Arch. Moll. | Band 82 | Nummer 4/6 | Seite 141–145 | Frankfurt am Main, 15. 11. 1953

Phänotypische Schalengestaltung bei der Pantoffelschnecke (*Crepidula fornicata* [L.]).

Von Caesar R. Boettger, Braunschweig.

Mit Tafel 26, 27.

Diejenigen Arten von wasserbewohnenden Schnecken, die mehr oder weniger seßhaft sind und außerdem während ihres Lebensablaufes oft ihre Schalenmündung auf den Boden aufzupressen pflegen, bilden nicht selten, je nach der Beschaffenheit der Unterlage des Tieres unterschiedliche Standortsmodifikationen aus. Das kommt dadurch zustande, daß die Schnecke bei Beunruhigung, als Reaktion auf eine Wasserbewegung oder bei Arten der Gezeitenzone auch während der Ebbe die Schale auf die Unterlage aufdrückt, wodurch die Weichteile vor Widrigkeiten geschützt werden. Falls beim Wachstum der Rand der Schalenmündung noch nicht vollständig erhärtet ist, wird er durch die Unterlage in seiner Gestalt und Oberflächenstruktur geprägt[1]). Geschieht das bei seßhaften Schnecken regelmäßig während einer längeren Periode, so erhält die Schale eine entsprechende Form und manchmal eine sekundäre Schalenstruktur. Diese Erscheinungen lassen sich vielfach bei Napfschnecken der Gattung *Patella* L. und ähnlich lebender Schnecken beobachten, was umso mehr der Fall ist, als die Tiere mit Hilfe ihres ausgeprägten Ortssinnes nach ihren Weidegängen während der Flut regelmäßig vor Eintritt der Ebbe wieder an ihren ursprünglichen Platz zurückkehren (1, S. 343-344). Auf dem Lavagestein im Golf von Neapel beispielsweise lassen sich leicht Patellen mit unregelmäßiger Schalengestalt beobachten, deren Rand alle Unebenheiten des Standortes genau wiedergibt; auch die Schalenoberfläche ist unregelmäßig wie der Felsgrund. Bei der ähnlich wie die Patellen lebenden, doch systematisch ihnen recht fern stehenden Basommatophore *Siphonaria (Patellopsis) pectinata* (L.) (= *algesirae* Quoy & Gaimard) fand ich an der Südküste Spaniens ebenfalls die Ausbildung entsprechender Schalenmodifikationen (1, S. 343).

Während aber bei den soeben erwähnten Schnecken der Gezeitenzone des Meeres oft noch stärker auffallende Standortsmodifikationen hinzukommen, die mit dem Trockenfallen während der Ebbe zusammenhängen (1, S. 345-357), ist bei den Pantoffelschnecken der Gattung *Crepidula* Lamarck, deren Arten an Biotopen mit ständiger Wasserbedeckung leben, die gestaltliche Beeinflussung der einzelnen Individuen durch den Untergrund meist allein wirksam. Außerdem sitzen die Pantoffelschnecken nicht wie die Napfschnecken nur an gewach-

[1]) Bei Landschnecken liegen die Verhältnisse im allgemeinen anders. Wenn sich bei trockenem Wetter das Tier zu einer Ruheperiode in seine Schale zurückzieht und dann bei vielen Arten die Schalenmündung auf der Unterlage aufliegt, so handelt es sich doch nicht um ein starkes Aufpressen. Die vielfach zwischen Schalenrand und Unterlage bestehenden Zwischenräume sind durch getrockneten Schleim abgedichtet. Da der Schalenrand nicht in Mitleidenschaft gezogen wird, findet man bei Landschnecken eine Prägung der Schalen durch die Unterlage nicht.

senem Gestein oder doch größeren Felsbrocken, die der Brandung widerstehen, sondern häufig jedes Individuum besonders auf einem Stein, einer Muschelschale oder einem sonstigen Gegenstand, der dem Tier einen Halt ermöglicht. Da manchmal die einzelnen Unterlagen der Pantoffelschnecken in einem begrenzten Raum recht unterschiedlich gestaltet sein können, haben die einzelnen Exemplare einer Population mitunter durchaus verschiedene Schalengestalt. Bei einer Patellenpopulation herrscht dagegen im allgemeinen in der Schalengestalt eine größere Einheitlichkeit, weil die Einwirkungen auf die einzelnen Individuen durchschnittlich ähnlich sind. Bereits 1833 hat J. E. GRAY darauf hingewiesen, daß außer bei den Gattungen *Patella* L. und *Siphonaria* SOWERBY auch bei *Crepidula* LAMARCK die Ausbildung der Schale stark durch die Unterlage beeinflußt wird (5, S. 781-783). E. G. CONKLIN fand später dasselbe allgemein bei den *Crepidula*-Arten der nordamerikanischen Ost- und Westküste (3).

Eine Untersuchung der phänotypischen Schalengestalt bei *Crepidula fornicata* (L.) wurde bei einem Aufenthalt in List auf der Insel Sylt durchgeführt, wo meine Studenten und ich uns der tatkräftigen Unterstützung durch die Biologische Forschungsanstalt Helgoland zu erfreuen hatten. Wenn ein Individuum der Pantoffelschnecke in der weiblichen Phase sich aus irgendeinem Grund neu festsetzt, so bleibt es seinem Standort nach Möglichkeit treu; es kann im Gegensatz zu den Patellen weitgehend seßhaft bleiben, weil es sich durch Einstrudeln von Nahrungspartikeln ernährt. Ein auf einer ebenen Unterlage herangewachsenes Tier hat die in Fig. 2 wiedergegebene Normalgestalt der Art. Wenn die Schnecke sich aber auf einem gewölbten Stein anheftet, so wird der Zuwachs ihrer Schale der Wölbung der Unterlage angepaßt. Die ganze Schale ist dann je nach dem Krümmungsgrad der Unterlage hoch gewölbt und auch das Septum der Schale oft erheblich nach innen gebogen (Fig. 1). Ist die Unterlage obendrein noch unregelmäßig gestaltet, so können bei der Schneckenschale mitunter recht bizarre Formen auftreten. Eine solche, in leerem Zustand gedretschte *Crepidula*-Schale, auf der sich bereits eine weitere, lebende Artgenossin festgesetzt hat, ist in Fig. 3 von unten gezeichnet, so die unregelmäßige Form ihrer am Vorderrand etwas beschädigten Schalenmündung zeigend. Gerät eine Pantoffelschnecke aber auf eine eingebuchtete Unterlage, so mag sie zunächst vielleicht ziemlich normal weiterwachsen. Je größer sie wird, desto stärker wird sie jedoch verflachen und ihr Septum sogar nach unten ausgebogen sein (Fig. 4). Einen extremen Fall zeigt das in Fig. 5 dargestellte Exemplar. Es ist auf der Innenseite einer konkaven Austernschale herangewachsen und zeigt eine besonders flache Schale; ihr Septum ist nach unten ausgebuchtet. Die hier abgebildeten Schnecken entstammen sämtlich einem eng umrissenen Gebiet; sie sind in der Nähe der Ellenbogen-Bank im Norden der Insel Sylt gedretscht worden.

In Zusammenhang mit der Art des Aufpressens der Schalenmündung auf die Unterlage kann durch deren Beschaffenheit bei *Crepidula fornicata* (L.) außer der Gestalt auch die Oberfläche der Schneckenschale beeinflußt werden. Vom jeweiligen Schalenrand ausgehend, wird die Struktur der Unterlage genau wiedergegeben. So wiederholt die in Fig. 5 dargestellte *Crepidula* die auffälligen Unregelmäßigkeiten der Innenseite der besetzten Austernschale. Gelegentlich können auch regelmäßige Muster der Unterlage auf der Schneckenschale erscheinen, wodurch diese eine bemerkenswerte sekundäre Schalenskulp-

tur erhält. So hat A. GRAF ein Exemplar von *Crepidula (Crepidula) fornicata* (L.) von der atlantischen Küste Nordamerikas beschrieben, das auf einer Muschel der Art *Pecten jacobaeus* L. saß und sekundär eine *Pecten*-Rippung aufwies (4). E. G. CONKLIN hat ebenfalls Fälle solcher regelmäßiger sekundärer Schalenskulptur bei *Crepidula* beobachtet (5, S. 436).

Bei der verwandten *Crepidula (Garnotia) adunca* SOWERBY hat J. E. GRAY Exemplare erwähnt, die durch die Anheftung auf *Calliostoma caniculatum* MARTYN (= *Trochus doliarius* CHEMNITZ) die Skulptur dieser Schnecke aufwiesen (5, S. 783). Derartige Beispiele für weitere Schneckenarten aus der Literatur habe ich 1934 zusammengestellt (2, S. 44). Bei festsitzenden Muscheln sind solche sekundären Schalenskulpturen noch mehr bekannt geworden.

Bemerkenswert ist es nun, daß innerhalb der Gattung *Crepidula* LAMARCK eine phänotypische Beeinflussung der Schalengestalt und ihrer Oberfläche durch die Unterlage nicht allein bei der auf ihr sitzenden Schnecke stattfindet, sondern auch auf die auf ihr festgehefteten Artgenossen weitergegeben wird. Bekanntlich bilden die protandrischen Pantoffelschnecken Ketten aufeinandersitzender, von unten nach oben immer kleinerer Tiere, von denen die unteren weiblich sind, das oberste im allgemeinen männlich zu sein pflegt, während sich unter dem Männchen meist ein oder gar mehrere Tiere als Zwitter in der Phase der Geschlechtsumwandlung befinden. Es ist nun verständlich, daß jede auf einer Artgenossin aufsitzende Pantoffelschnecke in ihrer Schalengestalt und deren Oberfläche durch die Schale des unteren Tieres genau so geprägt wird wie durch eine andere Unterlage.

Die Möglichkeit einer Bildung langer Ketten aus zahlreichen Tieren ist wohl an den einzelnen Standorten je nach dem Untergrund verschieden. Da die obersten männlichen Tiere mit ihrem wohlentwickelten Penis sämtliche unter ihnen befindliche Weibchen begatten, ist im allgemeinen die Kette dieser Schnecken mit rechtsgelegenen Kopulationsorganen in der Kriechrichtung nach rechts geneigt (Fig. 6) und zwar umso mehr, je zahlreicher die Glieder der Kette sind, wobei aber auch die unterschiedliche Größe von Wirkung ist. Wachsen nun die Tiere heran und setzen sich weitere Individuen an, so kann bei kleineren Unterlagen, wie einzeln liegenden Steinen, der Fall eintreten, daß bei einem Übergewicht der Schneckenansammlung nach einer Seite die Kette umkippt; eine etwa vorhandene Wasserbewegung mag das bisweilen unterstützen. Dann lösen sich die einzelnen Schnecken wohl mehr oder weniger voneinander, und jedes Weibchen sucht sich wieder auf einer geeigneten Unterlage festzusetzen. Im Aquarium verhalten sich auf die Seite gelegte *Crepidula*-Ketten ebenso. Auch wenn man im Laboratorium solche Ketten trocken hinlegt, so pflegen nach einiger Zeit die einzelnen Schnecken auseinanderzustreben. Ferner wird es in der Natur wohl vorkommen, daß das unterste, doch älteste Individuum stirbt, wodurch die Kette von ihrer Unterlage gelöst wird. Auch das dürfte im allgemeinen zu einer Auflösung der Kette und zu einer getrennten Festsetzung der einzelnen Tiere führen. Tatsächlich findet man am meisten Ketten mit regelmäßiger Größenabnahme vom untersten Tier aus gerechnet oder aber Einzelschnecken recht verschiedener Größe, unter ihnen oft recht stattliche Exemplare, die nur von einem Männchen oder darunter noch von einer wenig größeren weiteren Schnecke besetzt sind. Die Einzeltiere stammen offenbar aus zerfallenen Ketten und sind nach ihrer erneuten Festsetzung im Begriff, wieder Ursprung einer

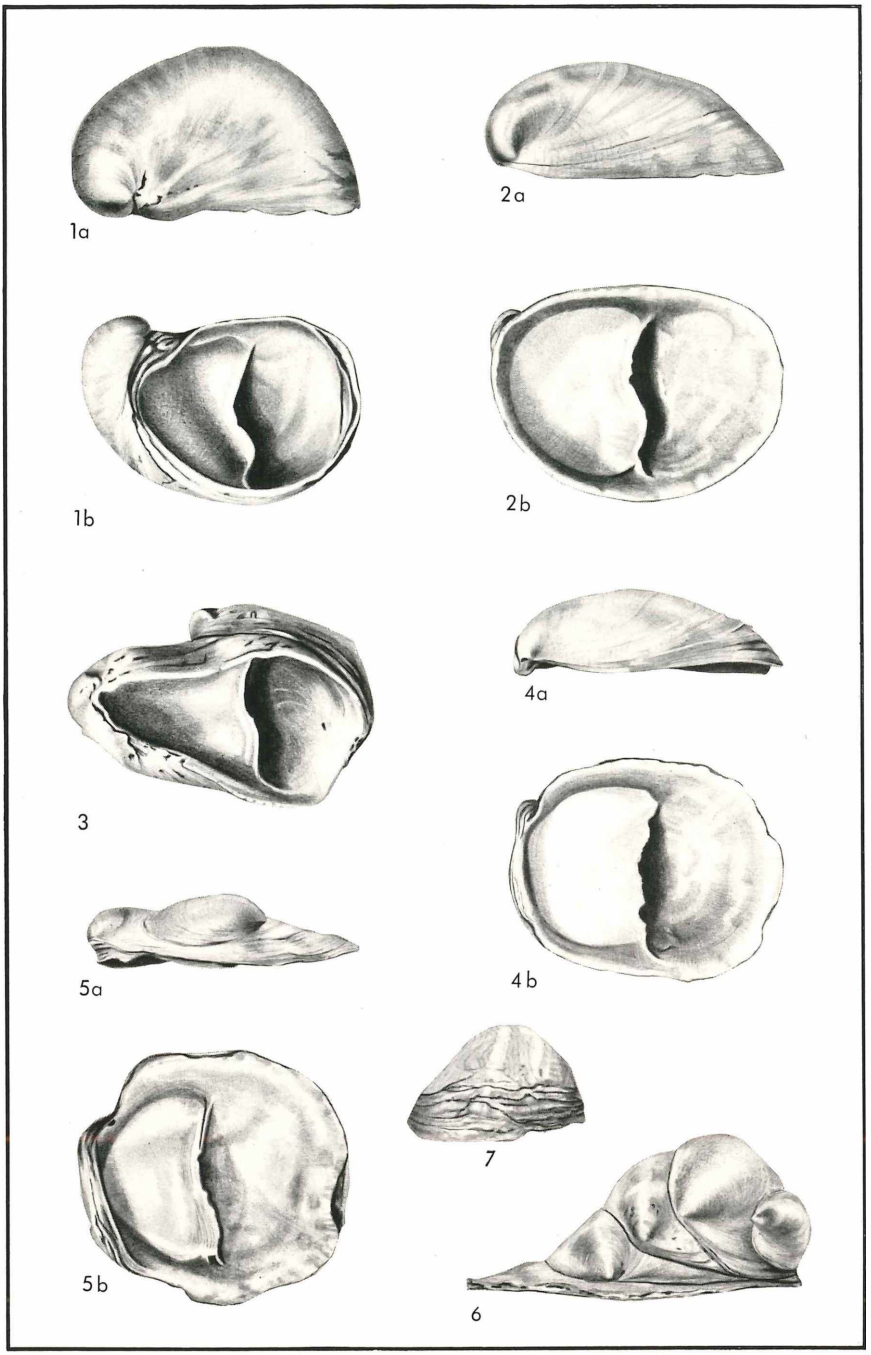
neuen Kette zu werden[2]). Bei solchen Weibchen, die ihren Sitz gewechselt haben, ist an der Struktur der Schale mitunter deutlich zu erkennen, wann der Wechsel der Unterlage erfolgt ist (Fig. 7). Im Gegensatz zu den seßhaften Weibchen kriechen die jungen Tiere in der männlichen Phase recht beweglich umher und suchen die Weibchen auf; ist das geschehen, so ändern sie ihre Lebensweise und bleiben an der gewählten Stelle, wo sie sich mit zunehmendem Alter geschlechtlich umwandeln. Wenn man aber ein als letztes Glied einer *Crepidula*-Kette sitzendes Männchen abhebt und in ein Aquarium bringt, so kriecht es erneut umher, bis es sich meist nach kurzer Zeit wieder auf einer weiblichen *Crepidula* festgesetzt hat. Bei einem Überschuß männlicher Schnecken kann man eine Ansammlung von solchen in der Nähe weiblicher Tiere beobachten, und oft haben mehrere von ihnen schon die Schale eines Weibchens bestiegen. Auch im Freiland kann man das beobachten, vor allem wenn die jungen Schnecken zunächst in der männlichen Phase geschlechtsreif zu werden beginnen. Um das zu zeigen, ist in Fig. 8 eine leere, in der Nähe der Ellenbogen-Bank gedretschte Schale von *Buccinum (Buccinum) undatum* L. dargestellt, die einen Besatz von *Crepidula fornicata* (L.) und *Balanus crenatus* BRUGUIÈRE aufweist.

[2]) Wenn solche aus einer aufgelösten Kette stammenden weiblichen Pantoffelschnekken vorher befruchtet waren, können sie natürlich nach ihrer erneuten Festsetzung als Einzeltier ablaichen. J. H. ORTON hat aber ablaichende solitäre Exemplare von *Crepidula fornicata* (L.) auch an einem noch nicht lange besiedelten Standort im Gebiet der Britischen Inseln gefunden, wo Einzeltiere so weit voneinander entfernt angetroffen wurden, daß eine vorherige Begattung als unwahrscheinlich anzusehen ist (6). Für diesen Fall vermutet J. H. ORTON eine Selbstbefruchtung der solitären Schnecken dergestalt, daß die junge Pantoffelschnecke nach ihrer Larvenentwicklung in der männlichen Phase keinen Geschlechtspartner gefunden hat, dann aber bei weiterem Wachstum zum Zwitter wird und sich selbst befruchten kann (6). Dieser Annahme ist beizupflichten. Durch die Fähigkeit einer zeitweisen Selbstbefruchtung der Pantoffelschnecken kann oft die Gewinnung von Neuland durch die Art erleichtert sein. Bei alten Individuen in der weiblichen Phase konnte ich jedoch keinerlei männliche Elemente in der Gonade mehr feststellen. Offenbar sind diese Tiere später dann nicht mehr zu einer Selbstbefruchtung befähigt.

Erklärung zu Taf. 26.

Crepidula fornicata (L.), SMF 130 342/7; Vergr. 1/1.

Fig. 1. Auf einem gewölbten Stein aufgewachsene Schale. a) Rechte Seite, b) Unterseite.
Fig. 2. Auf einer ebenen Unterlage herangewachsene Schale. a) Rechte Seite, b) Unterseite.
Fig. 3. Unterseite einer leer gesammelten Schale mit einem aufsitzenden lebenden Exemplar der Art. Die unregelmäßig ausgebildete Schalenmündung ist vorn etwas beschädigt.
Fig. 4. Auf einer schwach konkaven Unterseite herangewachsene Schale. a) Rechte Seite, b) Unterseite.
Fig. 5. Schale von *Crepidula fornicata* (L.), auf der Innenseite einer Schalenklappe von *Ostrea edulis* L. herangewachsen. Auf der Pantoffelschnecke hat sich ein Männchen derselben Art festgesetzt. a) Rechte Seite, b) Unterseite.
Fig. 6. Kette, die übliche Neigung in der Kriechrichtung nach rechts zeigend.
Fig. 7. Schale von vorn, mit einem deutlichen, durch Wechsel der Unterlage hervorgerufenen Absatz im Schalenwachstum.



C. R. Boettger: Phänotypische Schalengestaltung bei der Pantoffelschnecke *(Crepidula fornicata* [L.]).

Fig. 8. Leere Schale von *Buccinum undatum* L., mit *Crepidula fornicata* (L.) und *Balanus crenatus* BRUGUIÈRE besetzt. SMF 130 343; Vergr. 2/1.

Auf der *Buccinum*-Schale befinden sich außer einem halbwüchsigen *Crepidula*-Weibchen, das von einer weiteren weiblichen Schnecke besetzt ist, ein offenbar schon in der Geschlechtsumwandlung begriffenes Jungtier, was daraus geschlossen wird, daß sich bereits auf ihm ein Männchen angesetzt hat. Auf diesen 3 weiblichen Individuen und ihrem Umkreis sitzen auf der *Buccinum*-Schale im ganzen 14 Männchen. Im Innern der Mündung der *Buccinum*-Schale hat sich ein weiteres, etwas größeres Exemplar von *Crepidula* angesiedelt.

Schriften:

1) Boettger, C. R.: Untersuchungen über phänotypische Variationen mediterraner Napfschnecken *(Patella)*. — Pubblic. Staz. Zool. Napoli, **12**, Fasc. 3, S. 337-371, Taf. V. Roma e Berlin 1933.
2) Boettger, C. R.: Die Ausbildung sekundärer Schalenskulptur bei festsitzenden Muscheln. — Palaeont. Z., **16**, S. 31-47. Berlin 1934.
3) Conklin, E. G.: Environmental and Sexual Dimorphism in *Crepidula*. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 1898, S. 435-444, Taf. 21-23. Philadelphia 1899.
4) Graf, A.: Adaptation of the Shell of *Crepidula fornicata* to the Shell of *Pecten Jacobaeus*. — Trans. New York Acad. Sci., **15**, S. 67-69. New York 1896.
5) Gray, J. E.: Some Observations on the Economy of Molluscous Animals, and on the Structure of their Shells. — Philos. Trans. Roy. Soc. London 1833, Pt. II, S. 771-819. London 1833.
6) Orton, J. H.: Protandry with Self-Fertilization in the American Slipper Limpet, *Crepidula fornicata*. — Nature, **169**, S. 279-280. London 1952.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1953

Band/Volume: 82

Autor(en)/Author(s): Boettger Cäsar Rudolf

Artikel/Article: Phänotypische Schalengestaltung bei der Pantoffelschnecke (Crepidula fornicata [L.]). 141-145