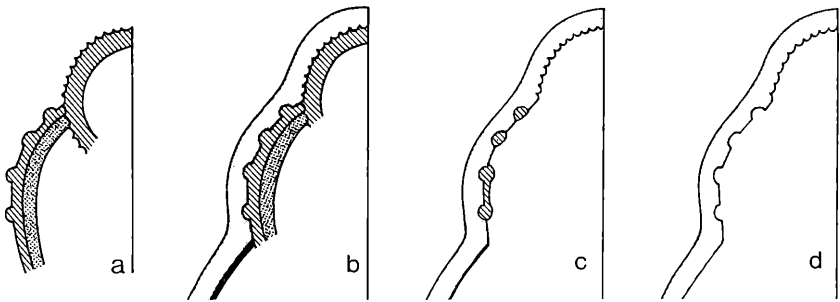


Abb. 1: Schematischer Querschnitt durch die Apices verschieden alter *Cymatium*-Larven. a: jüngstes, d: ältestes Larvenstadium. Grob schraffiert: Primäre Prismenschicht (kalkig). Grob punktiert: Kreuzlamellenschicht (kalkig). Schwarz: Sekundäre Prismenschicht (kalkig). Fein punktiert: Conchyolinschale.

Das organische Gehäuse der Cymatiidenlarven entsteht also auf dem Umweg über ein Aragonitgehäuse und nicht mineralisierte Gehäuse planktonischer Prosobranchierlarven können durchaus kontrovers entstehen. Als primär unverkalkt treten sie vermutlich nur bei Arten mit kurzer Larvenzeit auf (vielleicht auch im brackischen oder jedenfalls kalkarmen Milieu [Tiefsee?]) doch dürften solche Fälle ganz allgemein seltener sein als oft angenommen. Im zweiten, hier beschriebenen Fall leitet sich das hochdifferenzierte, große organische Larvengehäuse aus einem Aragonitgehäuse ab, dessen Funktion es übernimmt.

An den Gehäusen metamorphisierter Gastropoden bildet das Larvengehäuse den Apex und ist oft dank ganz anderer Oberflächenskulptur und Form deutlich von den ersten Umgänge des Teleoconch zu unterscheiden (ROBERTSON 1971, RICHTER & THORSON 1975, BOUCHET 1976). Bei adulten Tieren ist es oft bis zur Unkennt-

lichkeit korrodiert, überwachsen oder abgebrochen, bei jüngeren und gut erhaltenen Gehäusen kann es hervorragend erhalten sein und die Bestimmung unbekannter Larvenformen durch direkten Vergleich von Form und Skulptur ermöglichen. Auch bei Cymatiiden kann das Larvengehäuse erhalten sein und in seiner Gesamtheit als zusätzliches Merkmal dienen (CLENCH & TURNER 1957). Bei mehreren der von mir untersuchten Gehäuse von *C. parthenopeum* ist das organische Larvengehäuse unbeschädigt erhalten und zeigt, wenn man es vorsichtig abbricht, oft noch die exakte Form der siphonostomen Mündung.

Bei der Präparation ergibt sich, daß die organische Schale ein vollständig mineralisiertes, sehr dickwandiges Kalkgehäuse umschließt. Wie bei den — durchgehend kalkigen — Larvengehäusen anderer Gastropoden findet auch bei *Cymatium* eine postlarvale Schalenbildung statt und zwar in Form von mächtigen Kalkablagerungen an der Innenwand des Larvengehäuses (Fig. 9b). Im Verlauf dieses Prozesses kann schließlich auch das verbleibende Lumen eines oder mehrerer Umgänge verfüllt oder durch Septen abgeschottet werden (BANDEL & HEMLEBEN 1975).

Die Abschnitte dieser postlarvalen Verkalkung eines organischen Larvengehäuses ließen sich aus Mangel an entsprechendem Material zwar nicht Schritt für Schritt beobachten, wohl aber mit ziemlicher Sicherheit aus den verschiedenen Zonen der sekundären Kalkschale rekonstruieren. Diese hat bei den untersuchten *C. parthenopeum* eine durchschnittliche Dicke von ca. 200 μ , im Apex jedoch nur von ca. 70 μ und besteht aus einer äußeren Prismenschicht von 10-15 μ Dicke und einer mächtigen inneren Kreuzlamellenschicht. Im Bereich des obersten Umganges ist das Lumen des Gehäuses vollständig verfüllt, nahe der Mündung verschließt ein Septum den letzten Umgang des Larvengehäuses (Fig. 10b).

Offensichtlich erfolgt die Bildung des Ganzen in 2 Abschnitten, a) der Konstruktion eines vollständigen, mineralischen Larvengehäuses innerhalb des organischen Larvengehäuses und b) dessen teilweiser Verfüllung und der Bildung eines oder mehrerer Septen. Dies ergibt sich m. E. daraus, daß sowohl dort, wo das Septum an die Kalkschale anschließt als auch zwischen Sekundärschale und Lumenfüllung eine zweite, dünne Prismenschicht angelegt ist, auf die dann wieder dicke Kreuzlamellenschichten folgen. In beiden Zonen ist die Kalkmasse vierfach geschichtet, von außen nach innen folgen Prismen, Kreuzlamellen, Prismen, Kreuzlamellen (Fig. 11).

Der Gedanke liegt nahe, daß die Prismenschicht der Sekundärschale der dünnen aragonitischen Auskleidung des pelagischen Larvengehäuses entspricht. Sie ist jedoch auch dort vorhanden, wo während der späten Larvenzeit nachweislich keine mineralische „Tapete“ mehr vorhanden war, in Protoconch I und den skulpturierten Umgängen von Protoconch II. Der „Prismenrasen“ ist somit keine zwingende Voraussetzung für die Bildung der postlarvalen Kalkschale.

Eine (fast komische) Folge des Einbaus der postlarvalen Kalkschale in das Lumen des organischen Larvengehäuses ist, daß dieses — und zwar wiederum als Positiv — wieder die Skulptur der primären aragonitischen Larvenschale trägt und damit deren perfektes Duplikat darstellt (Fig. 13). Würde man nicht um die beschriebene zeitliche Folge von mineralischer Positivskulptur — organischer Negativskulptur — sekundärer mineralischer Positivskulptur, man müßte das kalkige Duplikat für das Original halten. Nach Zerfall der organischen Hülle wird dieses Oberflächenmuster allerdings schnell durch chemische oder mechanische

Korrosion zerstört und unkenntlich, wenn es nicht schon vorher mit dem restlichen Larvengehäuse abbricht.

Diskussion.

In LAURSEN's Arbeit über die teleplanen Prosobranchierlarven des Nordatlantik werden zum erstenmale mehr als 20 Tonnaceenlarven vergleichend beschrieben und in verschiedenen Wachstumsstadien abgebildet. Auch mit Hilfe dieser einzigartigen Zusammenstellung bleibt nach meinen Erfahrungen die sichere Identifikation einer ganzen Reihe von Larven problematisch. Das Nebeneinander von behaarten und unbehaarten Gehäusen derselben Art, auffallende Unterschiede in der Pigmentierung und schließlich der Wechsel (bei vielen Arten) vom juvenilen holostomen zum alten siphonostomen Gehäuse erschweren die Bestimmung verschiedener alter Larven beträchtlich.

Mit Hilfe der aragonitischen Schalenskulptur und/oder ihres klaren Negativabdrucks auf der Innenseite der organischen Schale (Fig. 14) könnte es in Zukunft möglich sein, sichere Wachstumsreihen von Larven gleicher Arten aufzustellen oder — noch wichtiger — ältere Larven durch Vergleich mit frisch geschlüpften aus sicher bestimmten Gelegen zu identifizieren. Denn der große Vorteil der hier zählenden Merkmale ist, daß sie gerade an der jungen Larve bereits voll ausgebildet und leicht zu untersuchen sind. Ihr taxonomischer Wert wird allerdings möglicherweise durch die Uniformität der Muster innerhalb der Tonnaceen einerseits und ihre spezifische Variabilität andererseits eingeschränkt. Solange beide Faktoren noch nicht hinreichend erforscht sind, ist die Methode nicht anwendbar und führt höchstens zu Verunsicherungen.

So mußte ich bei vergleichenden Untersuchungen feststellen, daß Larven, die ich zunächst als junge (holostome) oder ausgewachsene (siphonostome) Wachstumsstadien von *C. caribbaeum* bestimmt hatte, sich in einem Merkmal deutlich voneinander unterscheiden: Der 2. Spiralreif (von oben) ist bei den holostomen Larven doppelt, bei den siphonostomen einfach (Fig. 14 b, 15 b). Da dieses Merkmal konstant scheint, handelt es sich vermutlich um Vertreter zweier Arten.

Ein von LAURSEN hervorgehobenes — und sehr auffälliges — Merkmal derselben (?) Art ist nach meinen Beobachtungen altersabhängig: „Apical part of protoconch distinctly orange due to underlying tissue occupying two upper whorls“ Es ist die Oberflächenfärbung des kalkigen Protoconch, die hier durch die organische Schale hindurch sichtbar ist und mit dessen fortschreitender Resorption verschwindet. Die Färbung, bei jungen Larven sehr kräftig, ist bei älteren (noch holostomen) blaß oder fehlt ganz. Angesichts dieser und anderer widersprüchlicher Beobachtungen scheint mir das Problem der Identifizierung von Tonnaceenlarven trotz der verdienstvollen Arbeit von LAURSEN noch nicht vollständig gelöst.

Das organische Larvengehäuse der Cymatiiden entsteht primär aus der wiederholten Überschichtung einer Aragonitschale durch organisches Material. Sieht man in dem so entstandenen Gehäuse den (vorläufigen) Endpunkt eines Evolutionsprozesses, in dessen Verlauf eine organische Hüllschicht immer stärker differenziert und verdickt wird, bis sie die kalkige Originalschale funktionell ersetzen kann, so ließe sich eine hypothetische Entwicklungsreihe von den Bursiden über die Tonniiden zu den Cymatiiden aufstellen. Unbestritten ist jedenfalls, daß eine so komplizierte und tiefgreifende Morphogenese eines Organs der selektiven Steuerung

bedarf, also mit „handfesten“ Vorteilen verbunden sein sollte. Dabei ist wohl weniger an die direkte Gewichtseinsparung durch Verwendung eines leichten Baumaterials zu denken, da gleiches durch dünne Kalkschalen ebenfalls erreichbar wäre und erreicht wird. Vielmehr dürfte das Conchyolingehäuse einen verbesserten Schutz gegen chemisch bohrende Organismen bieten (BANDEL 1981) und dieser Schutz wird durch die wiederholte Auflagerung neuer organischer Schichten noch beträchtlich erhöht.

Solange die Larve wächst, verhindert diese ständige Überkleidung auch den Aufwuchs von Hydrozoen oder Protozoen. Der von SCHELTEMA (1973) an Larvengehäusen untersuchte *Folliculina*-Bewuchs scheint ausschließlich oder vorwiegend bei überalterten Larven vorzukommen, die ihr Gehäusewachstum eingestellt haben.

Folliculina-Bewuchs behindert oder gefährdet ausgewachsene Larven kaum, die Röhren könnten sogar eine Art zusätzlicher Schwerbeeinrichtung darstellen. Bei noch wachsenden Larven könnte dieser Bewuchs aber das Gehäusewachstum behindern oder Gehäusemißbildungen bewirken. Ein Mechanismus, der Bewuchs verhindert, könnte mithin wichtig sein. Nun stellt zwar die Auflagerung immer neuen Schalenmaterials sicher einen wirksamen Schutz gegen Korrosion und Bewuchs dar, sie verdickt notwendigerweise aber die Gehäusewand ständig. Und hier jedenfalls spielt das spezifische Gewicht des Baumaterials eine große Rolle: Nur das leichte Conchyolingehäuse kann sich eine mehrfach wiederholte Wandverdickung leisten. Es versteht sich, daß ein derartig aufwendiger Schutz vor Bewuchs und Korrosion nur bei solchen Larven „lohnt“, die, wie die der Tonnaceen, sehr lange Zeit im Pelagial verbringen.

Zusammenfassung.

Die ausgewachsenen Larven der Cymatiiden haben rein conchinöse Gehäuse. Die Untersuchung der Gehäusebildung zeigt, daß die organische Schale aus einem kalkigen Larvengehäuse mit 2-3 Umgängen entsteht. Erst jüngere Umgänge sind primär organisch angelegt, tragen jedoch auf ihrer Innenwand stets eine dünne Schicht von Aragonit-Prismen. Im Tempo des Wachstums wird das Gehäuse bis zum Apex laufend mit neuen organischen Schichten überdeckt. Nachdem auf diese Weise ein massives Gehäuse aus organischer Substanz entstanden ist, wird die primäre Kalkschale vollständig resorbiert.

Da die organische Larvenschale einem bereits vorhandenen kalkigen Gehäuse aufgelagert wurde, trägt sie an ihrer Innenwand den exakten Negativ-Abdruck der kalkigen Oberflächen-skulptur. Nach der Metamorphose bildet sich im Lumen des organischen Larvengehäuses eine sekundäre Kalkschale mit sehr dicker Wand. Die gewissermaßen als „Gußform“ dienende organische Larvenschale überträgt damit das Oberflächenmuster der primären Kalkschale auf das sekundäre Kalkgehäuse.

Der beschriebene komplizierte Umbau der Cymatiidenschale kann wohl als Adaptation an die lange Larvenzeit verstanden werden. Alle Tonnaceenlarven sind Langzeitlarven, die viele Monate im Pelagial verbringen. Während dieser Zeit kann das Gehäuse von bohrenden Organismen zerstört oder von Aufwuchsorganismen besiedelt werden. Die ständige Neubeschichtung der Schalenoberfläche dürfte dies verhindern oder jedenfalls erschweren. Sie ist jedoch — wegen des zwangsläufig steigenden Gehäusegewichts — nur möglich, wenn die Gewichtszunahme durch den Ersatz des Aragonits durch leichtere organische Substanz zumindest teilweise kompensiert wird.

Summary

Full grown teleplanic larvae of Cymatiidae have uncalcified larval shells. The cartilaginous shell develops from a primary aragonite shell with 2-3 whorls. In the following whorls the main shell-wall is cartilaginous but still a thin prismatic aragonite layer is deposited on the interior surface of the growing shell-whorls. The extended mantle of the growing animal covers the shell continuously with new organic layers, including the apical region.

Simultaneously to the formation of a solid cartilaginous shell the apical calcareous whorls are resorbed completely. The remaining organic shell bears the imprint of the calcareous sculpture on its inner surface. This negative-sculpture serves (in a manner of speaking) as the „casting mould“ for a secondary aragonite shell, formed after metamorphosis inside of the organic larval-shell, and showing again the typical surface sculpture of the primary aragonite shell.

The complicated transformation of wall-substance during the larval life of Cymatiids may be interpreted as an exceptional adaption to the long pelagic life-period of these larvae. Cymatiids (as all Tonnacea) have an extremely prolonged larval phase (several month at least). During this period the larval shell may be attacked by boring and fouling organisms which may destroy the shell or hamper its regular growing. The repeated covering of the shell-surface with additional conchyolin-layers may protect the larval shell against such injuries.

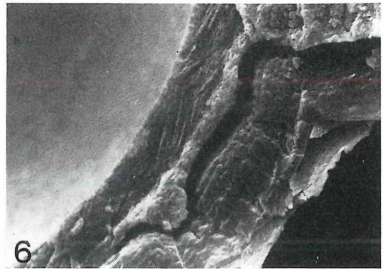
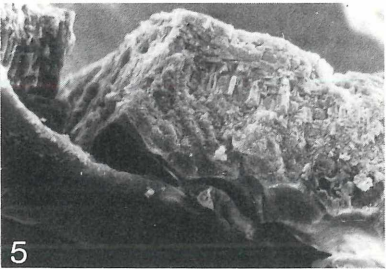
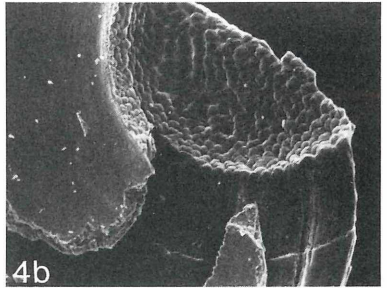
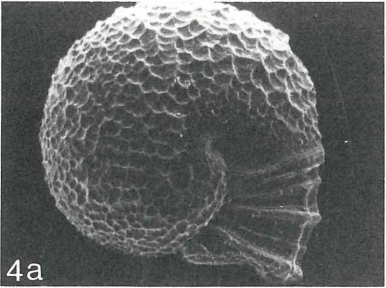
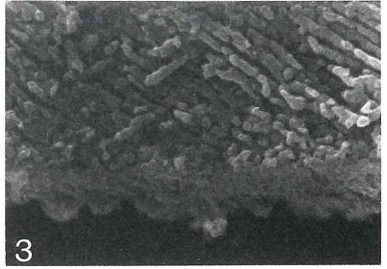
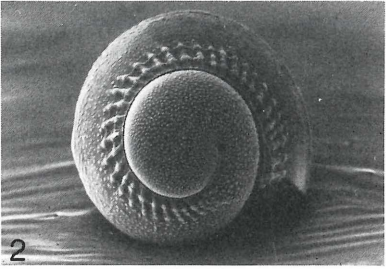
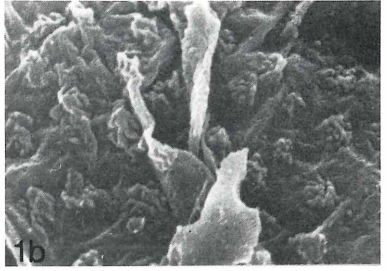
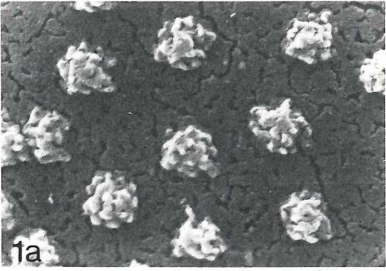
Schriften.

- AMIO, M. (1963): A comparative embryology of marine gastropods with ecological considerations. — J. Shimonoseki Coll. Fish., 12 (2/3): 229-353.
- ANKEL, W. E. (1936): Prosobranchia. — In: GRIMPE-WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee, IX: (b): 240 S.
- BANDEL, K. (1975a): Das Embryonalgehäuse mariner Prosobranchier der Region von Banyuls-sur-mer 1. — Vie Milieu, 25 (1) A: 83-118.
- — — (1975b): Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda). — Biomineralisation, 8: 67-91.
- — — (1981): Struktur der Molluskenschale im Hinblick auf ihre Funktion. — Paläont. Kursbücher, 1: 25-48.
- — — (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — Facies, 7: 1-198.
- BANDEL, K. & HEMLEBEN, CH. (1975): Anorganisches Kristallwachstum bei lebenden Mollusken. — Paläont. Z., 49 (3): 298-320.
- BATTEN, R. L. & DUMONT, M. P. (1976): Shell ultrastructure of the Atlantidae (Heteropoda, Mesogastropoda) *Oxygyrus* and *Protatlanta*, with comments on *Atlanta inclinata*. — Bull. am. Mus. nat. Hist., 157: 267-310.
- BÉ, A. W. H., MACCLINTOCK, C., CURRIE, D. C. (1972): Helical structure and growth of the Pteropod *Cuvierina columnella* (RANG) (Mollusca, Gastropoda). — Biomineralisation, 4: 47-79.
- BOUCHET, PH. (1976): Mise en évidence de stades larvaires planctoniques chez des Gastéropodes Prosobranches des étages bathyal et abyssal. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., (3) 400: 947-971.
- CLENCH, W. J. & TURNER, R. D. (1957): The family Cymatiidae in the Western Atlantic. — Johnsonia, 3 (36): 189-244.

- D'ASARO, C. N. (1969): The comparative Embryogenesis and early organogenesis of *Bursa corrugata* (PERRY) and *Distorsio clathrata* (LAMARCK) (Gastropoda, Prosobranchia). — *Malacologia*, **9** (2): 349-389.
- FRETTER, V. & PILKINGTON, M. C. (1971): The larval shell of some Prosobranch Gastropods. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **51**: 49-62.
- LAURSEN, D. (1981): Taxonomy and distribution of teleplanic Prosobranch larvae in the North Atlantic. — *Dana-Report*, **89**: 1-43.
- LEBOUR, M. (1945): The eggs and larvae of some Prosobranchs from Bermuda. — *Proc. zool. Soc. London*, **114**: 462-489.
- RICHTER, G. & THORSON, G. (1975): Pelagische Prosobranchier-Larven des Golfes von Neapel. — *Ophelia*, **13**: 109-185.
- ROBERTSON, R. (1971): Scanning Electron Microscopy of planctonic larval marine Gastropod shells. — *Veliger*, **14** (1): 1-12.
- SIMROTH, H. (1896-1907): Gastropoda prosobranchia. — In: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, **3** (2): 1052 S.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. (1972): Microstructures de coquilles larvaires de Prosobranches au microscope électronique à balayage. — *Arch. Zool. exp. gén.*, **113** (4): 553-564.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. & BABIO, C. R. (1975): Etude des protoconques de quelques Prosobranches de la région de Roscoff. — *Cahiers de Biol. mar.*, **16**: 135-148.
- SCHELTEMA, R. S. (1966): Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. — *Deep-sea Res.*, **13**: 83-95.
- — — (1971): Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. — *Biol. Bull.*, **140** (2): 284-322.
- — — (1973): Dispersal of the Protozan *Folliculina simplex* DONS (Ciliophora, Heterotricha) throughout the North Atlantic Ocean on the shells of Gastropod veliger larvae. — *J. mar. Res.*, **31** (1): 11-20.
- THORSON, G. (1940): Studies on the egg masses and larval development of the Gastropods from the Iranian Gulf. — *Danish sci. Invest. Iran*, **2**: 159-238.
- WERNER, B. (1955): Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda, Prosobranchia). — *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **5** 169-217.

Erklärungen zu Tafel 1.

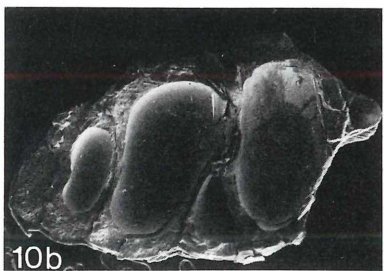
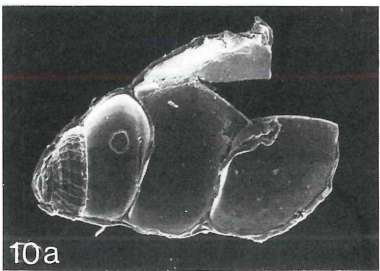
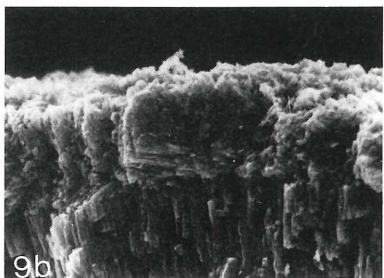
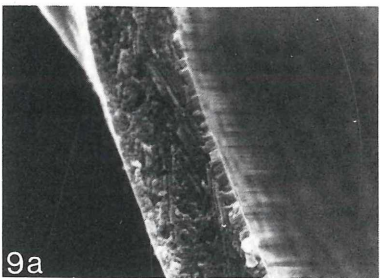
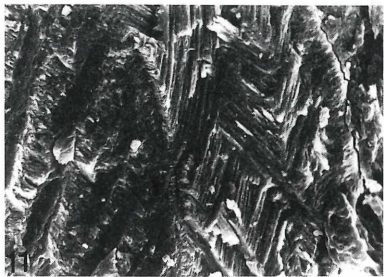
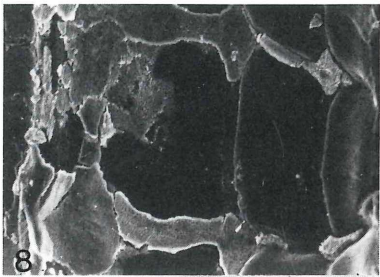
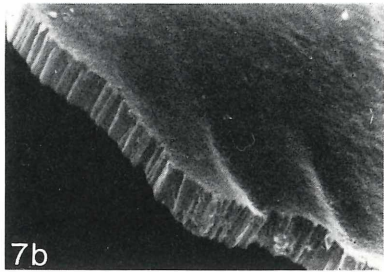
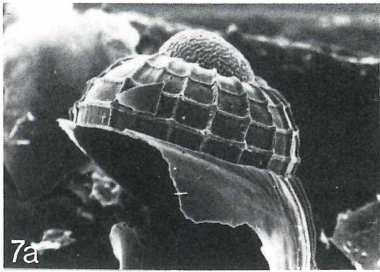
- Fig. 1. Larvengehäuse von *Thais haemastoma* aus Oberflächenplankton, Golf v. Neapel. Skulptur von Protoconch. I, x 2100.
a) geglühtes Gehäuse (rein mineralisch);
b) entkalktes Gehäuse (Periostracum).
- Fig. 2. *Thais haemastoma*. Gehäuse einer jungen Larve (1½ Umgänge) geglüht, x 85.
- Fig. 3. *Thais haemastoma*. Junges Larvengehäuse. 1. Umgang von Protoconch II. Bruchfläche einer geglühten Schale, x 2000.
- Fig. 4. *Cymatium caribbaeum*. Junges Larvengehäuse aus Plankton M 51, x 175.
a) kalkiger Protoconch, aus unbehandeltem Gehäuse freipräpariert;
b) Innenwand der organischen Schale des gleichen Gehäuses mit Negativabdruck der Skulptur von Protoconch I u. II. Links Teil der Kalkschale von Protoconch II.
- Fig. 5. *Cymatium parthenopeum*. Junges Larvengehäuse aus Plankton M 51, x 800. Kalkiger Protoconch I, Bruchfläche mit unregelmäßiger Prismenstruktur. „Hammerschlag“skulptur der Oberfläche und organische Schale teilweise sichtbar.
- Fig. 6. *Cymatium parthenopeum*. Junges Larvengehäuse aus Plankton M 51, x 720. Radiärbruch durch 1. Umgang von Protoconch II. Aragonitschale mit Kreuzlamellenstruktur und quergebroschenem Spiralreif. Anschließend mehrschichtige organische Schale mit Negativabdruck des Spiralreifs.



G. RICHTER: Die Gehäuseentwicklung bei den Larven der Cymatiiden.

Erklärungen zu Tafel 2.

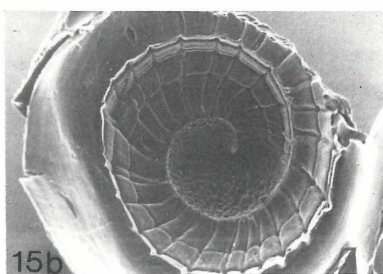
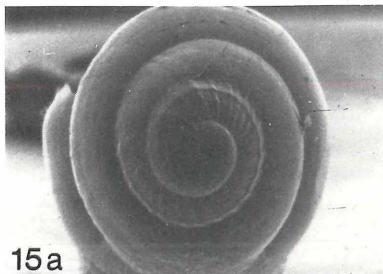
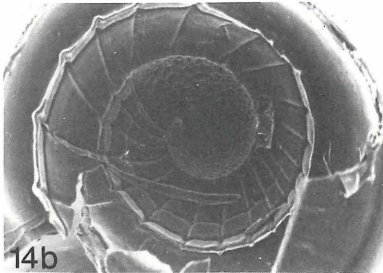
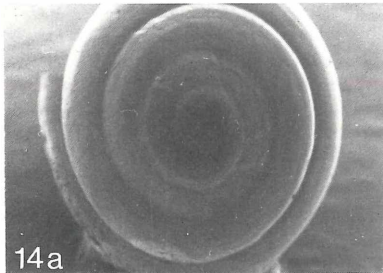
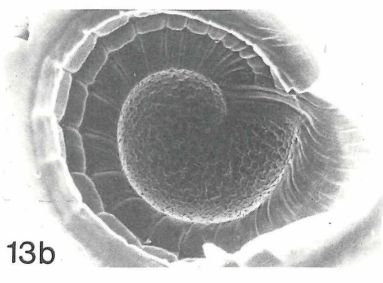
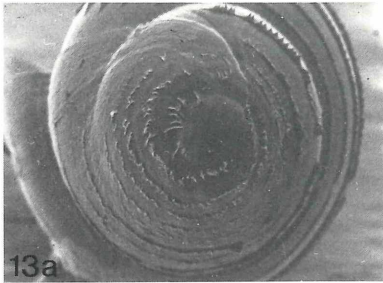
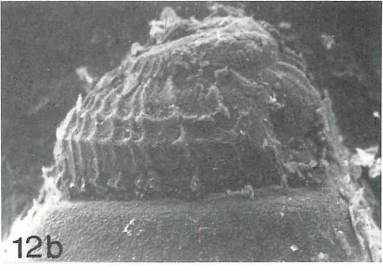
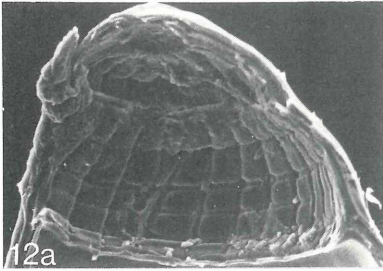
- Fig. 7. *Cymatium caribbaeum*. Junges Larvengehäuse aus Plankton M 51, Kalkschale des Apex. Organische Schale mit Na-Hypochlorid/H₂O₂ entfernt.
a) Protoconch I u. II mit Übergang von reticulierter zu glatter Kalkschale, x 60;
b) Bruchkante der glatten Kalkschale mit Prismenstruktur, x 1600.
- Fig. 8. *Cymatium parthenopeum*. Älteres Larvengehäuse (noch holostom) aus Plankton M 51, mit Resten des kalkigen Protoconch II auf der Innenwand der organischen Schale, x 200.
- Fig. 9. *Triphora perversa*. Golf v. Neapel.
a) Querbruch eines Larvengehäuses aus Plankton mit Prismen- und Kreuzlamellenschicht, x 2250;
b) Apex eines Bodenstadiums, Querbruch, mit korrodierter Larvenschale (Kreuzlamellen) und postlarvaler Wandverstärkung (Prismen), x 2150.
- Fig. 10. *Cymatium parthenopeum*, x 17.
a) Larvengehäuse aus Plankton M 51. Längsbruch, Innenseite mit Abdruck der Skulptur von Protoconch I u. II;
b) Larvengehäuse vom Apex eines Bodenstadiums, Karib. Küste Kolumbien. Längsbruch, Innenseite mit sekundärer Kalkschale. Protoconch I verfüllt, Septum in Mündungsumgang.
- Fig. 11. *Cymatium parthenopeum*, x 325. (Gleiches Gehäuse wie Fig. 10b).
Von rechts nach links: Organische Larvenschale, Prismenschicht der sek. Kalkschale, Kreuzlamellenschicht der sek. Kalkschale, Prismenschicht der (späteren) Verfüllung von Protoconch I, Kreuzlamellen der gleichen Verfüllung, (Fig. 11 neben Fig. 8).



G. RICHTER: Die Gehäuseentwicklung bei den Larven der Cymatiiden.

Erklärungen zu Tafel 3.

- Fig. 12. *Cymatium parthenopeum*, x 65.
a) Larvengehäuse aus Plankton M 51. Apex der organischen Schale mit Negativabdruck der Skulptur auf Innenwand;
b) Larvengehäuse vom Apex eines Bodenstadiums, Karib. Küste Kolumbien, mit Positivabdruck der Skulptur. Organische Schale durch Glühen entfernt.
- Fig. 13. *Cymatium labiosum*, Larvengehäuse apikal.
a) Aufsicht, x 30;
b) Innenansicht (Negativskulptur), x 65.
- Fig. 14. *Cymatium caribbaeum* (?), Larvengehäuse apikal (farbloser Apex).
a) Aufsicht, x 30;
b) Innenansicht, x 65.
- Fig. 15. *Cymatium caribbaeum* (?), Larvengehäuse apikal (roter Apex).
a) Aufsicht, x 30;
b) Innenansicht, x 65.



G. RICHTER: Die Gehäuseentwicklung bei den Larven der Cymatiiden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Richter Gotthard

Artikel/Article: [Die Gehäuseentwicklung bei den Larven der Cymatiiden \(Prosobranchia: Tonnacea\). 125-141](#)