Band 84 15. Juni 1955 Nummer 1/3

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Naturgeschichte der Strandschnecke *Ovatella myosotis* (DRAPARNAUD).

Von KARL OTTO MEYER, Braunschweig.

(Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig.)

Mit Tafel 1-2 und 30 Abbildungen.

Inhalt 1. Vorwort (S. 1). — 2. Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden und das dabei verwendete Material (S. 2). — 3. Die Organsysteme und ihre Funktionen (S. 2-28); Der Verdauungstraktus, sein Bau und seine Funktion (S. 2); Die Pallialorgane (Organe des Kreislaufs, der Atmung und der Exkretion sowie eine im Mantel gelegene Kalkschleimdrüse) (S. 8); Stützende und der Bewegung dienende Organe (Schale, Spindelmuskel, Fußdrüse) (S. 12); Nervensystem, Sinnesorgane und die durch sie bedingte Verhaltensweise (S. 15); Der Geschlechtsapparat und die Bildung der Keimzellen (S. 25). — 4. Copula und Eiablage (S. 28-29). — 5. Entwicklung, Alter und Tod (S. 30-33); Embryonale Entwicklung (S. 30); Postembryonale Entwicklung (S. 32). — 6. Einpassung in den Lebensraum (S. 33-38); Die Außendeichwiesen des Jadebusens als Siedlungsgebiet von *O. myosotis* (S. 33); Vorkommen in Zeit und Raum. Variabilität der Schale (S. 35). — 7. Phylogenetische Betrachtungen und die Stellung von *O. myosotis* im System (S. 38-40). — 8. Zusammenfassung (S. 40). — Schriften (S. 41).

1 Vorwort.

Die thalassophilen Basommatophoren sind an unseren deutschen Meeresküsten allein durch die Art *Ovatella myosotis* (DRAPARNAUD) vertreten, während wenige weitere Arten von Westen her lediglich bis in die Verbindungsmeere zur Nordsee vordringen. *Ovatella myosotis* ist bisher meistens nur beiläufig in ihrer Naturgeschichte behandelt worden. Allein P. PELSENEER (1894) hat sie eingehender anatomisch untersucht, über die Ökologie aber kaum Angaben gemacht. Es erschien deshalb wichtig, einmal diese Art monographisch zu bearbeiten; das um so mehr, als es sich zweifellos um einen recht primitiven Vertreter der Basommatophoren handelt. Es war zu erwarten, daß bei derartigen Untersuchungen die Ergebnisse von P. PELSENEER noch erweitert werden könn-

ten, und so auch Anhaltspunkte für allgemeine systematische Fragen zu erhalten waren*).

2. Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden und das dabei verwendete Material.

Die vorliegende Arbeit wurde hauptsächlich in den Jahren 1953 und 1954 im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig und in der Forschungsanstalt „Senckenberg am Meer" in Wilhelmshaven durchgeführt. Die Schnecken wurden dabei in kleinen Plexiglas-Behältern (sogen. Kühlschrankeinsätzen), teilweise aber auch in größeren Aqua-Terrarien gehalten. Die Untersuchungen am lebenden Tier konnten fast ausschließlich im natürlichen Biotop vorgenommen werden, und zwar besonders in dem Gebiet des westlichen Jadebusens zwischen Mariensiel und dem Ellenserdammer Siel. Für die anatomischen Arbeiten bediente ich mich der Zupfmethode an frisch getöteten Tieren. Zur Bestimmung der natürlichen Lageverhältnisse der einzelnen Organsysteme wurde die Hitzefixierung angewendet. Durch diese Methode wurde errreicht, daß die Schnecken nur in seltenen Fällen etwas schrumpften oder in eine verzerrte Lage kamen. Die Fühler ließen sich allerdings nie ganz ausgestreckt fixieren. Die Mikrotomschnitte wurden hauptsächlich durch die Azan-Färbung, mit Hämotoxylin-Eosin, mit Orange-G und Wasserblau gefärbt. Die cytologischen Präparate waren Karmin-Essigsäure Quetschpräparate. Gemessen und gezeichnet wurde meistens unter dem Leitz'schen Binokular-Präpariermikroskop, dem Ortholux und der Zeiß-Opton-Lupe.

Als Belegmaterial für diese Arbeit dienen Fotografien und mikroskopische Dauerpräparate.

3 Die Organsysteme und ihre Funktionen.

a) Der Verdauungstraktus, sein Bau und seine Funktion.

Über Erwerb und Aufnahme der Nahrung, sowie über die Funktion der Radula bei Gastropoden unterrichteten uns W. E. Ankel (1936, 1937, 1938) und H. Eigenbrodt (1941). Nach diesen Untersuchungen müßten wir O. *myosotis*

---

*) Herrn Prof. Dr. C. R. Boettger, bin ich für seinen Rat, sowie für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft hat es mir ermöglicht, langfristig einen Arbeitsplatz in der Forschungsanstalt „Senckenberg am Meer" in Wilhelmshaven zu belegen. Hier waren es die Herren Dr. W. Schäfer und K. Lüders, die meine Arbeiten besonders unterstützten. Herr Prof. Dr. H. Bauer vom Max-Planck-Institut für Meeresbiologie in Wilhelmshaven stellte mir freundlicherweise für meine cytologischen Untersuchungen die Einrichtungen seines Institutes zur Verfügung. Außerdem möchte ich mehreren Herren danken, die meine Arbeit bereitwilligst unterstützten. Herrn Dr. A. Zilch vom Senckenbergischen Museum in Frankfurt, daß er mir Bibliothek und Sammlungen des Museums zur Verfügung stellte. Mein Material von O. *myosotis* aus dem Strandgebiet der Nordsee wurde durch fixiertes Material der Art von der Ostsee ergänzt, das mir Herr Dr. E. Schulz vom Zoologischen Institut Kiel zukommen ließ. Herr Professor Dr. B. Rensch von der Universität Münster erweiterte meine Bestände an O. *myosotis* in zuvorkommender Weise dadurch, daß er mir einiges Schalenmaterial der Küste bei Ravenna von Italien zur Verfügung stellte. Herr K. Sander von der Muslim University in Aligarh hatte die Freundlichkeit, mir Material einer mit der von mir untersuchten O. *myosotis* verwandten Strandschnecke Indiens zu übersenden, die Herr Dr. S. Jaeckel vom Zoologischen Museum Berlin dankenswerterweise bestimmte.

unter den Weidegängern einordnen. Allerdings handelt es sich mehr um eine Übergangsform von den Weidegängern zu den Schlammfressern; denn die Bisse werden fast ausschließlich in den Diatomeenrasen des Schlick-Sandes gesetzt. Neben den Diatomeen werden dabei vorwiegend Detritus, Schlick und Sandkörnchen aufgenommen. Letztere spielen eine gewisse Rolle bei der Funktion des Muskelmagens, worauf später eingegangen werden soll. Der Freßvorgang bei O. *myosotis* macht wie bei *Ancylus lacustris* L. und *Lymnaea stagnalis* L. den Eindruck des „Hereinlöffelns" (ANKEL). Die Anordnung der einzelnen Bisse (Abb. 1) erfolgt oftmals regellos. Beim Kriechen setzt das Tier teils in größeren

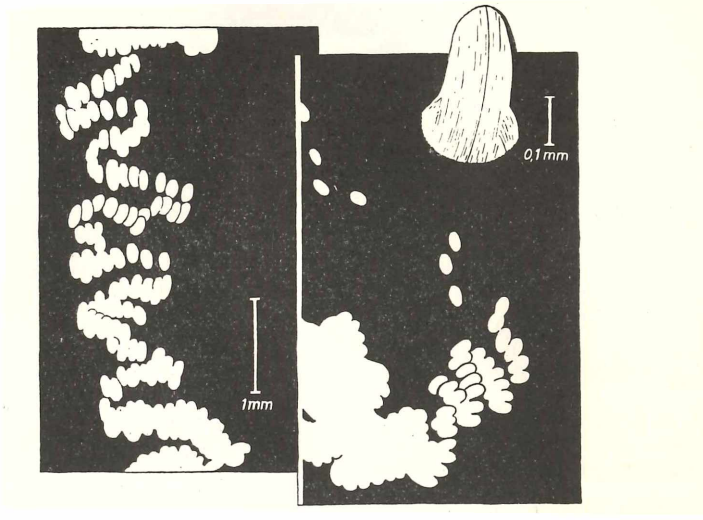


Abb. 1: Freßspuren von *Ovatella myosotis* auf einer mit Fett bestrichenen Glasplatte. Das linke Bild zeigt die normale Pendelspur, das rechte die Spur einer ausgehungerten Schnecke. Rechts oben eine Bißspur.

Abständen, teils aber auch ganz dicht ineinander übergehend seine Bisse. Meistens kann man an der Freßspur deutliche Pendelbewegungen erkennen, die so dicht aufeinander folgen und so eng gesetzt werden können, daß eine einheitlich abgeweidete Fläche entsteht. Ein Versuch mit einigen O. *myosotis*, die vorher ohne Nahrung gelebt hatten, zeigte, daß die Tiere sowohl auf einer mit Schmalz bestrichenen Glasplatte als auch auf einem Kokosfett-Film nagen. Doch machen Tiere, die frisch aus dem Freiland genommen und auf den Fettfilm gesetzt werden, keine Freßbewegungen. Ganz im Gegenteil versuchen sie jetzt durch Unterkriechen ihrer Schale nach rechts oder links oder durch Zurückziehen in ihre Schale möglichst schnell dem ihnen unsympathischen Untergrund zu entweichen. Beim Biß selbst sind vorwiegend der Mittelzahn und die sich anschließenden Lateral-Radula-Zähne beteiligt. Nur gelegentlich, wenn ein Biß sehr tief in den Boden gesetzt wird, treten auch die Marginalzähne in Funktion, so daß eine pilzförmige Bißspur entsteht, wie sie in Abb. 1 gezeigt wird. Im Mittelstück dieser Spur verlaufen die Zahnabdrücke parallel zur Längsachse, in den Seitenstücken des „Pilzhutes" schräg zur Mitte geneigt.

Ihren Kalkbedarf deckt O. *myosotis* wahrscheinlich durch die Aufnahme von Foraminiferen und durch das Benagen von zerfallenden *Carcinides maenas*-Panzern. Auch konnte beobachtet werden, wie einige Tiere am Kallus leerer Schalen der Artgenossen nagten. Es wird vermutet, daß ein Zusammenhang zwischen den kleinen von den Cerebralganglien innervierten Kopfwärzchen und der Auswahl der Nahrung besteht (vgl. Sinnesorgane).

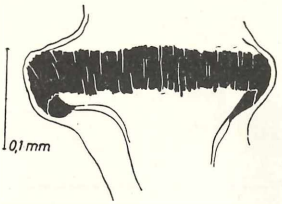


Abb. 2: Kiefer von *Ovatella myosotis*. Deutlich erkennbar ist seine Zusammensetzung aus einzelnen Conchinstäbchen.

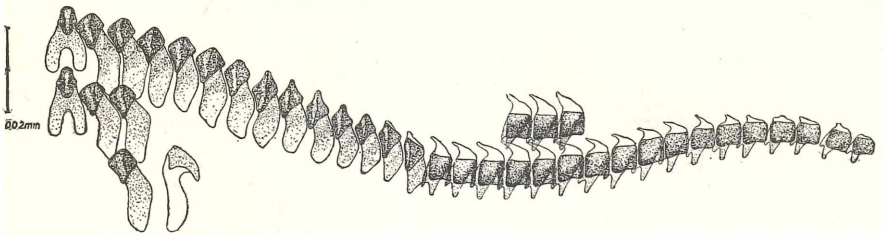


Abb. 3: Radula von *Ovatella myosotis*.

Die Eingriffe des Kiefers (Abb .2) sind nur schwach oder gar nicht zu sehen. Bei seiner außerordentlichen Kleinheit gegenüber der Radulabreite kommt dem Kiefer in der Hauptsache nur eine Stützfunktion zu. Auf Abb. 3 wird die Radula gezeigt. Die Lateralzähne und die Übergangszähne zu den Marginalzähnen hängen wahrscheinlich durch ein kleines, seitlich zum nächst größeren Zahn gerichtetes Conchinstäbchen zusammen. Dieses Conchinstäbchen ist bei den Marginalzähnen gut zu erkennen und wurde bei dem linken Marginalzahn der oberen Reihe und bei den beiden letzten Zähnen der unteren Reihe in der Zeichnung besonders hervorgehoben. Liegen die Marginalzähne aber sehr dicht nebeneinander, so könnte man annehmen (v. Benthem-Jutting, 1933), daß dieses Stäbchen als zusätzliche Spitze zu dem vorhergehenden Zahn, unter den es ja auch geschoben ist, gehöre. Die kleinen, spitzen „Hauben" auf den Marginalzähnen bestehen aus einer durchsichtigen, conchinigen Substanz, die die Zähne mit der unter ihnen liegenden Radula-Matrix verbindet. Ein Längsschnitt durch den Pharynx, der die Lageverhältnisse des Kiefers und der Radula zeigt, wurde als Schema in die Abb. 12 eingetragen.

Den Verdauungstraktus von O. *myosotis* zeichnete bereits P. Pelseneer (1894), jedoch in einer ganz anderen Weise, als ihn Abb. 4 zeigt. Die Kommissur (der besseren Übersicht wegen in Abb. 4 nicht eingetragen) zwischen den beiden

Buccalganglien (b) verläuft in jedem Fall unter dem Ösophagus. Die Lage der Buccalganglien wird auch im schon erwähnten Schema (Abb. 12) gezeigt. Die Pharyngealdrüsen (c) sind gelappt bis gefiedert und sitzen mit ihrer Spitze am schwarz-streifig pigmentierten Ösophagus durch ein Fädchen fest zusammen. Die Pharyngealdrüsen bei Basommatophoren des Süßwassers sind dagegen bandförmig und schmal. Bei der ganzen Gruppe der Ellobiiden scheinen sie aber gelappt oder gar gefiedert zu sein; denn L. PLATE wies bei einer anderen Ellobiiden auch schon auf diese Tatsache hin, und bei einer weiteren Schnecke dieser Familie von der Küste Indiens (*Melampus fasciatus* DESHAYES) konnten von mir ebenfalls auffallend stark gefiederte Pharyngealdrüsen festgestellt werden.

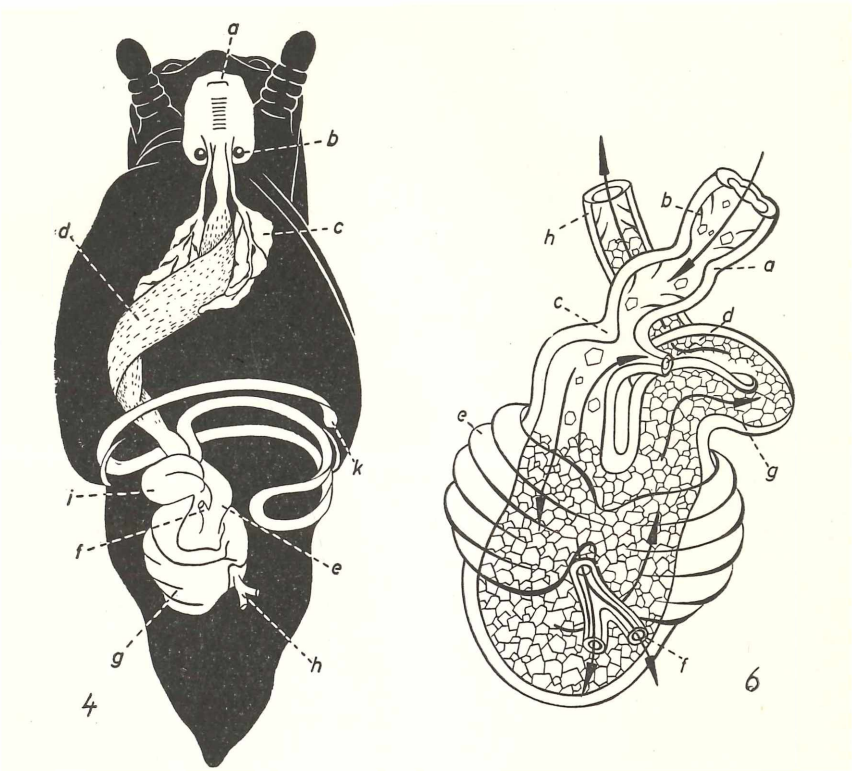


Abb. 4: Situs des Verdauungsapparates von *Ovatella myosotis*. Schema eines entschalten Tieres mit dem Organsystem in natürlicher Lage (Vergr. etwa 9×).
a) Kiefer, b) Buccalganglion, c) Pharnygealdrüse, d) Ösophagus, e) Vormagen, f) Mündungsstelle des vorderen Mitteldarmsackes, g) Hauptmagen oder Muskelmagen i. e. S., h) Mündungsstelle der beiden hinteren Mitteldarmsäcke, i) Hintermagen, k) After.

Abb. 6: Funktion des Muskelmagens von *Ovatella myosotis* (schematisch). Nähere Erklärung im Text.
a) Grenze zwischen Ösophagus und Magen, b) Schema für Flimmerbewegung, c) Verstärkte Epithel- und Muskelwandung des Vormagens, d) Mündungsstelle des vorderen Mitteldarmsackes, e) Muskelring des Hauptmagens, f) Ausführung zu einer der beiden hinteren Mitteldarmsäcke, g) Hintermagen, h) Enddarm.

Von den Organen des Verdauungstraktus scheint mir der Muskelmagen besonders bemerkenswert zu sein. Schon in der Art seiner Muskulatur weicht er von denen anderer Basommatophoren (HEIDERMANNS, 1924) ab. Sein Muskelband, das sich um den Magen legt, besteht nur aus Ringmuskulatur. Längsmuskulatur fehlt vollkommen (Abb. 5). Bei der Betrachtung der Muskulatur-

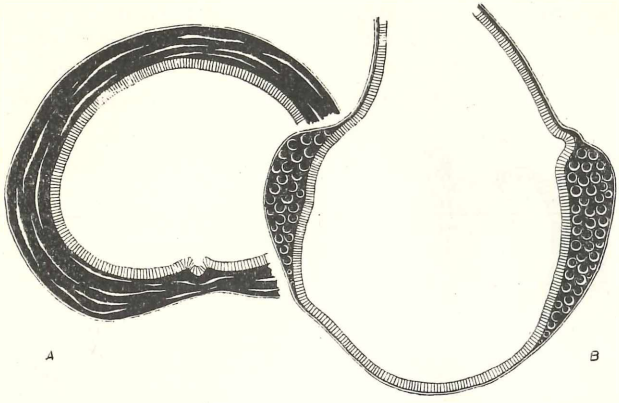


Abb. 5: A = Querschnitt und B = Längsschnitt durch den Muskelmagen von *Ovatella myosotis*. Das Muskelband besteht nur aus Ringmuskulatur.

verhältnisse tauchte natürlich die Frage der Funktion des Muskelmagens auf. Aufgrund des ökologischen Verhaltens von *O. myosotis*, ihres Muskelmagen-Baues, sowie mehrerer Beobachtungen am präparierten, aber noch lebenden Tiere wird man folgende Funktion des Muskelmagens annehmen dürfen (Abb. 6): Bis zum Vordermagen werden die Nahrungspartikel, die fast immer mit kleinen Sandkörnchen vermischt sind, durch peristaltische Bewegungen des Ösophagus transportiert. Die Flimmerbewegung an den Wandungen des Ösophagus und an einem Teil des Vormagens scheinen beim Nahrungstransport ebenfalls eine wichtige Rolle zu spielen. Durch einen Engpaß (bei c) an der Mündungsstelle des vorderen Mitteldarmsacks (d) fallen die Nahrungsteilchen in den mit einem Muskelring (e) umgebenen Hauptmagen. Bei wahrscheinlich nicht peristaltisch erfolgender Kontraktion des Muskelringes werden die durch das Sekret der Speicheldrüsen für die Verdauung vorbereiteten Stoffe in die Mitteldarmsäcke gepreßt, wo sie weiter zersetzt und dann in die Blutbahnen aufgenommen werden. Sandkörnchen gelangen nicht in die Mitteldarmsäcke. Durch den Muskeldruck entsteht eine starke Strömung in den Körnchenzwischenräumen. So scheint der Sand zur besseren Durchmischung der Speichelsekrete mit der Nahrung zu dienen. Ein Zurückströmen in den Ösophagus und ein unmittelbares Weiterschieben der Nahrung in den Enddarm hinein vermeiden Muskelkontraktionen am Abschluß des Ösophagus (a) und des Vormagens. Die etwas verstärkte Wand des Vormagens (c) legt sich durch Kontraktion eingelagerter Muskulatur mit der ihr gegenüberliegenden Wand eng zusammen und leitet so den zurückströmenden Nahrungsbrei direkt in den vorderen Mitteldarmlappen. Ein Hintermagen, eine dem Haupt- oder Muskelmagen i. e. S. aufliegende Darmschlinge, verhin-

dert einen allzu schnellen Transport unverdaulicher Reste in den Enddarm hinein. Trotzdem bewirkt aber die Kontraktion des Muskelmagens i. e. S. ein langsames Weiterschieben der Nahrungsreste in den Enddarm und unterstützt so die nur sehr schwache Peristaltik und die Flimmerbewegung des Enddarms bei der Ausscheidung. Ein lamellös gebauter Teil des Enddarms bildet den After. Er liegt noch innerhalb der Mantelhöhle. Eine Hautfalte in der Verlängerung des Enddarms jedoch leitet den Kot vom After bis zum Atemloch derart, daß ein Übertreten des Kotes in die Mantelhöhle ausgeschlossen ist.

Zur Ablagerung des Kotes von *O. myosotis* seien hier einige Bemerkungen angeführt: SCHÄFER (1953) stellte fest, daß streptoneure Schnecken ihren Kot beim Kriechen ausscheiden und infolgedessen meistens eine Kotschnur hinterlassen. Auch schreibt er, daß die Tiere, bevor sie sich in ihre Schale zurückziehen, ihren Darm wahrscheinlich aus Platzmangel entleeren und daß auf diese Weise mehrere Kotpillen nebeneinander zu liegen kommen. Bei der basommatophoren *O. myosotis* ist dieser Fall besonders erwähnenswert, weil ihre Kotschnüre Formen bekommen können, die von Wurmknoten nicht zu unterscheiden sind (Taf. 1 Fig. 5). *O. myosotis* erzeugt nämlich keine Kotpillen wie die von W. SCHÄFER erwähnten Schnecken, sondern lange, zusammenhängende Kotschnüre fast ohne jede Struktur. ANKEL (1936) zeichnete die Kotballen von *Patella vulgata* L. ähnlich als Schnur, doch mit deutlichen Abdrücken durch die Peristaltik des Darms. Bei *O. myosotis* sind keine Einschnürungen auf dem Kot zu erkennen. Es sind vollkommen glatte, walzenförmige, gelegentlich etwas zusammengeschobene Gebilde.

Zur wurmähnlichen Kothaufenbildung kommt es nur auf relativ trockenem Untergrund. *O. myosotis* sitzt dann wegen der Trockenheit etwas zusammengezogen, und ihre Schalenmündung berührt beinahe allseitig den Boden (vgl. S. 37 und Taf. 2 Fig. 5 und 6). Es besteht nur der eine Unterschied zu den Wurmkoten, daß die *myosotis*-Kotschnüre infolge ihrer nach unten, dicht über dem Boden erfolgenden Ausscheidung bei Berührung des Schalenmundsaumes oder des Bodens leicht zerbrechen und kaum einheitlich gewundene Kotschlingen bilden. Es legen sich oftmals kurze Kotschnüre parallel nebeneinander. *Arenicola*-Kothäufchen erfahren beim Austritt aus dem Darm des Wurms kaum Widerstand und liegen deshalb oft ungebrochen in Häufchen zusammen. Eine Überspülung der wurmähnlichen *O. myosotis*-Kotballen hat eine langsame Auflösung der einzelnen Schnüre zur Folge, so daß dann nur noch ein nahezu kugeliges, etwas geripptes Gebilde zurückbleibt. Am Rand dieser Kotkugeln, die nun eine kleine Erhebung auf der ursprünglich glatten Wattfläche bilden, graben die Ovatellen, lieber aber noch die mit ihnen vergesellschafteten Assimineen (*A. grayana* LEACH), kleine Löcher. Das so entstandene Bild gleicht einem Trümmerfeld mit aufgeworfenen Erdwällen.

Auf feuchtem Untergrund entsteht nun ein etwas anderes Kotbild. *O. myosotis* kriecht hier meistens umher und hinterläßt dabei solche Kotschnüre, die eine durchschnittliche Länge von 2-6 mm haben. Länger werden sie kaum, weil sie beim Koten recht bald den Boden berühren, dort durch Adhäsion festhaften und infolge verschiedener Geschwindigkeiten des Kotaustritts und der schnelleren Kriechgeschwindigkeit der Schnecke abreißen müssen.

Eine Fotografie (Taf. 1 Fig. 3) zeigt eine *O. myosotis,* deren Schale mit der Mundöffnung nach oben in den Schlick gedrückt wurde. Bei starker Reizung

zog sie sich vollkommen in ihre Schale zurück und schied dabei eine mehrmals gewundene, etwa 25 mm lange, zusammenhängende Kotschnur aus. Diese Länge entspricht etwa der des gesamten Darms und zusätzlich noch der aus dem ausgepreßten Mageninhalt sich ergebenden weiteren Darmlänge. Eine vollkommene Entleerung des Darms und des Magens scheint nur möglich zu sein, wenn sich das Tier stark zusammenzieht, was bei der Retraktion in die Schale im allgemeinen der Fall ist (vgl. Kap. 3c). Nur bei ganz in die Schale zurückgezogenen *O. myosotis* wurde der Magen-Darm-Traktus leer aufgefunden, oder Magen und Darm waren mit einem braun-glasigen Schleim, anscheinend Verdauungsresten aus den Mitteldarmsäcken und Sekretresten aus dem Ösophagus angefüllt. Die Schnecke befindet sich nach vollständiger Entleerung des Magens fast immer auf Nahrungssuche und scheidet daher den braunglasigen Darminhalt als kurze, typische Kotschnur aus.

b. Die Pallialorgane.

Wie die meisten Basommatophoren (ausgenommen die marinen Siphonariiden) besitzt auch *Ovatella myosotis* eine Mantelhöhle ohne Ctenidien, wobei das Gewebe der Mantelhöhle dem Gasaustausch dient. Die Gefäße des respiratorischen Gefäßnetzes erheben sich leistenförmig auf der Mantelfläche und münden in die parallel zum Nephridium entlang ziehende Vena pulmonalis oder zunächst in die Pericardial-Vene, die kurz vor dem Atrium ebenfalls zur Vena pulmonalis führt. Die Pulsation des Herzens ist in Abb. 7 ausführlich dargestellt und er-

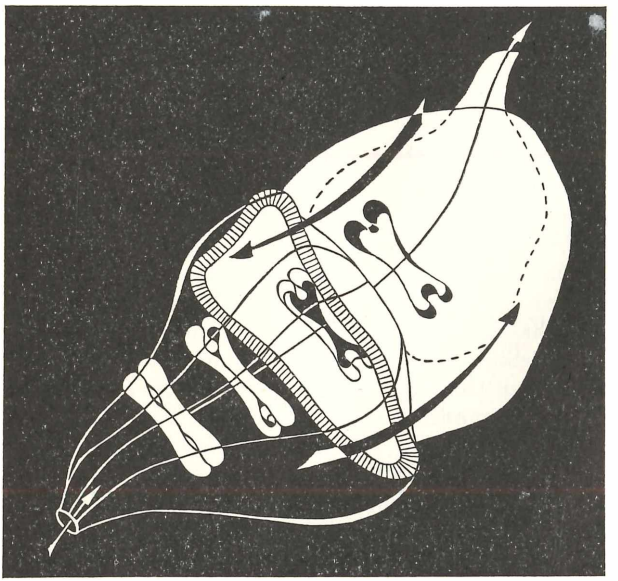


Abb. 7: Pulsation des Herzens von *Ovatella myosotis*.

Die Abbildung zeigt das Atrium bei nicht ganz vollendeter Systole und den mit Blut gefüllten Ventrikel in nahezu größter Ausdehnung. Durch das Atrium wurde zur Sichtbarmachung des auf dem Ventrikel liegenden Atrio-Ventricular-Ventils ein Schnitt ge-

läutert. Die Tätigkeit des Herzens hängt von seiner Wandspannung ab, die durch den in seinem Innern herrschenden hydrostatischen Druck bewirkt wird. Versuche mit herauspräparierten Ovatellen-Herzen erwiesen, daß eine Pulsation allein durch künstlich erzeugten Innendruck, z. B. mittels einer Injektionsspritze, entweder aufrecht erhalten oder für kurze Zeit wieder neu angeregt werden konnte. Entschalte, nicht präparierte Tiere dagegen zeigten in physiologischer Lösung oftmals längere Zeit Herzpulsationen. Der Vorgang der Pulsation konnte trotz der Kleinheit des Objekts recht gut beobachtet werden. Bei juvenilen, sehr pigmentarmen Tieren erkennt man die Pulsation mit unbewaffnetem Auge sogar durch die Schale hindurch. Die Anzahl der Pulse beträgt durchschnittlich 40-50 Schläge in der Minute. Allerdings ist das ganz von den verschiedenen Umweltsfaktoren abhängig. Bei größerer Temperatur beschleunigt sich der Puls. Im Vergleich mit der Süßwasserschnecke *Lymnaea stagnalis* L., die bei einer Temperatur zwischen 20° und 23° eine Frequenz von 28-46 Schlägen zeigte, erscheint die Frequenz bei *O. myosotis* recht hoch. Vielleicht könnte man hierin eine Unterstützung der Osmoregulation erkennen, die durch das wenig spezialisierte Nephridium und den verhältnismäßig langen Nephropericardialgang anscheinend nicht im erforderlichen Maße ausgeglichen werden kann. Auf die Ausbildung des Nephridiums und des Nephrostoms soll aber später noch eingegangen werden.

Als Maß für die Ausdehnung des Ventrikels sei als Beispiel eine kleine, vierwöchige *O. myosotis* angeführt:

Größe des kontrahierten Ventrikels:	0,136 mm
Größe im erschlafften Zustand:	0,204 mm
Differenz:	0,068 mm

Es kann also eine Kontraktion von ungefähr 35% der Größe des erschlafften Zustandes angenommen werden. —

Nach dem Austritt aus dem Pericard setzt sich der Ventrikel in einer kurzen, dem Enddarm aufliegenden „Körperarterie" fort, die sich dann in zwei etwa

---

legt, der die Stärke des Atriums anzeigt. Das Ventil gehört zum Muskelsystem des Ventrikels, in dessen Systole-Diastole-Rhythmus es sich öffnet und schließt. Drei weitere Ventilabbildungen zeigen verschiedene Öffnungsstadien.

Durch den Systole-Diastole-Rhythmus des Ventrikels und des Atriums geraten beide in Schwingung. Durch laterale Verwachsung des Atriums mit dem Pericard und dem Nephridium (hier nicht dargestellt) verschiebt sich der Schwingungsmittelpunkt etwas zur Ventrikelseite. Die Schwingung erfolgt in den durch die dicken Pfeile angezeigten Richtungen. Bei vollkommener Systole des Atriums wird ein Reiz auf den Ventrikel ausgelöst. Ruckartig (Stärke der dicken Pfeile = Maß für die Intensität) kontrahiert sich daraufhin das Muskelsystem des Ventrikels (etwa bis zur gestrichelten Linie) und drückt in Pfeilrichtung (dünner Pfeil vom geschlossenen Ventil ausgehend) das Blut in die Arterien. Die Intensität der Ventrikelkontraktion läßt mit zunehmender Systole etwas nach (die dicken Pfeile verjüngen sich). Die Amplitude der einzelnen Schwingungen ist unterschiedlich (die Länge der Pfeile deutet nicht das Ausmaß der Schwingung an). Für die jeweilige Höhe der Amplitude scheint die Stärke der Reizwirkung bestimmend zu sein, ausgelöst durch die Kontraktion des Atriums, die eine Erhöhung des hydrostatischen Drucks im Ventrikelinnern bewirkt.

gleich starke Arterien, die Arteria anterior, hier besser als Arteria cerebro-genitalis bezeichnet[1]), und die Arteria posterior[2]) aufspaltet (Abb. 8).

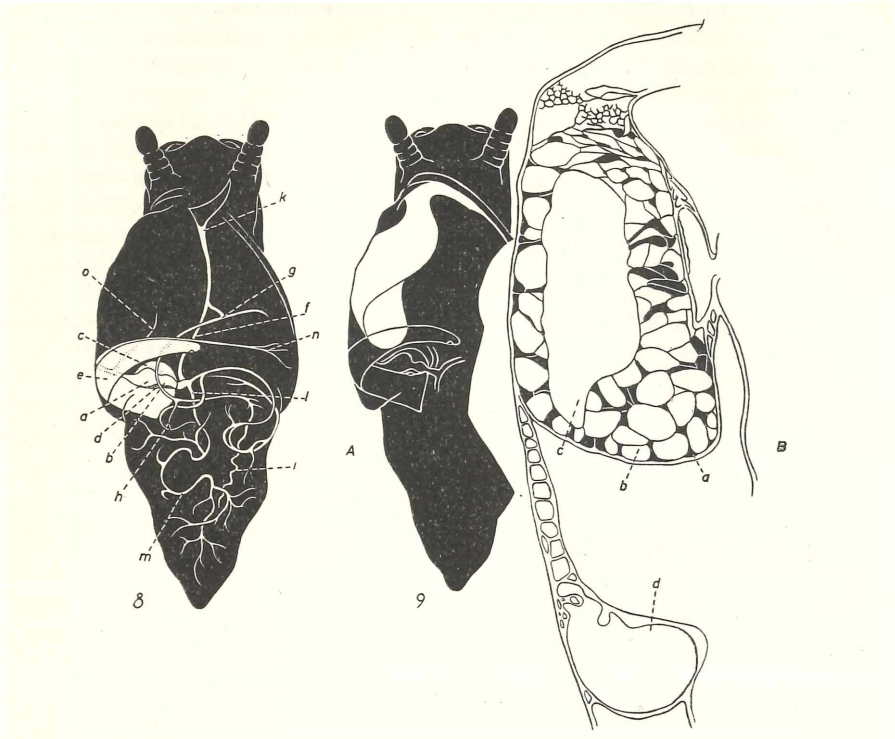


Abb. 8: Das arterielle Gefäßsystem und das Nephridium von *Ovatella myosotis*. Schema eines entschalten Tieres mit dem Organsystem in natürlicher Lage (Vergr. etwa 6×).
a) Atrium, b) Ventrikel, c) Pericard, d) Nephropericardialgang, e) Nephridium, f) Arteria cerebro-genitalis, g) Arteria genitalis, h) Abzweigung zum oberen Teil des Receptaculum-Stiels, i) Arteria genitalis am Zwittergang entlang führend, k) Aufspaltung der Arteria cerebralis, l) rechter Zweig der Arteria posterior, m) Magenschlinge der rechten Arteria posterior, n) Vena pulmonalis, o) Vena pericardialis.

Abb. 9: Die Kalkschleimdrüse von *Ovatella myosotis*. A. Schema eines entschalten Tieres mit dem Organ in natürlicher Lage. B. Schnitt durch die Kalkschleimdrüse (Gewebeübersicht, halbschematisch).
a) Kalkkörperchen (in polarisiertem Licht stark aufleuchtend und in HCl unter Blasenbildung [CO_2] verlöschend), b) Kalkschleimdrüsenzelle, c) Lumen der Kalkschleimdrüse, d) Schnitt durch das Pericard (vgl. A. und Abb. 8).

---

[1]) Arteria anterior wäre nur eine bedingt richtige Bezeichnung, denn es werden von ihr auch die im Eingeweidesack liegenden Geschlechtsorgane versorgt. Besser ist vielleicht: Arteria cerebro-genitalis. PLATE (1893) nannte das bei den Oncidiiden ähnlich verlaufende Gefäß: Arteria genito-pulmonalis. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier noch um eine ursprüngliche Ausbildung, die bei verschiedenen Gruppen erhalten geblieben ist.

Die Arteria cerebro-genitalis biegt ventralwärts unter dem Enddarm hindurch nach vorn hin ab und teilt sich unterhalb des Pharynx trichterförmig auf. Im Kopf-Fuß-Abschnitt handelt es sich um ein vollkommen offenes Kreislaufsystem. Aus einer Abzweigung der Arteria cerebro-genitalis, der Arteria genitalis, werden die Vagina, der Spermovidukt, die Eiweiß- und Beschaldrüsen, der Receptaculum-Stiel und ein Teil des Zwittergangs gespeist.

Die Arteria posterior spaltet sich unmittelbar nach ihrer Teilung von der Arteria cerebro-genitalis in zwei gleich starke Arterien auf, von denen die eine den vorderen Mitteldarmsack und die vorderen Enddarmschlingen versorgt, die andere, ventral nach hinten das Receptaculum seminis umfassend, zum Magen verläuft. In einer starken Schlinge nimmt nun diese Arterie ihren weiteren Verlauf zwischen Ösophagus und dem Magenaustritt hindurch zur Mageneinmündung der hinteren Mitteldarmdrüse. Von dort verteilen sich kleine Gefäße in der gesamten Mitteldarm- und Zwitterdrüse.

Zur Exkretion dient das große, bandförmige, vom Pericard und der ventralen Enddarmschlinge ausgehende Nephridium, das sich in gewissem Abstand zum dorsal im Mantel verlaufenden Enddarm erstreckt (vgl. Abb. 20). Es steht durch einen kurzen Nephropericardialgang mit dem Pericard in Kommunikation. Der Nephropericardialgang mündet etwa in der Höhe des Ventils zwischen Atrium und Ventrikel in das Pericard. Da bei den „Auriculiden" (-Ellobiiden) bis jetzt von einer großen Öffnung die Rede war (R. Rolle, 1907), seien hier die Maße des Nephropericardialgangs von *Ovatella myosotis* angeführt: Länge 160 μ, Breite 42 μ. Die Breite entspricht demnach der des Nephropericardialgangs von *Planorbis carinatus* Müller und *Helix pomatia* L. (beide 40 μ). Bei den Basommatophoren allgemein ist der Nephropericardialgang verhältnismäßig lang. Die Süßwasserschnecke *Lymnaea stagnalis* L. jedoch besitzt ein kurzes, trichterförmiges und daher weitaus leistungsfähigeres Organ zur Unterstützung der Exkretion als z. B. *O. myosotis*. Hier finden wir ursprünglichere Verhältnisse. Deshalb wird bei dieser Art vielleicht die Exkretion, die schon im Pericard beginnt, bei der teilweise schwierigen Osmoregulation in der gelegentlich von Meereswasser überspülten Strandzone durch erhöhte Herzfrequenz ausgeglichen. — Das Nephridium endet mit einem kleinen Porus an der zum Enddarm hin gelegenen Seite (vgl. Abb. 20) und mündet in die Mantelhöhle. Ein besonderer Ureter ist nicht vorhanden.

Als weiteres Organ der Mantelhöhle muß die von Pelseneer bereits erwähnte „Manteldrüse" genannt werden. Bei dieser handelt es sich um eine vielzellige Kalkschleim-Drüse (Abb. 9) an der linken oberen Mantelseite. Ein Ausführgang dieser Drüse konnte nicht festgestellt werden, wohl aber, daß sich das drüsige Gewebe in einem schmalen Saum dem Mantelrand und damit unmittelbar der Mantelrinne anlegt. Wahrscheinlich steht die Drüse direkt mit der Mantelrinne in Verbindung. Eine Gewebeübersicht (Abb. 9 B) der Manteldrüse zeigt den Drüsenkomplex, der aus den einzelnen Drüsenzellen (b), den

---

[2]) Arteria posterior entspricht in ihrer Bezeichnung nicht ganz denen der anderen Basommatophoren, da sie hier ja bis auf das Receptaculum seminis und die Zwitterdrüse nichts von den Geschlechtsorganen versorgt.

ausgeschiedenen Kalkkörperchen (a) und dem großen gemeinsamen Drüsenlumen (c) besteht. Offensichtlich wird dieser in den Kalkkörperchen gestapelte Kalkvorrat zu seiner Aktivierung wieder gelöst und dann erneut in der Mantelrinne auskristallisiert. Die Fähigkeit der Absonderung von Kalk ist nicht nur bedeutsam für den primären Aufbau, sondern auch für ein Ausflicken beschädigter Schalen. Das Tier kann die Schale durch normalen Schalenzuwachs an denjenigen Stellen ausbessern, die es mit dem Mantelrand erreicht. An Schalenverletzungen außerhalb dieser Zone können nur unregelmäßig geformte, vom normalen Typus abweichende Kalkkörperchen auskristallisiert werden.

c. Stützende und der Bewegung dienende Organe.

(Schale, Spindelmuskel, Fußdrüse.)

Das Innere der Ellobiiden-Schalen ist zum größten Teil resorbiert. Auch die Schale von *Ovatella myosotis* zeigt diesen Bau (Abb. 10). In den jüngeren Win-

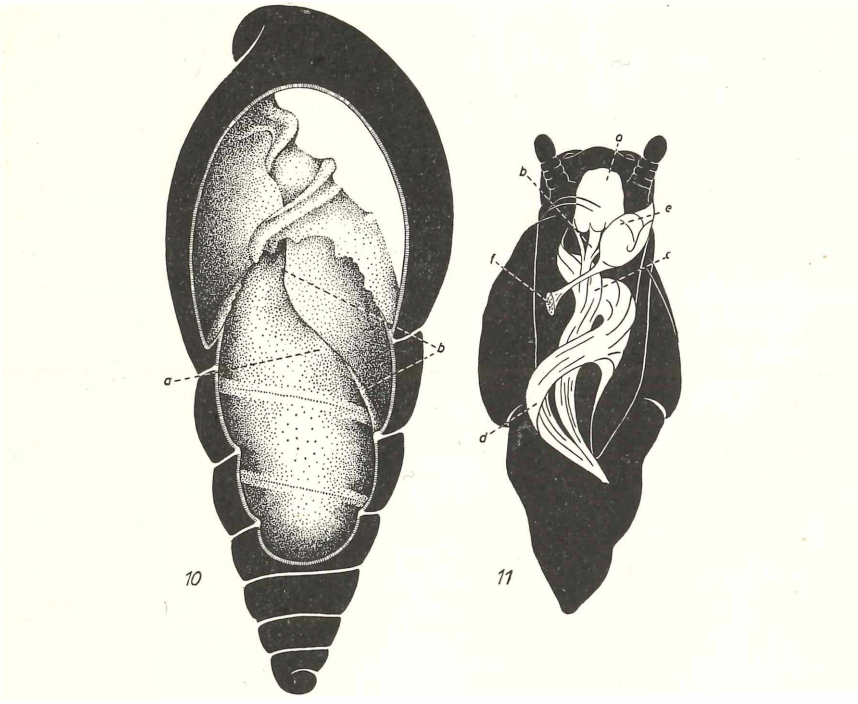


Abb. 10: Schale von *Ovatella myosotis* (zur Sichtbarmachung des Spindelverlaufs dorsal angeschliffen) (Vergr. etwa 9×).
a) Unter dieser Innenlamelle liegt die sekundäre Haftstelle des Spindelmuskels, b) Verlaufsfläche der Spindel.

Abb. 11: Das Spindelmuskelsystem und der Penis von *Ovatella myosotis*. Schema eines entschalten Tieres mit dem Organsystem in natürlicher Lage (Vergr. etwa 6×).
a) Pharynx, b) Medianer Pharynx-Retraktor, c) Praecolumellaris, d) Postcolumellaris, e) Penis, f) Abgeschnittener, am Grunde der Lungenhöhle ansetzender Penis-Retraktor.

dungen ist die Spindel vollkommen aufgelöst, und nur ein ganz zarter Grat, der wahrscheinlich von dem ehemaligen Periostracum der Jugendwindungen stammt, läßt noch eine innere Gliederung der Schale erkennen. Der Eingeweidesack, auf dem die Windungen der Schale fast vollkommen verwischt sind (vgl. die Schemen, in die die Organsysteme eingetragen wurden), liegt deshalb scheinbar ungewunden im oberen und mittleren Schalenteil. Die Mündungsarmaturen der Schale werden teils kontinuierlich, teils aber auch periodisch in der Wachstumsrichtung ergänzt und im Inneren der Schale später wieder resorbiert. So werden z. B. die kleinen Columellarzähne periodisch gebildet und gelöst. Es ist also möglich, daß ein etwas tiefer in der Schale liegender Zahn noch nicht aufgelöst, der entsprechende neue aber bereits vollständig ausgebildet ist und nun nebeneinander zwei homologe Zähne erscheinen. Auf die große Variabilität der Schale, insbesondere der Mündungsarmaturen, soll später eingegangen werden (vgl. Kap. 6b).

Entsprechend der in ihrem Inneren reduzierten Schale muß nun der Spindelmuskel naturgemäß auch ganz anders gestaltet sein, als es bei anderen Schnekken der Basommatophoren und Stylommatophoren der Fall ist. In zwei getrennten Muskelbündeln, die an der Basis durch einen schmalen Längsmuskelstreifen in Verbindung stehen, verläuft der Spindelmuskel von O. *myosotis* (Abb. 11) schraubenförmig vom Fuß bis etwa in die Höhe des Magens. An dem hinteren Muskelbündel (d) zieht sich der Spermovidukt entlang (vgl. Abb. 20). Auch die Vagina liegt dem Postcolumellarmuskel auf. Der Praecolumellarmuskel (c) entspringt seitlich hinter dem Pharynx und zeigt hier seine größte Stärke. Dort vereinigen sich die Pharynx-Retraktoren (b) mit dem Praecolumellarmuskel. Aus beiden Spindelmuskelsträngen entsteht kurz vor ihrer Schalenansatzstelle ein flaches Muskelband. Dieses legt sich der Verlaufslinie der Spindel (Abb. 10b) an und ist dort (Abb. 10a) mit ihr fest verwachsen. Zieht sich die Schnecke in ihre Schale zurück, so kann der Spindelmuskel lediglich den Kopf-Fuß zurückziehen und nur mittelbar eine kleine Kontraktion, besser ein Zusammenschieben, des Eingeweidesacks bewirken. Faßt der Spindelmuskel wie bei vielen anderen Schnecken am Apex der Schale an, so wird sich die Schnecke wahrscheinlich unter gleichen Druckverhältnissen sowohl im Kopf-Fuß wie auch im Eingeweidesack zurückziehen. Hier aber bei O. *myosotis*, zugleich bei den meisten anderen Ellobiiden[3]), herrschen im Weichkörper des Tieres beim Zurückziehen in die Schale sicherlich verschieden starke Druckverhältnisse. Für den Eingeweidesack stehen bei ausgestreckten und bei zurückgezogenen Schnecken vom Spindelmuskelansatz bis zum Apex gleiche Volumina zur Verfügung. Der gesamte Verdauungstraktus außer dem Muskelmagen, der kurz unterhalb des Spindelmuskelansatzes liegt, gehört dem Teil des Tieres an, der bei Kontraktion des Spindelmuskels erhöhtem Druck ausgesetzt ist. Dadurch mag es vielleicht begründet sein, daß eine vollständige Entleerung des Darms nur bei kontrahierten *myosotis* beobachtet werden konnte.

Die Bewegung mittels des Fußes erfolgt bei O. *myosotis* in einem als Landschnecke arbeitenden, nicht wie bei Süßwasserbasommatophoren diffusen System. Vom hinteren Teil des Fußes läuft immer nur eine Kontraktionswelle nach

---

[3]) *Pythia scarabaeus* L. zeigt andere Schalen- und wahrscheinlich auch Muskulaturverhältnisse (vgl. PLATE, 1897).

vorn. Erst nach ihrem Ausstreichen wird eine neue Kontraktionswelle an der Fußspitze ausgelöst. O. *myosotis* bewegt sich also nicht wie einige andere Ellobiiden und die Otiniden „spannerartig" fort. — Als der Bewegung dienendes Organ soll hier neben dem Fuß auch die Fußdrüse von O. *myosotis* (Abb. 12) erwähnt werden. Sie bildet im Anfangsteil des Fußes einen großen, ovalen Sack. Das von ihr gebildete Sekret ergießt sich zwischen dem Fuß und dem Kopfabschnitt der Sohle aus einer großen, breiten Öffnung. In ihrem Bau ist die Fußdrüse der *myosotis* als einer Landschnecke umfangreich und wirkungsvoll und

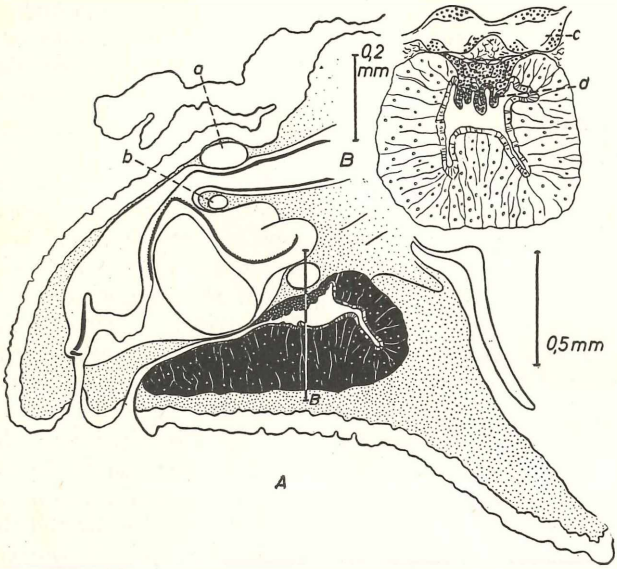


Abb. 12: A = Medianer Längsschnitt durch den Kopf-Fuß von *Ovatella myosotis* (halbschematisch). Die Fußdrüse wurde besonders hervorgehoben. B = Querschnitt durch die Fußdrüse.

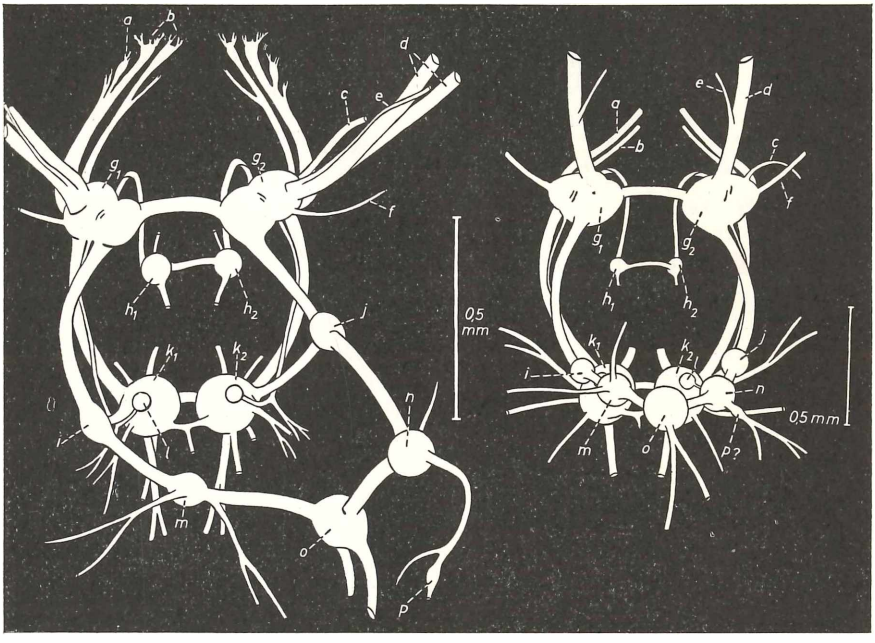
a) Lagebezeichnung eines der beiden Cerebralganglien, b) ∾ eines der Buccalganglien (Im Medianschnitt hätte eigentlich nur die die Ganglien verbindende Kommissur gezeichnet werden dürfen), c) Pedalganglion, d) Lamellare Bildung im dorsalen Teil der Fußdrüse.

ähnelt somit der Ausbildung dieses Organs der ebenfalls auf dem Land lebenden Stylommatophoren. Lamellen an der dorsalen Seite der Fußdrüse, wie sie Sarasin (1883) bei zwei Heliciden feststellte, treten bei O. *myosotis* ebenfalls auf (Abb. 12 B), allerdings nicht im hinteren Teil der Drüse. Bei O. *myosotis* hängen sie in dem 2. Drittel der Fußdrüse herab und erreichen ihre größte Länge etwa in der Mitte der Drüse. Sarasin untersuchte die Fußdrüsen von 2 Stylommatophoren, nämlich von *Cepaea nemoralis* und von *Isognomostoma personatum*. Es ist somit anzunehmen, daß diese Fältelung an der inneren dorsalen Wandung der Fußdrüse außer bei Ellobiiden auch bei den Stylommatophoren vorhanden ist. Die Größe der Drüsenzellen ist bei O. *myosotis* sehr unterschiedlich. Während die Zellen der Fußdrüse bei *Cepaea nemoralis* sowohl

im unteren Teil wie auch in den Falten gleich groß sind, ist bei der *myosotis* zwischen diesen beiden Zellarten ein beträchtlicher Größenunterschied festzustellen. Die Zellen des unteren Teils der Fußdrüse, die sich mit der Azanfärbung blau färben, sind sehr weitlumig. Die Kerne erscheinen rot. In den Falten dagegen handelt es sich um kleinere Lumina, so daß die gleich groß bleibenden Kerne sehr dicht gelagert erscheinen. Man könnte daher beinahe annehmen, es seien zwei verschiedene Drüsenarten und der gefältete Teil eine gesonderte Drüse. Wahrscheinlich ist das aber nicht der Fall, denn man erkennt deutlich den Übergang der weitlumigen Zellform zu den englumigen Zellen der Falten.

d. Nervensystem, Sinnesorgane und die durch sie bedingte Verhaltensweise.

Das Nervensystem von *Ovatella myosotis* entspricht in seinem Bau dem der euthyneuren Gastropoden. Da die Abb. 13 und das Schema in Abb. 12 den Aufbau und die Lage desselben genügend veranschaulichen, soll gleich auf seine Besonderheiten eingegangen werden.



13 14

Abb. 13: Nervensystem von *Ovatella myosotis* in natürlicher Lage (Dorsalansicht).

Abb. 14: Nervensystem von *Melampus fasciatus* DESHAYES in natürlicher Lage (Dorsalansicht).

a) Mundlappeninnervation, b) Innervation der kleinen „Sinneswärzchen" (bei *O. myosotis*), c) Penisnerv, d) Tentakelnerven, e) Augennerv, f) Kopfmuskulatur-Innervation, g) Cerebralganglien, h) Buccalganglien, i) linkes Pleuralganglion, j) rechtes Pleuralganglion, k) Pedalganglien, l) Statocyste, m) Parietalganglion, n) Supraintestinalganglion, o) Visceralganglion, p) rudimentäres Osphradialganglion.

Zunächst ist eine kleine, in der Nähe der Mantelöffnung gelegene Kommissur-Verdickung auffallend, die das rudimentäre Osphradialganglion (p) darstellt. PELSENEER (1894) wies hierauf bereits hin. Auch von mir konnte es wieder bestätigt werden; L. PLATE (1897) hatte sein Vorhandensein in Abrede gestellt. —

Ebenso bemerkenswert scheint mir aber die Innervation der kleinen, vorn auf dem Kopf gelegenen „Sinneswärzchen" zu sein. Dieses Sinnesorgan wird nämlich in der gleichen Weise versorgt wie das 2. Tentakelpaar der Stylommatophoren. Dabei sind zwei vom Cerebralganglion abgehende Kommissuren (b) beteiligt, von denen die äußere, wie bei den Stylommatophoren, einen Seitenzweig zum Mundlappen (a) abgibt. Der Mundlappennerv und die zu den Mundlappen führenden Kommissuren enden in kleinen Verdickungen (nach SARASIN, 1883: „SEMPER'sches Organ" und „unteres Tentakelganglion"). Auch die Kommissuren in den Tentakeln (d) sollen nach SARASIN in kleinen Ganglien enden. Hier konnte allerdings nur ein Aufspalten des zweigeteilten Tentakelnerven in viele kleine, zum Sinnesepithel der Fühlerspitze gehende Einzelkommissuren festgestellt werden. Durch diese Aufspaltung in viele kleine Kommissuren entsteht bei Betrachtung in schwächerer Vergrößerung der Anschein einer ganglienähnlichen Verdickung, zumal die Tentakeln in der Fixierung immer etwas kontrahiert sind.

Eigenartig ist auch die Innervierung der Augen. Der Nervus opticus (e) entspringt nämlich an der Basis des Tentakelnerven und nicht, wie man annehmen könnte, im Cerebralganglion. Beim Nervensystem von *Melampus fasciatus* DESHAYES (Abb. 14), einer Schnecke aus der gleichen Familie wie *O. myosotis,* entspringt der Augennerv sogar noch etwas weiter vom Cerebralganglion entfernt. Der Abstand vom Cerebralganglion entspricht etwa dem Durchmesser desselben. Nur in der Innervation der vorderen Kopfpartie weicht das Nervensystem von *M. fasciatus* von dem der *myosotis* etwas ab. *M. fasciatus* besitzt nicht die kleinen Sinneswärzchen. Bei ihm ist auch die Konzentration der Visceralschlinge schon sehr weit fortgeschritten, während sie bei *O. myosotis* erst eingeleitet ist. Doch im Vergleich mit der mutmaßlichen Ursprungsform (Cephalaspidea, *Actaeon*-ähnliche Formen) ist die Ganglienkonzentration der *Ovatella myosotis* ebenfalls beträchtlich entwickelt.

Als Ergänzung zum Text der Abb. 13 und 14 seien noch folgende Bemerkungen angeführt: Die Innervation der Statocysten erfolgt von den Cerebralganglien aus. Der Nervus staticus teilt sich in der Nähe der Pedalganglien und leitet die eine Kommissur

---

Tafel 1

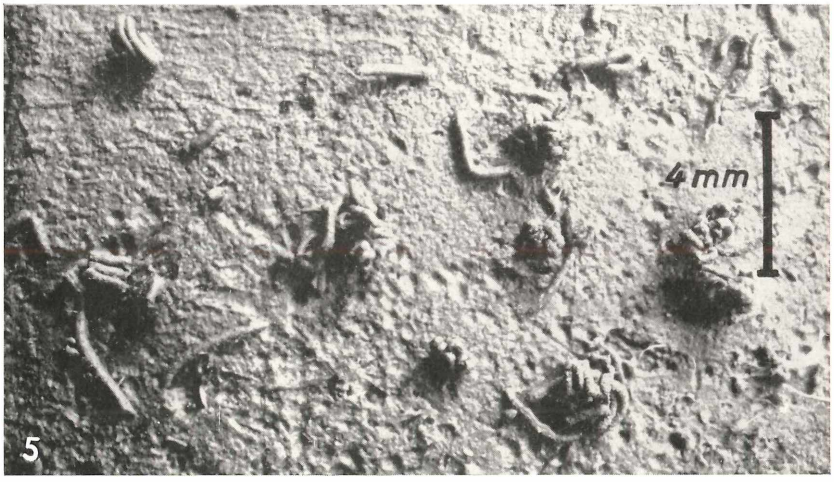
Fot.: Verf.

Fig. 1 und 2: Abbruchkante und senkrecht zum Deich verlaufende Gräben des Außengrodens am westl. Jadebusen (Idagroden/Petersgroden).

Fig. 3: Eine etwa 25 mm lange Kotschnur von *Ovatella myosotis.* Sie wurde von einem Tier ausgeschieden, das sich nach Reizung vollkommen in seine Schale zurückzog.

Fig. 4: Höhlenbau von *O. myosotis.* In diesen 1-2 cm tief gegrabenen Höhlen wird der Laich abgelegt, sofern sich keine anderen Bodenvertiefungen finden.

Fig. 5: Wurmähnliche Kothäufchen von *Ovatella myosotis.* Links unten im Bild zwei normale Kotschnüre durchschnittlicher Länge.



K. O. Meyer: Naturgeschichte der Strandschnecke *Ovatella myosotis* (Draparnaud).

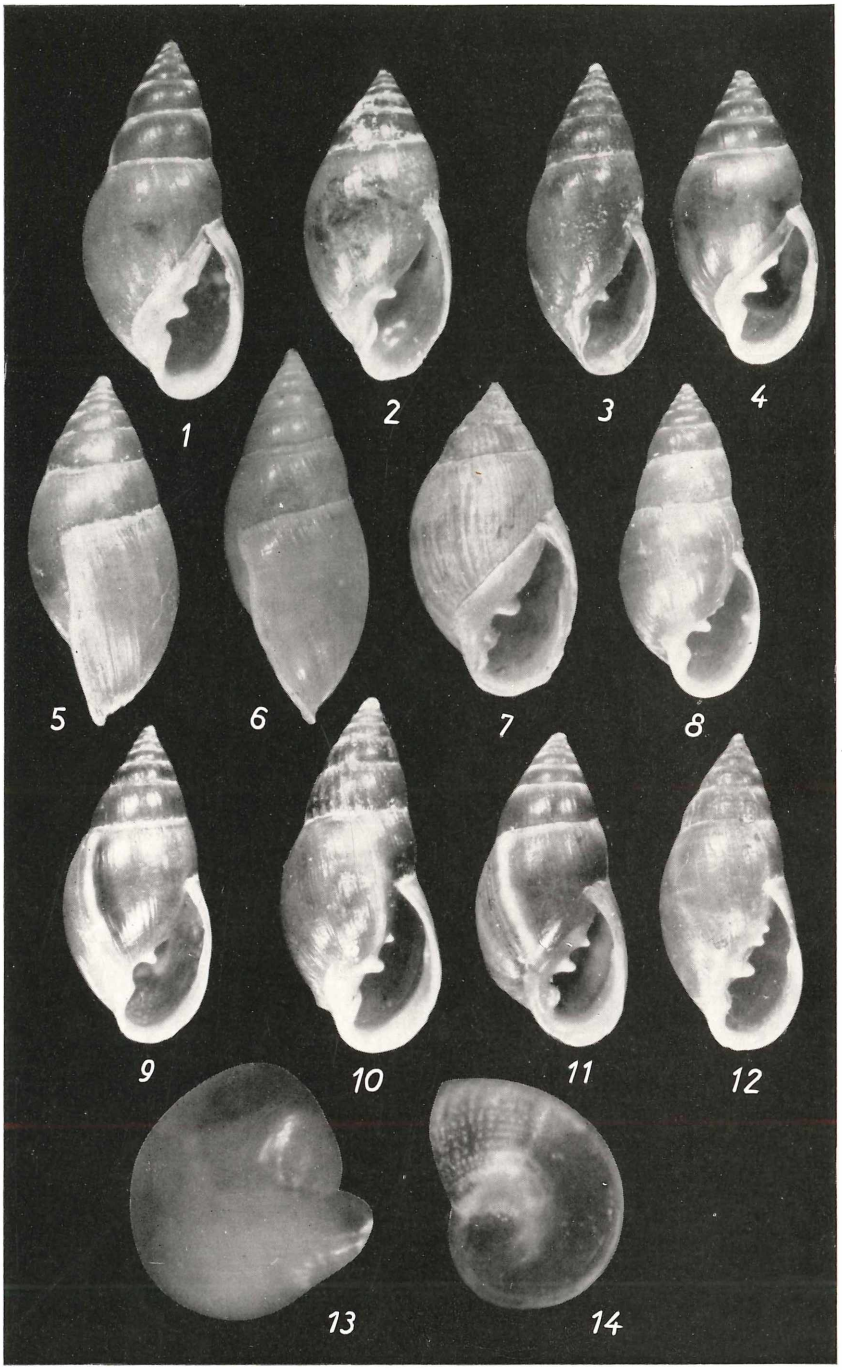
Tafel

Modifikabilitäten der Schale von O. *myosotis*.

Fot. 1-12: E. HAUPT; 13-14: P. R. DIETZ.

(Vergr. 5×.-nat. Größe: H. 8-11 mm, Br. 3-4 mm. — S. 37).

Fig. 1 bis 4 Fundort: Petersgroden/westl. Jadebusen. SMF 123344/4.
Fig. 5. Fundort: Mallorca, Albufera von Alcudia. SMF 123435.
Fig. 6. Fundort: Insel Malta. SMF 123436.
Fig. 7. Fundort: Tripolitanien, Oase Tauorga. SMF. 123437
Fig. 8. Fundort: Smyrna (var. *elongata* KÜSTER.) SMF 123438.
Fig. 9 und 10 Fundort: Petersgroden/westl. Jadebusen SMF 123345/2.
Fig. 11. Fundort: Küste d. Mayo, County Connaught, Westirland. SMF 123439.
Fig. 12. Fundort: Zara, Dalmatien. SMF 123440.
Fig. 13. Zurückgezogener Veliger von O. *myosotis*, bei dem das Operculum gut sichtbar ist. — S. 31.
Fig. 14. Übergang von der Embryonal- zur Jugendschale mit ihrer Blasenstruktur. S. 31.



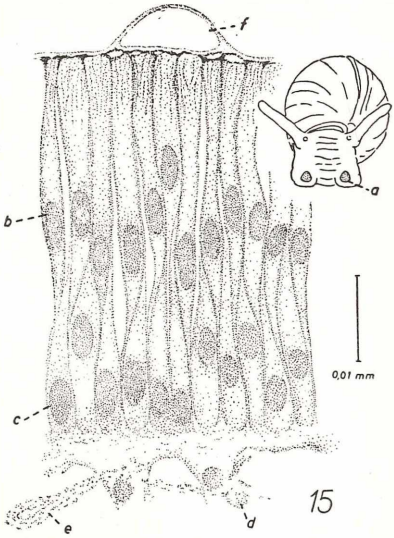
K. O. Meyer: Naturgeschichte der Strandschnecke
Ovatella myosotis (Draparnaud).

zur Statocyste, die andere zusammen mit einem vom Pedalganglion kommenden Nerven zum Pharynx-Retraktor. Alle übrigen von den Pedalganglien kommenden Kommissuren innervieren den Fuß und die Fußdrüse. Vom Parietalganglion (m), vom Visceralganglion (o) (vgl. auch L. PLATE, 1897) und vom Supraintestinalganglion (n) gehen Mantelnerven ab. Unmittelbar neben dem Parietalganglion entspringt eine starke Kommissur, die sich dem Spindelmuskel anlegt (Abb. 14: *M. fasciatus* weicht hierin etwas ab).

An Sinnesorganen besitzt *Ovatella myosotis* zwei Augen, zwei sie allein kennzeichnende Sinneswärzchen und zwei Statocysten. Ein Osphradium ist nur noch im dazu gehörenden Ganglion rudimentär vorhanden. Aus den Sinneswärzchen hat sich offenbar innerhalb der Stylommatophoren das 2. Tentakelpaar entwickelt. —

Ein Schnitt (Abb. 15) durch solch ein Sinneswärzchen konnte leider die Art der Reizaufnahme nicht klären helfen. Es wird aber vermutet, daß es sich hier um ein chemisches Sinnesorgan handelt. Hält man einer hungrigen *O. myosotis* faulende Pflanzenteile vor diese Wärzchen, so setzen nämlich sehr bald rhythmische Bewegungen der Radula ein. Allerdings könnte dieser Reiz auch von den Mundlappen aufgenommen sein. Die Funktion der Sinneswarzen ist vielleicht folgendermaßen zu deuten: In den regelmäßig wiederkehrenden Sinneslakunen (f) tritt der Duftstoff an anscheinend vorhandene, chemische Sinneszellen heran. Die zwischen den Lakunen endenden Sinneszellen stellen lediglich Tangoreceptoren dar.

Die Augen von *O. myosotis* sind Blasenaugen (Abb. 16), die durch Einsenkung des Epithels entstanden sind. Sie liegen einer fast pigmentlosen Stelle des Fühlerepitels eng an, sind mit ihm aber nicht verwachsen. Gehalten werden die



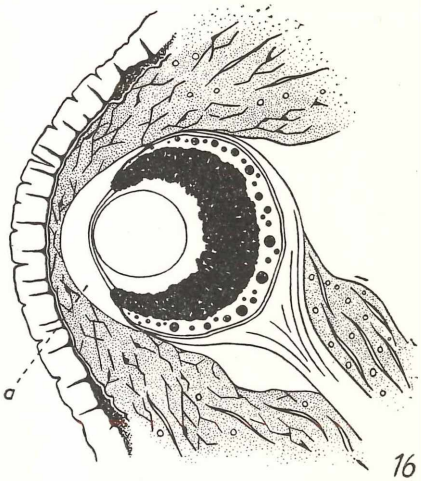


Abb. 15: Schnitt durch ein „Sinneswärzchen" von *Ovatella myosotis*.
a) Lage eines Sinneswärzchens, b) Kern einer Epithelzelle, c) Kern einer primären Sinneszelle, d) NISSL'sches Körperchen, e) Pigmentanlagerung, f) Sinneslakune.

Abb. 16: Schnitt durch das Auge von *Ovatella myosotis* (schematisch).
a) Pseudo-praecorneale Lakune.

Augen nur von einem Muskelbündel, das am Augennerv ansetzt. Das Bindegewebe ist unter der pigmentarmen Epithelstelle sehr stark reduziert und gibt dadurch die Augenhöhle und die „Pseudo-praecorneale Lakune" (a) frei. Die auf Schnittpräparaten entstehende Lakune ist eine rein zufällige Bildung, die bei der in der Fixierung hervorgerufenen Fühlerkontraktion entsteht. Sie ist eine durch die Kontraktion bedingte Ausstülpung des hohlen Fühlers. Die Augen fallen durch ihre schwarze Pigmentierung stark auf und erscheinen von außen unter dem pigmentlosen Epithel wie mit einem weißen Hof umgeben. Die Anatomie des Auges weicht vom Typus eines Blasenauges nicht ab.

Die beiden Statocysten liegen dorso-median den Pedalganglien auf und sind durch ein dünnes Bindegewebshäutchen auf ihnen befestigt. Am besten sind sie bei der Präparation eines unfixierten Tieres zu erkennen. Die stark lichtbrechenden Statoconien fallen durch ihren silbrigen Glanz in dem sie umgebenden Gewebe auf. Die Statocysten bestehen aus einer Zellkapsel, in der etwa 80-100 Statoconien liegen.

Die Kapsel wird aus einer Zellschicht gebildet, deren Zellen sehr flachgestreckt erscheinen und deren Kerne sehr lang und schmal sind. Im Schnittpräparat konnten im Kapselinneren keine Flimmerhaare nachgewiesen werden, wohl aber eine flüssige Substanz, die durch die Azanfärbung hellblau gefärbt wird. Im Lebend-Präparat wurde unter der Binokular-Lupe eine starke Flimmerbewegung in den Statocysten wahrgenommen. Die Mehrzahl der Statoconien befand sich ruhend und zusammengeballt in der Mitte der Statocyste. Nur einige am Rand liegende Statoconien wurden in zitternder Bewegung gehalten, behielten aber ihren Platz im wesentlichen bei. Meistens waren dieses kleinere Steinchen. Neben den eigentlichen Statoconien liegen mindestens noch genau so viele, rundliche Gebilde anderer Art in der Statocyste. Im polarisierten Licht zeigte sich, daß diese nicht kalkiger Natur waren. Im normalen Licht unterschieden sie sich aber kaum von den echten Kalkkörperchen. Sicherlich handelt es sich um flüssige Statolithensubstanz, die von den Sekretvakuolen ausgeschieden wird. Aus dieser Substanz scheinen die Statoconien auszukristallisieren. Ihre Form schwankt zwischen eiförmig bis kugelig, auch unregelmäßig geformte treten auf. Ihr Durchmesser beträgt 4-11μ.

Die Tentakeln sind ähnlich innerviert wie die kleinen Sinneswärzchen. Auch hier tritt das hohe zweischichtige Epithel auf. Die Kerne der Tentakelsinneszellen sind nicht ganz so langgestreckt wie die der Sinneswärzchen. In den Tentakeln läßt sich deutlich die Aufspaltung der an den Enden nur wenig verdickten Kommissuren erkennen. Die Tentakeln sind hohl, und die Kommissuren liegen in ihnen frei. Die Muskulatur der Tentakeln endet unmittelbar nach Eintritt in die Sinneskuppe. Die Kuppe kann sich also nicht aktiv kontrahieren; sie wird bei einer Kontraktion des Fühlers nur an den unteren Tentakelteil fest herangezogen und verbreitert damit ihre Basis (vgl. Abb. 23).

Bei der Untersuchung des geotaktischen Verhaltens der O. *myosotis* ergab sich, daß hier andere Verhältnisse herrschen als bei den bisher untersuchten Süßwasserbasommatophoren. Bei letzteren wurde einwandfrei festgestellt, daß sie bei Sauerstoffmangel negativ geotaktisch werden. Über diese Erscheinung sind sich die bislang das Verhalten der Basommatophoren bearbeitenden Forscher einig, nicht jedoch über das Verhalten nach der Befriedigung des Sauerstoffbedarfs. WALTER (1906) und KANDA (1916) vertreten aufgrund ihrer Untersuchungen an nordamerikanischen wasserbewohnenden Schnecken die Auffassung, daß sich die Basommatophoren geotaktisch positiv einstellen, wenn sie ihr Sauerstoffbedürfnis befriedigt haben. C. R. BOETTGER hat nach weiteren

Versuchen festgestellt, daß im Gegensatz hierzu ALSTERBERG's Ansicht (1930) beizupflichten ist, wonach die Basommatophoren nach der Sauerstoffaufnahme nicht einseitig nach unten kriechen, sondern sich nach allen Richtungen im Raum verteilen.

Die Beobachtungen bei der meistens auf dem Land lebenden (Gezeitenzone) Basommatophore O. *myosotis* waren nun wie folgt:

Die Tiere halten sich zur Zeit des Niedrigwassers — zur Trockenzeit — stets auf dem Boden oder sogar in Erdspalten auf. Zwischen oder unter am Boden liegenden Blättern findet man sie ebenfalls. Niemals ist ein Individuum zu dieser Zeit aktiv auf Pflanzenstengeln oder auf emporsteigenden Blättern zu finden. Gelegentlich sitzt es zurückgezogen mit Schleim verklebt auf den Pflanzen. Je stärker die Sonneneinstrahlung zu dieser Zeit ist, desto tiefer verkriecht sich die Schnecke zu schattigen Stellen, wo der Feuchtigkeitsgrad noch verhältnismäßig groß ist. Es tritt zur Trockenzeit also eine negative Phototaxis hinzu. Zur Hochwasserzeit zeigt sich O. *myosotis* phototaktisch indifferent, wie auch in ihrem sonstigen Verhalten grundsätzlich anders als zur Niedrigwasserzeit. Sie kriecht mit steigendem Wasser auf die Pflanzenstengel und emporragende Blätter. Auch zu etwas höher gelegenen Sedimenterhebungen, die vom Wasser noch nicht überspült sind, suchen die Ovatellen Zuflucht, um dem Wasser zu entkommen. Werden diese durch weiterhin steigendes Wasser auch noch überspült, dann bleiben die Schnecken ruhig an einem Platz sitzen und ziehen sich vollkommen in ihre Schale zurück, falls sie nicht doch noch auf ein Blatt oder einen Pflanzenstengel entkommen können. —

Danach dürfte man nicht annehmen, daß die bei auflaufendem Wasser zunehmende Feuchtigkeit eine negative Geotaxis und die bei ablaufendem Wasser eintretende langsame Trocknung des Bodens und der Pflanzen eine positive Geotaxis auslöst.

Da Sauerstoffmangel, der negative Geotaxis bei basommatophoren Schnecken auslöst, in der Strandzone kaum vorkommen kann, wurden zur näheren Untersuchung dieser Verhältnisse mit Strandschnecken der Art O. *myosotis* einige Laborversuche angestellt:

Auf eine schiefe Ebene wurden jeweils 6 *myosotis* in eine mit Seewasser gefüllte Schale gesetzt. Nach einiger Zeit wurde das schräg gestellte Brettchen um 180° gedreht. Die aufgezeichneten Diagramme zeigten vor und nach der Drehung des Brettchens das gleiche Bild. Einige reagierten kaum und setzten unbeirrt ihre Kriechrichtung fort, andere reagierten durch Richtungsänderung sehr stark. Die Richtung wurde dabei nach oben in genau dem gleichen Maß wie nach unten geändert. Es zeigte sich deutlich, daß auf die Schnecken durch Umkehrung des Brettes ein statischer Reiz ausgeübt wurde. Dieser wirkte sich aber ganz unregelmäßig aus. Eine geradlinige Richtung nach oben oder nach unten wurde nur gelegentlich eingeschlagen. Einige Schnecken zogen sich bei dem statischen Reiz in ihre Schale zurück. Nur ein ganz geringer Prozentsatz der nach oben kriechenden Ovatellen durchbrach den Wasserspiegel. Fast alle Schnecken zogen sich nach etwa 20 min indifferenten Umherkriechens in ihre Schale zurück. Sie schlossen den Mantelrand so, daß er die gesamte Mundöffnung der Schale einnahm, und hielten sich nur noch mit Schleimfäden am Brettchen. Erst nach etwa drei Stunden wurden die ersten *myosotis* wieder aktiv, und zwar zeigten sie jetzt ein ausgesprochen negativ geotaktisches Verhalten. Erst am Wasserspiegel kamen sie wieder zur Ruhe. Offenbar war Sauerstoffmangel der Grund ihres negativ geotaktischen Verhaltens. Einige Ovatellen verharrten nur etwa 10 min kurz über dem Wasserspiegel und krochen dann teils wieder an der Glaswand abwärts ins Becken hinein. Andere aber krochen im oder über dem Wasser parallel zum Wasserspiegel oder gar im Trockenen an der Glaswand empor.

Ein weiterer Laborversuch zeigte nun, daß es andere Faktoren sind, die *Ovatella myosotis* veranlassen, ihren Standort zu wechseln. Zu diesem Versuch wurde ein Zinkblechstreifen in einsprossiger Trittleiterform gebogen (Abb. 17A) und mit einer dünnen Schlick-Sand-Schicht belegt. Alle Schnecken, die auf die stark angefeuchtete Sprosse ge-

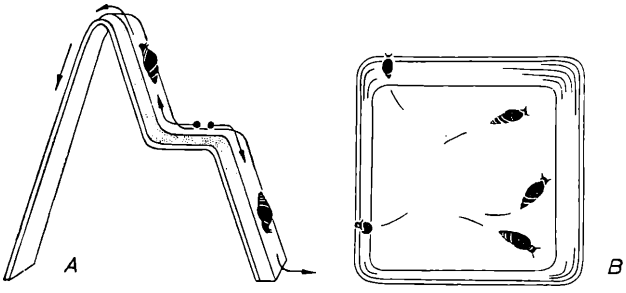


Abb. 17: Versuchsanordnung, die *Ovatella myosotis* in ihrem Verhalten starker Feuchtigkeit des Bodens gegenüber zeigen soll. A. Einsprossige Treppe mit Schlick-Sand-Belag. B. Plexiglasschale, die mit Schlick-Sand halb gefüllt wurde. Auf die punktierten (= stark befeuchteten) Stellen wurden die *O. myosotis* aufgesetzt.

setzt waren, verließen in recht kurzer Zeit diese nasse Stelle. Hier erwartete sie eine Erscheinung, der sie in der Natur nicht begegnen können. Von der Sprosse aus wurde es nach oben und nach unten auf dem Schlick-Sand trockener. Würde die Feuchtigkeit nicht nur eine gewisse Aktivität, sondern auch eine negative Geotaxis auslösen, hätten alle Ovatellen der Nässe nach oben entweichen müssen. Es zeigte sich aber, daß im Endergebnis der angesetzten Versuchsreihe das Auf- und Absteigen etwa im gleichen Prozentsatz stattfand. Maßgebend für die Flucht scheint danach nur das zu weich gewordene Sediment zu sein, auf dem sich die Schnecken nicht gut bewegen können und unter Umständen sogar etwas mit der Fußsohle einsinken. Daß der Standortwechsel nicht nur die Folge einer durch Feuchtigkeit angeregten Aktivität ist, bewies ein Versuch auf der Leiter ohne Schlick-Sand-Belag. Hier wurde bei Befeuchtung nur die Aktivität angeregt, beziehungsweise bei zurückgezogenen Tieren ausgelöst. Nur ein Teil der Ovatellen verließ die Leitersprosse.

Nicht nur nach oben und nach unten, sondern auch in der Horizontalen findet eine Flucht statt. Abb. 17B zeigt eine kleine Plexiglasschale, in der das sie halb füllende Sediment an einer Stelle stark befeuchtet wurde. Diese Stelle wurde absichtlich nicht in der Mitte der Schale gewählt; denn so erreichten einige auf diese feuchte Stelle gesetzte Schnecken die aufsteigende Schalenwand gleich nach Verlassen ihres Ausgangspunktes, während die nach einer anderen Richtung kriechenden Schnecken erst über eine trockene Schlickfläche mußten. Die Tiere, die über die breite Schlickfläche gekrochen waren, bestiegen nur in wenigen Fällen noch den Schalenrand. Nach der anderen Seite zu krochen sie aber die Schalenwand empor und stiegen zum Teil auch auf der Außenseite wieder herab. Es zeigte sich auch hier wieder, daß nur ein Entweichen vor allzu großer Feuchtigkeit des Schlick-Sand-Bodens der Grund des Standortwechsels war.

Aus all diesen hier beschriebenen Erscheinungen muß geschlossen werden, daß sich *Ovatella myosotis* geotaktisch indifferent verhält, wohl aber auf statische Reize reagiert und nur bei Sauerstoffmangel negative Geotaxis zeigt.

Eine weitere Wirkung des statischen Sinnesorgans ist die Aufricht- oder Umdrehbewegung von solchen Schnecken, die aus ihrer normalen Kriechlage gebracht sind. Abb. 18 bringt diesen Vorgang in sechs verschiedenen Phasen:

Die vollkommen zurückgezogene Schnecke teilt zunächst den Mantelrand auseinander und streckt die Spitzen des Kopfes und des hinteren Fußes langsam hervor (A). Mit ihrem Kopf heftet sie sich fest an die Fußsohle und kriecht auf ihr seitlich herunter auf die oberste Windung der eigenen Schale (B). Hat die Streckung des Spindelmuskels

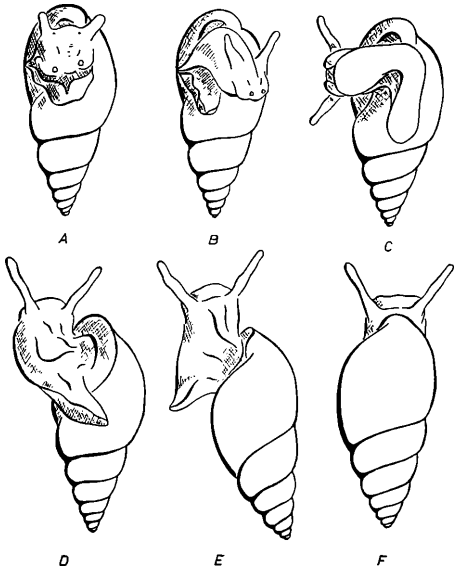


Abb. 18: Schlüpf- und Umdrehbewegung von *Ovatella myosotis.*

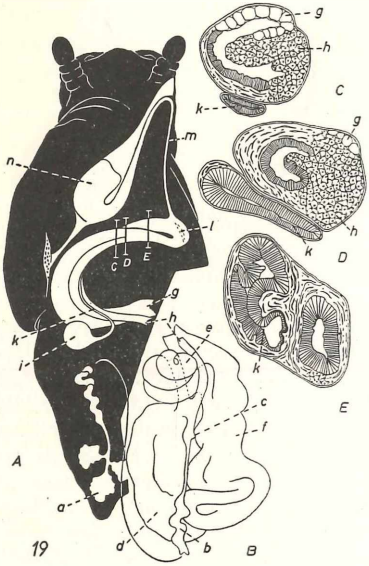
ihr Maximum erreicht, so wird sofort ein Reflex ausgelöst, der ein plötzliches Aufbäumen des Tieres zur Folge hat. Jetzt werden Suchbewegungen ausgeführt (C). Die Fühler strecken sich sehr lang, betasten dabei die Schale und vielleicht auch zufällig den Boden. Diese Suchbewegungen nach einer neuen Haftfläche werden nach beiden Seiten der Schneckenschale ausgeführt, in der Mehrzahl jedoch nach der Seite, wie es in der Abb. gezeichnet wurde. Hat die Schnecke mit einem ihrer Fühler den Boden berührt, so erfährt der Spindelmuskel eine erhebliche Streckung. Der Kopf wird aufgesetzt, und der Fuß langsam gedreht (D). Kurz bevor die ganze Fußsohle den Boden erfaßt hat, kontrahiert sich der Spindelmuskel (E) und bringt die Schale in ihre normale Lage (F). —

Diese Aufrichtbewegung vollzieht sich in den Winkeln von 45° und 90° genauso wie auf einer ebenen Fläche. Hieraus geht hervor, daß die durch die Statocysten bewirkte Einstellung des Tieres an keine bestimmte Gleichgewichtslage gebunden ist. Offenbar bewirken die Statocysten nur eine Einstellung in die Lage, in die das Tier kommen muß um kriechen zu können. Thigmotaxis und statische Orientierung werden sich hier wahrscheinlich gegenseitig ergänzen.

e. Der Geschlechtsapparat und die Bildung der Keimzellen.

Über die Ausbildung der Geschlechtsorgane bei Ellobiiden liegen im wesentlichen nur die Abbildungen von Plate (1897), Pelseneer (1894) und Odhner (1925) vor. Pelseneer behandelte gerade die hier vorliegende Art *O. myosotis*, kam aber in manchen Dingen zu ganz anderen Ergebnissen. Plate befaßte sich

mit der indopazifischen *Pythia scarabaeus* und fand bei ihr sehr primitive Verhältnisse in der Art des flimmernden, offenen Vas deferens. Zwar besitzt *O. myosotis* als Vas deferens keine Flimmerrinne, ähnelt aber in der übrigen Ausbildung der Geschlechtsorgane sehr der Art *Pythia scarabaeus*. PLATE unterscheidet beim Genitaldrüsenkomplex zwei korkenzieherartig gewundene Drüsen und einen „birnenförmigen" Anhang, die alle getrennt in den Genitalgang münden. Bei *O. myosotis* liegen diese drei Drüsen sehr dicht zusammen (Abb. 19B). Sie lassen sich aber bei lebendfrischer Präparation und im histologischen Schnitt unschwer erkennen. Ihr Zusammenhang ist derart, daß sich der Zwittergang (b) ganz eng an die Eiweißdrüse (d) anlegt und dann oberhalb der Vesicula seminalis (c) fest mit ihr verwächst. An dieser Verwachsungsstelle stehen nicht nur die Eiweißdrüse, sondern auch die Prostata mit dem Zwittergang in Verbindung und ebenfalls die Eiweißdrüse mit der Prostata, ohne jedoch den Zwittergang zu berühren. Im lebendfrischen Präparat erscheinen die Eiweißdrüse dunkelgelblich, die Prostata milchig



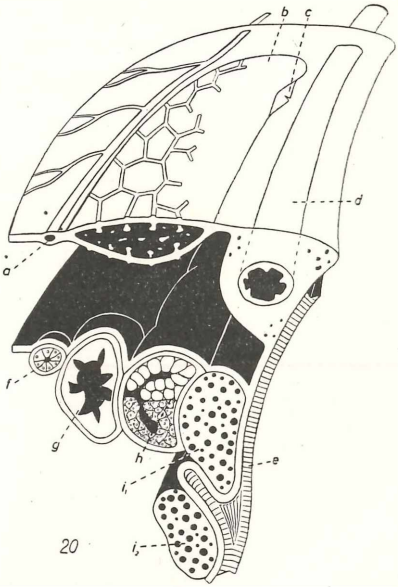


Abb. 19: Die Geschlechtsorgane von *Ovatella myosotis*. A. Schema eines entschalten Tieres mit dem Organsystem in natürlicher Lage. (Der Zwittergang wurde aus zeichentechnischen Gründen etwas links-seitlich verschoben; natürliche Lage vgl. Abb. 8.) (Vergr. etwa 6×). B. Genitaldrüsenkomplex aus A. um 180° nach rechts herausgeklappt und im Verhältnis 1 : 2 vergrößert. C, D, E sind Schnitte durch den Spermovidukt. a) Zwitterdrüse, b) Zwittergang, c) Vesicula seminalis, d) Eiweißdrüse, e) Prostata, f) Nidamentaldrüse, g) mucöser Teil des Spermovidukts, h) acinöser Teil des Spermovidukts, i) Receptaculum seminis, k) Receptaculum-Stiel, l) Vagina, m) Vas deferens, n) Penis.

Abb. 20: Schnitt durch die Mantelhöhle mit angrenzenden Organen (schematisch). a) Vena pulmonalis, b) Nephridium, c) Porus des Nephridiums, d) Enddarm, e) Schale, f) eine der beiden Speicheldrüsen, g) Ösophagus, h) Spermovidukt, i) Spindelmuskel.

weiß und die sich an die Prostata anschließende Nidamentaldrüse (f) hellgelb. Die geradlinige Verlängerung des Zwittergangs kreuzt nach der Abzweigung zu den Genitaldrüsen die schlauchförmige Fortsetzung der Nidamentaldrüse, vereinigt sich mit ihr und bildet mit dieser zusammen den Spermovidukt. Ein einziges Lumen durchläuft in zwei, in gleiche Teile getrennten drüsigen Rinnen den Spermovidukt (vgl. Abb. 20h). Der aus der Nidamentaldrüse entspringende mucöse Teil des Spermovidukts (Abb. 19g) wird zugunsten des acinösen Teiles (h) immer mehr reduziert. Gleichzeitig treten Muskelfasern an seine Stelle (Abb. 19C u. D). Dort, wo die mucösen, großlumigen Drüsenzellen ganz aus dem Spermovidukt verdrängt werden, verbindet sich der Receptaculum-Stiel fest mit dem nun kaum mehr drüsigen, muskulösen Duktus (Abb. 19E) und führt zur Vagina (l). Aus dem Schnitt E geht schon hervor, daß bei der Kopulation der Penis nur in das Vas afferens eingeführt werden kann. Der aus dem Spermovidukt hervorgehende muskulöse Duktus ist dafür viel zu eng. Am Grunde der Vagina leitet eine kleine Falte vom Spermovidukt zum Vas deferens (m), das sich in einem zarten, geschlossenen Gang unter einer Längsfalte entlang zum Penis (n) erstreckt. —

Die Geschlechtszellen reifen in den kleinen Acini der Zwitterdrüse, und zwar männliche und weibliche Geschlechtsprodukte im gleichen Acinus, jedoch an

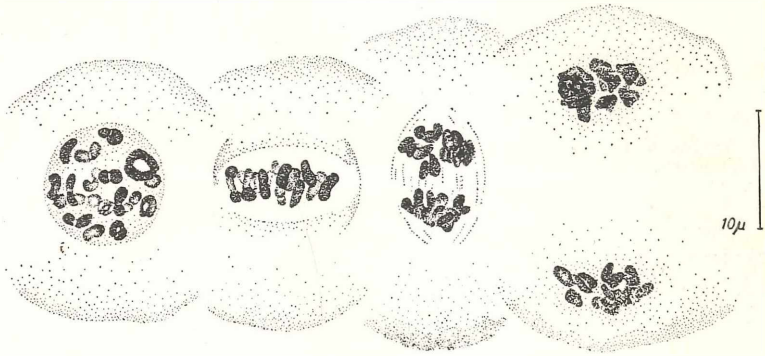


Abb. 21: Vier Reifungsstadien von Spermatocyten 1. Ordnung. A) Prophase (Diakinese), B) Metaphase, C) Anaphase, D) Telophase.

Abb. 22. Spermatocyte 1. Ordnung in Diakinese. (Mit Karmin-Essigsäure stark gequetscht.)

verschiedenen Stellen. Nur in den Monaten Juni bis August konnten Beobachtungen an der Keimzellenreifung von *O. myosotis* angestellt werden. Allein in dem letzten Untersuchungsmonat fanden sich in den mit Karmin-Essigsäure gequetschten Zwitterdrüsen-Präparaten sämtliche Teilungsstadien der Spermiogenese. Einige wurden in Abb. 21 mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat herausgezeichnet. Die Reifung der männlichen Keimzellen verläuft also normal. — Zur Bestimmung der Chromosomenzahl n = 18, dienten späte Diakinese-Stadien (Abb. 22). Geschlechtschromosomen sind nicht vorhanden.

Die Eireifung konnte nicht beobachtet werden. Zur Untersuchungszeit fand man nämlich nur Oogonien mit Ruhekernen. In den Oogonien treten mit ziemlicher Regelmäßigkeit vier Nukleolen auf, die im Laufe ihrer Entwicklung verschiedene Größen annehmen oder gar miteinander verschmelzen können. Auffallend war bei der Keimzellreifung das gruppenweise Auftreten gleicher Entwicklungsstadien. Einzeln waren die verschiedenen Reifungsphasen selten in den Präparaten zu finden. — Die fertig ausgebildeten Spermatozoen weichen vom normalen Typus nicht ab. Das Acrosom ist schraubenförmig geschwungen und gleicht zusammen mit dem Spermatozoenkopf einem korkzieherartigen Gebilde. Die Gesamtlänge der Spermatozoen beträgt 0,385 mm.

4. Copula und Eiablage.

Gelegentliche Begattungen wurden während des ganzen Jahres beobachtet; zu bestimmten Perioden kommen jedoch vermehrte Kopulationen vor. So sind April/Mai und August/September die Zeitspannen, in denen *Ovatella myosotis* am häufigsten kopuliert. Obwohl die Tiere Zwitter sind, ist die normale Vereinigung bei *Ovatella* eine einseitige, wie sie bei Basommatophoren meistens vertreten ist. Es wird ein Tier aktiv und besteigt die Schale eines Artgenossen, betastet diese mit den Mundlappen und orientiert sich wahrscheinlich am Bogen des Schalenmundsaumes der rechten Seite zur Vagina. Der Fuß der aufsitzenden Schnecke ist dann schon leicht angeschwollen und die Fühler sind etwas kontrahiert. Ehe der Penis in die Vagina geschoben wird, werden Suchbewegungen ausgeführt. Dabei verhält sich das andere Tier passiv, also durchaus als Weibchen, es kriecht sogar weiter und läßt sich bei der Nahrungsaufnahme kaum stören (Abb. 23). — Eine gegenseitige Begattung habe ich bei *Ovatella* niemals beobachtet. Es kam jedoch vor, daß das als Männchen fungierende Tier eines sich be-

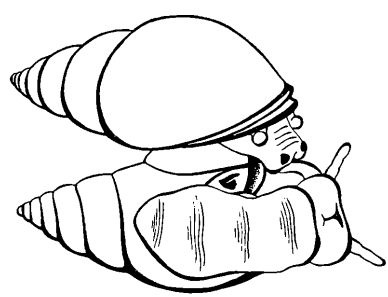


Abb. 23: *Ovatella myosotis* in Copula.

gattenden Paares von einer dritten Schnecke bestiegen wurde. Somit trat eine Kette zu dritt auf, wobei das vorderste Tier allein als Weibchen, das hinterste nur als Männchen fungierte, während die mittlere Schnecke beide Geschlechtsfunktionen ausübte. Das ist eine Art der Begattung, wie sie vor allem bei den Süßwasser bewohnenden Lymnaeiden mehrfach beobachtet worden ist. Die Dauer einer Copula kann mehrere Stunden betragen.

Noch während der Kopulationsperiode im Frühjahr, meistens aber erst im Mai bis Juni werden an feuchten Stellen auf dem Erdboden am Grunde von Pflanzenstengeln oder an Wurzeln in Erdspalten die Eier in kleinen, gelatinösen Laichballen als Klümpchen abgelegt (Abb. 24). Selbst wenn keinerlei Verstecke,

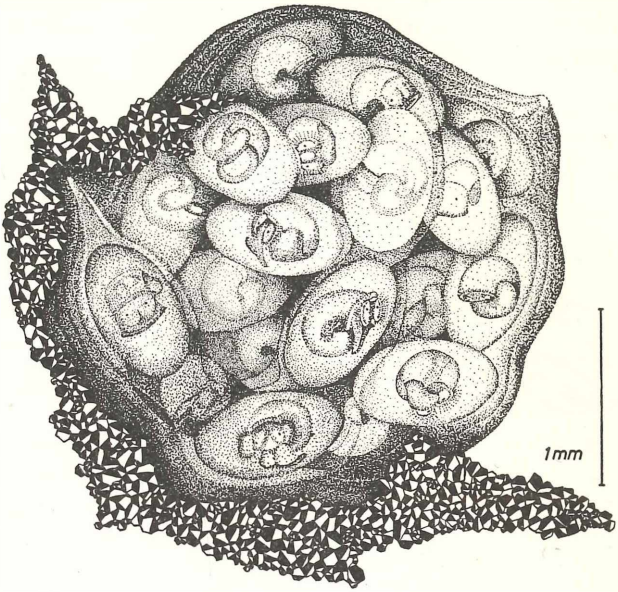


Abb. 24: Gelege von *Ovatella myosotis*. Durchmesser des Geleges etwa 2,5 mm, eines einzelnen Eies etwa 0,5-0,6 mm.

Vertiefungen im Erdboden zu finden sind, legen die *myosotis* ihren Laich nur selten oben auf das Sediment. In Glasschalen, die mit Schlick-Sand glatt ausgestrichen waren, gruben die Ovatellen zur Eiablage 10-15 mm tiefe Höhlen (Taf. 1 Fig. 4). Hierin könnte man vielleicht eine gewisse Brutpflege erkennen. Die Zahl der Eier in einem Gelege schwankt sehr. Sie beträgt häufig 25-30, doch konnten auch 15-80 Eier ausgezählt werden. Ob es sich bei dem größeren Laich um Einzelgelege handelt, oder ob kurz hintereinander möglicherweise zwei oder drei verschiedene O. *myosotis* diesen Laichballen geformt haben, ließ sich nicht feststellen. Einzeln findet man die Eipakete kaum, meistens sind mehrere dicht nebeneinander abgelegt. Nur an den unterschiedlichen Entwicklungsstadien kann man feststellen, daß es sich manchmal um zwei zeitlich verschiedene Gelege handelt.

5. Entwicklung, Alter und Tod.

a. Embryonale Entwicklung.

Die embryonale Entwicklung von *O. myosotis* vollzieht sich während ihres gesamten Ablaufs im Ei. Ihre Dauer ist recht unterschiedlich und hängt sehr von Umweltseinflüssen ab. Im allgemeinen jedoch kann eine durchschnittliche Entwicklungsdauer von 3-4 Wochen angenommen werden. Im Labor konnte diese Zeit in feuchtwarmem Klima auf genau drei Wochen reduziert werden. An un-

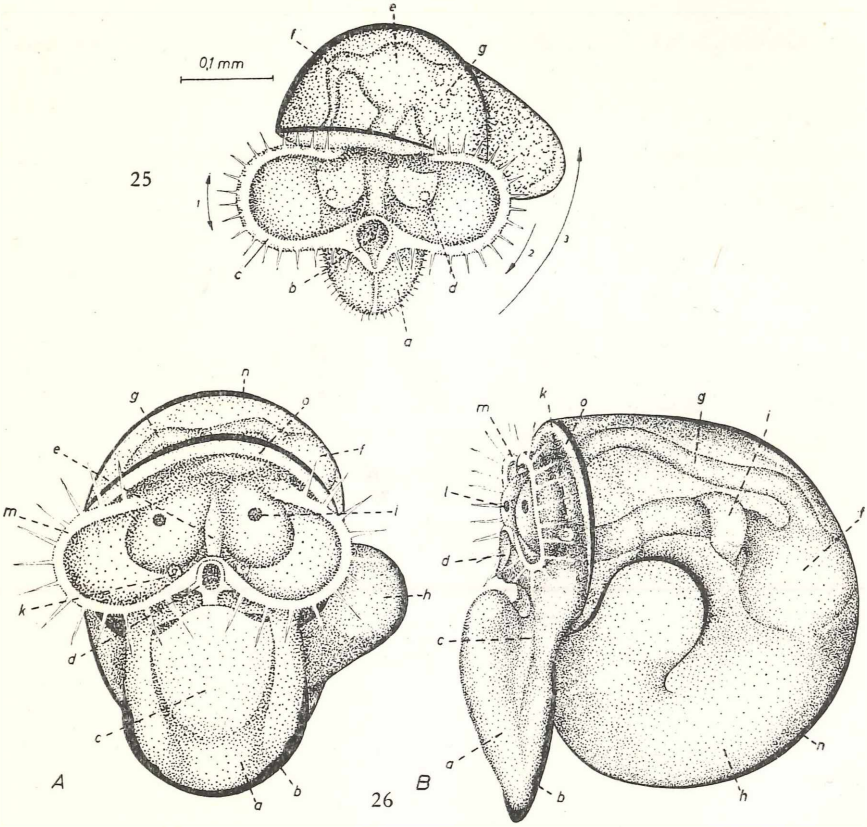


Abb. 25: Veliger von *Ovatella myosotis*. Die Eihülle wurde fortgelassen. — Etwa 12 Tage alt; die Augen sind noch unpigmentiert, der Enddarm mündet noch nicht nach außen.

a) Fuß, b) Einströmöffnung, c) rechter Velumlappen, d) Auge, e) Magen, f) Enddarm, g) embryonale Eiweißdrüse. 1 und 2 = Wimperschlagrichtung, 3 = Rotationsrichtung des Veligers im Ei.

Abb. 26: Veliger von *Ovatella myosotis*. Stadium kurz vor der Reduktion des Velums, ungefähr 5 Tage vor dem Schlüpfen. Die den Veliger umgebende Eihülle wurde nicht gezeichnet. A) Vorderansicht. B) Seitenansicht.

a) Fuß, b) Operculum (vgl. auch Taf. 2 Fig. 13), c) Fußdrüse, d) Mundöffnung, e) Pharynx, f) Magen, g) Enddarm, h)embryonale Eiweißdrüse, i) Herz, k) Statocyste, l) Auge, m) rechter Velumlappen, n) Schale, o) Mantelrand.

günstigen Stellen im Freiland wurden mehrere Gelege beobachtet, die erst nach 7 Wochen schlüpfreif waren.

Während der embryonalen Entwicklung durchlaufen die Larven in rhythmischer Entwicklung mehrere Bildungs- und Bewegungs-Phasen. Alle Beobachtungen beschränken sich nur auf die Bewegungs-Phasen, weil in ihnen der Embryo sein Velum (wenn schon vorhanden) ausgestreckt und im Ei rotiert. In einem Bildungsstadium hat sich der Embryo stark kontrahiert und liegt scheinbar leblos im Ei. Eigenartig ist es, daß man in jedem Gelege immer nur solche Embryonen in Rotation findet, die ganz bestimmten Entwicklungsstadien angehören. Die Abb. 25 und 26 A, B. zeigen zwei solcher Stadien, zwischen denen Übergangsformen niemals in Bewegung beobachtet werden konnten. Eine zwischen ihnen liegende Bildungsphase, bei der die Embryonen ganz in die Schale zurückgezogen waren, ließ keine genaueren Beobachtungen zu. Es kommt vor, daß einige Eier in einem Gelege in ihrer Entwicklung etwas zurückbleiben. Sie befinden sich dann also in einem anderen Entwicklungsstadium als die sie umgebenden Eier. So kann ein Teil der Eier gerade eine Bildungsphase, der andere Teil aber eine Bewegungsphase durchlaufen. Veliger von O. *myosotis* können sich auch in einer Bewegungsphase ganz in ihre Schale zurückgezogen haben, doch bei Sauerstoffmangel werden sie in jedem Fall ihr Velum weit ausbreiten. Dagegen werden Embryonen in einem Ruhestadium selbst bei Sauerstoffmangel nicht reagieren. — Im Süßwasser ist die Entwicklung der Larven von O. *myosotis* wegen des zu niedrigen respiratorischen Wertes nicht möglich.

Bei einem Versuch wurde ein Gelege in zwei gleiche Hälften geteilt und davon die eine Hälfte in Salzwasser, die andere Hälfte in Süßwasser gelegt. Nie mals war es möglich, die Eier im Süßwasser länger als einen Tag am Leben zu halten. Infolge Sauerstoffmangels traten die Veliger weit aus ihrer Schale hervor (Abb. 27), streckten ihr Velum vollkommen aus und rotierten im Ei. Solche

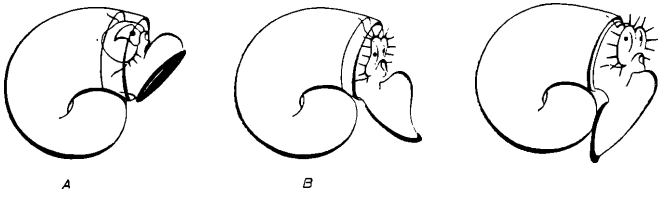


Abb. 27: „Einklappbewegung" der Veliger von *Ovatella myosotis*. Die den Veliger umgebende Eihülle wurde fortgelassen.

Embryonen, die gerade eine Bildungsphase durchliefen, traten selbst jetzt nicht aus ihrer Schale hervor. Neben dem im Süßwasser niedrigeren respiratorischen Wert machte sich bald auch der veränderte osmotische Wert bemerkbar. Die Embryonen dunsen auf und erschienen schon nach 2-3 Stunden vollkommen starr. Am nächsten Tage traten die ersten Zerfallserscheinungen ein. —

Bemerkenswerte Embryonalorgane von O. *myosotis* sind das Velum, das im 2. Drittel der Embryonalentwicklung am größten ist (Abb. 25), die Embryonalschale (Taf. 2 Fig. 14) und besonders das Operculum (Abb. 26, 27 u. Taf. 2 Fig. 13). Das Operculum ist nicht kalkiger Natur. Es ist leicht biegsam und zeigt konzentrischen Aufbau. —

b. Postembryonale Entwicklung und Lebensablauf der erwachsenen Schnecke.

Die postembryonale Entwicklung beginnt mit dem Auskriechen aus dem Ei, d. h. mit dem Verlassen der embryonalen Eihüllen. Das embryonale Operculum (Taf. 2 Fig. 13) wird nicht etwa kurz vor dem Schlüpfen reduziert, sondern erst 1-3 Tage nach dem Verlassen des Eies abgeworfen. — Die Jugendschale unterscheidet sich von der embryonalen und der adulten Schale durch regelmäßige, helle, kugelige Strukturen (Abb. 28C und Taf. 2 Fig. 14), die den Anschein von Bläschen haben. Äußerlich erscheint die Schale in diesem Gebiet der in Längsreihen angeordneten Bläschen vollkommen glatt. Eine Grenze zwischen der jugendlichen und der adulten Schale ist nicht erkennbar. Durch altersbedingte zunehmende Kalkablagerung des Mantelrandes verläuft der Übergang der verschiedenen Schalenstrukturen ganz allmählich. Gelegentlich treten auf der Jugendschale etwas unterhalb der Windungsnaht zarte, haarartige Periostracumbildungen auf (=*Auricula ciliata* MORELET), die etwa zwei Windungen vorhanden sind, dann aber verloren gehen. — Die Reduktion der Spindel beginnt bereits im frühesten Stadium des Jugendschalenbaues (Abb. 28 A). Schon beim

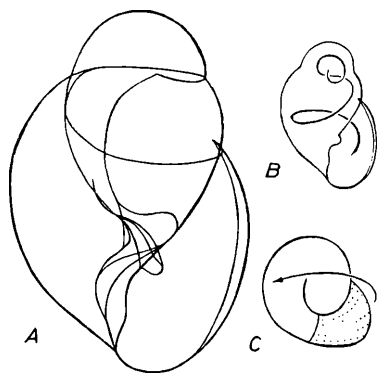


Abb. 28: A. Jugendschale von *Ovatella myosotis*. Schon im frühesten Entwicklungsstadium wird die Spindel und ein Teil der Embryonalschale reduziert. B. Paucispiraler, heterostropher Schalenbau von *Ovatella myosotis*. Gleiches Entwicklungsstadium wie A. C. Struktur der Jugendschale im Gegensatz zur Embryonalschale. Pfeil = Wuchsrichtung der folgenden Windung (vgl. Taf. 2 Fig. 14).

Stadium von 2½ Windungen wurde eine vollkommene Reduktion der oberen inneren Windungsteile festgestellt, so daß die Auflösung der Spindel unmittelbar nach dem Aufbau der Schalenwindungen stattfinden muß. —

Die Geschlechtsreife der O. *myosotis* tritt schon auf, bevor das Tier endgültig ausgewachsen ist, und zwar reift es zuerst als Männchen. Im Frühjahr der zweiten Lebensperiode fungieren dann diese noch nicht ausgewachsenen Schnecken nur als Männchen und kopulieren entsprechend. Im Laufe des Sommers wachsen sie bis zur Bildung ihres ersten Schalenmundsaumes heran und erlangen im frühen Herbst, in einem Lebensalter von ungefähr 1½ Jahren, als ausgewachsene Tiere vollkommene, d. h. auch weibliche Geschlechtsreife. In diesem Entwicklungsstadium kopulieren die O. *myosotis* sowohl als Männchen

wie auch als Weibchen. Somit findet man im Sommer in den Populationen jeweils drei verschiedene *myosotis*-Generationen: 1. die Einjährigen, die im Spätherbst bis zu 3 mm Schalengröße heranwachsen können, aber noch nicht geschlechtsreif sind, 2. die halberwachsene Generation des beginnenden 2. Lebensjahres, die gelegentlich schon als Männchen kopuliert und 3. die ältere, 2 Jahre alte erwachsene Generation, die als Männchen und als Weibchen fungieren kann und im 3. Frühjahr bereits die großen Eiballen ablegt. — Vermutlich kommen sogar auch vierjährige O. *myosotis* vor. Auf der Schale kann man an der Zahl der gebildeten Mundsäume in vielen Fällen das Alter der Tiere erkennen. An leeren Schalen findet man dabei am häufigsten solche, die zwei Mundsäume ausgebildet haben. —

Im Hochsommer und im Herbst konnte oft beobachtet werden, wie alte, lebensschwache Schnecken sich am Grunde von Wurzeln und in Erdspalten verkrochen. Dort scheinen sie langsam zu verenden. Auf diese Weise entstehen in Höhlungen unterhalb der Sediment-Oberfläche regelrechte „Schneckenfriedhöfe", denn in einigen Fällen wurden in kleinen Höhlen 10-16 leere Schalen oder altersschwache Tiere gefunden. Der Zugang zu diesen Schlupfwinkeln war so eng, daß ein eventuelles Einspülen durch auflaufendes Wasser (Flut) nicht möglich gewesen sein kann. — Die Zähigkeit der im Labor gehaltenen O. *myosotis* ist außerordentlich groß. Länger als ein halbes Jahr vermögen sie auf dem gleichen Stückchen Schlick-Sand in einer 1 dm^2 großen Plexiglas-Schale aktiv zu leben und dann im Frühjahr sogar noch zu kopulieren und Eier abzulegen. Die Siedlungsdichte in den Plexiglas-Schalen betrug 30/dm^2.

6. Einpassung in den Lebensraum.

a. Die Außendeichwiesen des Jadebusens als Siedlungsgebiet von *Ovatella myosotis*.

Im Gebiet des Jadebusens besiedelt O. *myosotis* einzig die dem Supralitoral angehörenden Außendeichwiesen. Auch hier kommt sie wiederum nur an ganz bestimmten Stellen vor. Besonders häufig fand sie sich an der Grenze zwischen den Bezirken Idagroden und Petersgroden (Taf. 1 Fig. 1 u. 2). Zur Entwässerung und zur langsamen Landgewinnung ist dieses Gebiet mit 1-1,5 m breiten, vom Deich bis zur Abbruchkante (etwa 500 m) sich erstreckenden Gräben versehen. Weit vor dem Grünland wurden zur kontinuierlichen Aufschlickung lange, parallel und senkrecht zur Abbruchkante des Grodens (Andelgroden: Andel = *Atropis maritima*. Groden = Außendeichs- oder Hellerwiesen) verlaufende Stockbuhnen gezogen. Diese Stockbuhnen, die Entwässerungsgräben und ein großer Teil der Watten des Jadebusens liegen zur Niedrigwasserzeit trocken. Bei Hochwasser (Tidenhub 3,65 m) tritt das Wasser regelmäßig bis an das Grünland heran und füllt in den letzten 1-2 Stunden einer Tide die Gräben der Außendeichswiesen. Sehr oft geschieht es jedoch, daß das auflaufende Wasser die Abbruchkante überspült und noch einen Teil des Grodens überflutet. Meistens bei Springtiden, bei überdurchschnittlicher Steighöhe des Wassers und besonders bei starken N-, NW- und NO-Winden ist dieses der Fall. Im Herbst und im Winter, seltener zu den anderen Jahreszeiten, tritt das

Wasser gelegentlich sogar bis zum Deich heran. Für die Anlaufgeschwindigkeiten des Wassers ist im allgemeinen der Neigungswinkel der Watt und der sich anschließenden Grodenfläche bestimmend. Bei dem hier beschriebenen Biotop von Petersgroden handelt es sich um einen flach ansteigenden Verlandungsgroden. In Gebieten des Abbruchgrodens (gelegentlich Brandungsgebiet) wurde O. *myosotis* am Jadebusen nicht gefunden. Durch den starken und dichten Pflanzenbewuchs der Außendeichswiesen (hauptsächlich: *Atropis maritima; Aster tripolium; Plantago maritima; Triglochin maritima; Statice limonium* u. a.) kann eine möglicherweise einsetzende Windkraft das auf dem Groden stehende Wasser nur unbeträchtlich in Bewegung setzen. Brandungserscheinungen sind die in diesem Gebiet lebenden Tiere kaum ausgesetzt. — Der Salzgehalt des Bodenwassers unterliegt auf den Grodenflächen außerordentlichen Schwankungen. Im Hochsommer kann es durch Verdunstung zuweilen an kleineren pflanzenfreien Stellen sogar zur Bildung von weißen Salzkrusten kommen. Ein starker Gewitterregen vermag aber gleich anschließend das Grodengebiet fast auszusüßen. Diesen starken Salzgehaltsschwankungen unterliegen nur die auf der Grodenfläche lebenden Tiere, so auch die Ellobiide *Ovatella myosotis*. Die tiefer siedelnden Tiere sind ihnen weitgehend entzogen. Für O. *myosotis* scheint auch die Härte und Bindigkeit des Bodens eine große Rolle zu spielen, weniger wie es z. B. bei Crustaceen der Fall ist, in dem Bestreben, sich im Boden einen Bau anzulegen oder einen Schlupfwinkel zu finden, sondern zur Verhinderung des Einsinkens der Fußsohle in das Sediment. Sehr feuchter Boden wird von O. *myosotis* immer schnell verlassen (vgl. S. 23). Mit zunehmendem Wassergehalt wird der Schlick-Sand-Boden weicher und verliert von einem bestimmten Wassergehalt ab seine Bindigkeit. Umgekehrt nimmt mit sinkendem Wassergehalt die Bodenhärte zu, desgleichen die Bindigkeit. Bodenhärtebestimmungen im von O. *myosotis* optimal besiedelten Gebiet wurden nicht durchgeführt.

In dem variierenden Feuchtigkeitsgrad, der unterschiedlichen Bindigkeit und Härte des Bodens und im schwankenden Salzgehalt liegt es begründet, daß der Pflanzenwuchs und die Besiedlung durch die Tierwelt in den einzelnen Grodenabschnitten verschieden sind. Man kann die Außendeichswiesen in einzelne Besiedlungszonen einteilen. Diese Zonierung muß allerdings einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben. Daß diese Zonen wegen der unkonstanten Steighöhe des Wassers naturgemäß keine scharfen Grenzen haben können, wird jedem verständlich sein. Trotzdem kann man aber sagen, daß in diesem oder jenem Abschnitt oder in einer bestimmten Entfernung vom Deich (abhängig von dem Neigungswinkel des Vorlandes; bei Berücksichtigung der klimatischen Verhältnisse u. a. m.) eine eng umrissene Tier- bzw. Pflanzengemeinschaft typisch sein muß.

Ovatella myosotis tritt im hier beschriebenen Gebiet von Petergroden/Jadebusen etwa 50 m von der Abbruchkante entfernt in Richtung zum Deich am häufigsten auf. Dieser Bezirk wird noch relativ oft vom auflaufenden Wasser erfaßt und ist deshalb immer nur für kurze Zeit starken Salzgehalts- und Feuchtigkeitsschwankungen ausgesetzt. Hier können zuweilen Besiedlungsdichten von 2500 O. *myosotis*/qm vorkommen. Zur Seeseite hin hört das Siedlungsgebiet von O. *myosotis* sehr schnell auf, zur Deichseite dagegen nimmt es nur langsam ab. Die Ränder der Entwässerungsgräben bilden bei dieser Zonierung immer gewisse Ausnahmen.

Vergesellschaftet ist O. *myosotis* mit einer ganzen Reihe von Tiergruppen, die teilweise sehr arten- und individuenreich sein können. Nur die Gastropoden dieser Lebensgemeinschaft sollen hier erwähnt werden: Am individuenreichsten besiedelt diesen Biotop die Schnecke *Assiminea grayana* LEACH (vgl. SANDER, 1950 u. 1952). Selbst die Zone, die für *Ovatella myosotis* typisch ist, wird zahlenmäßig immer noch von diesem kleinen Streptoneuren beherrscht. Allerdings handelt es sich in diesem, der Abbruchkante sehr nahegelegenen Bezirk fast nur um einjährige Tiere, die sich sicherlich bei einer nicht allzu hohen Tide dort als Larven niedergelassen haben. Trotz ihres massenhaften Auftretens (bis zu 20 000/qm) fallen diese jungen Assimineen neben den großen *myosotis* nicht sehr auf. *A. grayana* beherrscht den Raum zwischen der „*Ovatella-myosotis*-Zone" und dem Deich. Zur Abbruchkante hin sind Hydrobien *(H. ulvae)* die häufigsten Gastropoden. Außerdem finden sich in den Sommermonaten von dieser vordersten Zone bis zum Hauptsiedlungsgebiet der *myosotis* noch zwei Sacoglossen. Es sind *Limapontia capitata* MÜLLER und *Alderia modesta* LOVÉN. Diese beiden Schnecken legen ihren Laich niemals wie *Ovatella myosotis* in irgendwelche Verstecke oder in Erdspalten, sondern immer nur auf eine flache, feuchte, muldenartige Fläche, die oftmals zwischen zwei großen Pflanzenbüscheln entsteht. Nur durch Größenmessungen der einzelnen Eier lassen sich die Gelege der *L. capitata* von denen der *A. modesta* sicher unterscheiden. *Limapontia capitata* legt ihren Laich aber schon Mitte Juni ab, *Alderia* dagegen erst Mitte August. Näher braucht in diesem Zusammenhang auf die Gastropoden dieses Gebietes nicht eingegangen zu werden. Erwähnenswert scheint aber noch das Auftreten von *Pupilla muscorum* auf einigen Hellerwiesen des Jade-Gebietes zu sein (Im Groden von Schweiburg/südl. Jadebusen und auf Mellum im SO-Groden). Diese Schnecke geht also hier in die Mittlere-Hochwasser-Zone hinein, in ein Gebiet, das jährlich etwa 10-15mal überflutet wird. Auf den oben beschriebenen Außendeichswiesen von Petersgroden wurde sie nicht gefunden.

b. Vorkommen von *Ovatella myosotis* in der Zeit und im Raum.

Die Variabilität der Schale.

Nahe verwandte Arten von *Ovatella myosotis* sind aus dem Mittleren Oligozän (Rupelien) des Mainzer Beckens bekannt geworden (WENZ 1920). Es handelt sich um vier verschiedene Arten, von denen drei der Gattung *Ovatella* BIVONA 1832 angehören. Der Typus einer dieser drei Ovatellen ist leider im SMF nicht vorhanden. Da WENZ (1920) in seiner Einleitung ausdrücklich bemerkt, daß sich nur die Typen der O. BOETTGER'schen Arten im SMF befänden, muß seine Fig. 1 der dritten *Ovatella*-Species nach der Zeichnung des Autors (MEYER, 1879) kopiert sein. WENZ stellt nach dieser Zeichnung die *Auricula boettgeri* O. MEYER 1879 zur Gattung *Tralia*. Die *A. boettgeri* zeigt aber mit der recenten O. *myosotis* beinahe zum Verwechseln große Ähnlichkeit (Taf. 2 Fig. 4). Sie ist deshalb sicherlich nicht der Gattung *Tralia* GRAY 1840, sondern der Gattung *Ovatella* BIVONA 1832 zuzuweisen. Mithin hat diese aus dem Meeressand von Waldböckelheim (M-Oligozän, Rupelien) stammende Art folgende Namen zu führen: *Ovatella (Myosotella) boettgeri* (O. MEYER, 1879). Bei den beiden anderen Arten der Gattung *Ovatella* handelt es sich um: *Ova-*

tella (Ovatella) mucronata (O. BOETTGER, 1873) [SMF XII 1897a] und um *Ovatella (Myosotella) depressa* (O. BOETTGER, 1877) [SMF XII 1898a]. Diese beiden Arten stammen aus dem Schleichsand (Rupelien) von Elsheim (Rheinhessen) und von Sulzheim bei Wörrstadt (Rheinhessen).

Im Pliozän von St. Erth, Walton-on-Naze, Sutton, Postwich und Bramerton sollen ebenfalls einige Ovatellen gefunden sein. A. E. ELLIS (1926) glaubt diese Ellobiiden der Art O. *myosotis* (DRAPARNAUD) zuteilen zu müssen. Offensichtlich bedarf das aber noch weiterer Untersuchungen.

Recent besiedelt O. *myosotis* hauptsächlich die Küsten des Mittelländischen Meeres, des atlantischen Westeuropas, der Deutschen Bucht und der westlichen Ostsee. Die Eintragungen in Abb. 29 stellen Nachweise dar, die vorwiegend

Abb. 29: Karte der Verbreitung von *Ovatella myosotis*. Die schwarzen Punkte sind Nachweise der Schnecke.

durch Material des SMF und durch genaue Literaturangaben (VAN BENTHEM-JUTTING, 1933 und C. R. BOETTGER, 1910, 1944) belegt sind. Nach GERMAIN (1931) kommt diese Art an der französischen Küste vor, Einzelfundorte aus der französischen Literatur waren mir nicht zugänglich. — VERRILL (1880, 1882, 1883) erwähnt O. *myosotis* als eine an der amerikanischen Ostküste eingeschleppte europäische Art. Sie wurde zusammen mit *Assiminea grayana* LEACH in den Docks von Newport, R. I. gefunden; ihr dortiges Vorkommen dürfte aber wieder erloschen sein.

Sehr eigenartig ist das Auftreten von *Ovatella myosotis* in einem Teich der Dattelpalmenoase Tauorga/Tripolitanien (vgl. Abb. 29 und Taf. 2 Fig. 7). Diese Dattelpalmenoase liegt inmitten eines großen Salzsumpfgebietes (Sebecka).

Der Teich ist etwa 30 km von der Küste entfernt und soll reines Süßwasser enthalten. Es könnten in diesem Süßwasser eventuell durch Salzlösung brackige Stellen entstanden sein. Auch besteht die Möglichkeit, daß das Oberflächenwasser süß, die tieferen Wasserschichten aber brackig sind. Leider fehlen über die Beschaffenheit des Wassers chemische Salzgehaltsuntersuchungen. Bekannt ist nur die Begleitfauna und, daß der Teich einen kanalförmigen Abfluß hat, der zur Bewässerung der Felder dient. Die Begleitfauna spricht nicht unbedingt für ein vollkommen süßes Gewässer, wohl aber dafür, daß der Salzgehalt nicht höher als 2-3‰ sein kann. Gleich, ob es sich um reines Süßwasser oder um ganz schwach brackiges Wasser handelt, ist das Auftreten von O. *myosotis* in diesem Teich auffallend genug. Es ist der einzige Fall des Vorkommens in einem Binnengewässer. Daß sich die Art dort anders entwickelt als in Küstengebieten, ist unwahrscheinlich. Nach meinen Untersuchungen vermag sich der Laich von O. *myosotis* im Süßwasser nämlich nicht zu entwickeln (vgl. S. 31). Es müssen an diesem Teich offenbar Verhältnisse obwalten, die dem Tier Lebensmöglichkeiten bieten. Leider liegt von diesem Fundort nur Schalenmaterial (leg. KALTENBACH) vor. In diesem Schalenmaterial befinden sich aber nicht nur derart gedrungene und kalkreiche Exemplare wie in Taf. 2 Fig. 7, sondern auch gleitende Übergänge bis beinahe zur Normalform. Als Normalform nehme ich das Exemplar von O. *myosotis* an, das in Taf. 2 Fig. 1 abgebildet ist. Es stammt von den Hellerwiesen des westlichen Jadebusens/Deutsche Nordseeküste und ist unter den in Kap. 6a (S. 33) angegebenen Verhältnissen entstanden. — *Ovatella myosotis* reagiert wie die meisten Basommatophoren auf die unterschiedlichen Umweltsbedingungen außerordentlich stark und zeigt in ihrem Schalenbau eine sehr große Variationsbreite (Taf. 2). Aber auch unter gleichen Umweltsbedingungen kann die Schalenausbildung sehr unterschiedlich sein. Die Schalen der Fig. 1-4 und 9-10 stammen aus demselben Biotop. Sie alle wurden lebend auf einer Außendeichswiese von Petersgroden/westl. Jadebusen gesammelt. Daß das Mikroklima eventuell den Schalenwuchs beeinträchtigen kann, ist möglich; doch lebten diese Tiere, deren Schalen hier abgebildet wurden, zusammen auf einem Raum von maximal 6 qm. Neuerdings fand sich im gleichen Gebiet auch eine Schale, die auf der Spindel außer der Columellar- und einer starken Spindelfalte noch zusätzlich 2 kleine Spindelzähne zeigte (ähnlich wie Fig. 12). Aus den Fig. 2, 3, 7 und 10 ist zu ersehen, daß diese Zähne fehlen können. Die Fig. 5 und 6 zeigen Anpassungen an heiße und trockene Biotope. Diese Schnecken stammen vom Fels der Inseln Mallorca und Malta und haben ihren Mundsaum wie z. B. Strömungs- und Brandungsformen stark erweitert. Die typisch für trockene Biotope zurückgezogene Stellung dieser Tiere wurde bei der Besprechung der Kotablagerung bereits erwähnt. Hier kommt also diese Verhaltensweise von O. *myosotis* bei Trockenheit zusätzlich noch im Schalenbau zum Ausdruck. Die Schale in Fig. 8 mutet mit ihrer schlanken Form, die von KÜSTER als var. *elongata* beschrieben wurde, wie eine ganz andere Art an, doch auch hier handelt es sich nur um eine besondere Standortsmodifikation.

Nur durch diese große Modifikabilität der Art O. *myosotis* wird es wohl zu erklären sein, daß zur Mitte des vorigen Jahrhunderts aufgrund des unterschiedlichen Schalenbaues immer wieder „neue" Arten von O. *myosotis*-Variationen aufgestellt werden konnten.

Die Nomenklatur der Art O. *myosotis* (DRAPARNAUD) wechselte sehr häufig. Eine endgültige Festlegung der Art (C. R. BOETTGER, 1949) führte zu folgendem Ergebnis:

Ovatella (Myosotella) myosotis (DRAPARNAUD 1805).
(*Ovatella* BIVONA 1832. — *Myosotella* MONTEROSATO 1906).

O. *myosotis* ist die typische Art der Untergattung *Myosotella* MONTEROSATO. — In die Synonymie von *Ovatella myosotis* (DRAPARNAUD) gehören u. a.:

1803 *Voluta denticulata* MONTAGU
1819 *Voluta reflexa* TURTON
1819 *Voluta ringens* TURTON
1830 *Auricula tenella* MENKE
1831 *Carychium personatum* MICHAUD
1844 *Auricula biassoletina* KÜSTER
1845 *Auricula ciliata* MORELET
1887 *Auricula enhalia* BOURGUIGNAT
1891 *Auricula armoricana* LOCARD
1893 *Auricula parva* LOCARD
1893 *Auricula ringicula* LOCARD

7. Phylogenetische Betrachtungen und die Stellung von *Ovatella myosotis* im System.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Ellobiiden zu anderen Basommatophoren-Familien sind schon oft besprochen, doch gehen die Ansichten darüber noch sehr auseinander. PELSENEER (1894) spricht von den Ellobiiden als „les pulmones les plus archaïques" und stellt sie vor die Basommatophoren und Stylommatophoren. Er betrachtet sie als gemeinsame Stammform unserer „Lungenschnekken". PLATE (1897) ist etwas anderer Meinung und hebt die schon eingetretene Spezialisierung — zur Seite der Stylommatophoren hin — besonders hervor. Er zeigt dieses an der von ihm untersuchten *Pythia scarabaeus* im Vergleich mit der von PELSENEER (1894) beschriebenen *Auricula myosotis* DRAPARNAUD. C. R. BOETTGER (1944) nimmt eine vermittelnde Stellung zwischen diesen beiden Autoren ein und gibt in seinen Betrachtungen über die Respiration der Basommatophoren an, daß von den zu den Basommatophoren gehörenden Ellobiidenartigen Vorfahren der Strandzone einerseits die Süßwasser-Basommatophoren, andererseits aber auch die Stylommatophoren abzuleiten sind. Dieser Ansicht kann ich nach den Ergebnissen der in Kap. 3-5 beschriebenen Untersuchungen zustimmen. Die Ellobiiden tragen eindeutig die typischen Merkmale der Basommatophoren: Ihre Augen liegen an der Basis der kontraktilen Fühler, der Penis und der Ovidukt sind mit ihren Mündungen nicht vereinigt, und das Nephridium ist ureterlos. Der Muskelmagen der Ellobiiden (desgl. bei allen Basommatophoren) scheint bei diesen Betrachtungen nicht verwertbar zu sein.

In einigen Merkmalen aber zeigen die Ellobiiden gegenüber allen anderen Basommatophoren starke Abweichungen. Es sind besondere Anpassungen, die durch die Lebensweise auf dem Land und in der Uferzone bedingt sind. So fehlt als Folge der Landbesiedlung das Osphradium. Nur bei O. *myosotis* ist noch ein

rudimentäres Osphradialganglion vorhanden. Kennzeichnend sind auch der Mangel eines Talons am Atemloch und die Fußdrüsenausbildung, die später bei den Stylommatophoren in genau der gleichen Weise besteht. Die Art der Eiablage ist von den Stylommatophoren ebenfalls übernommen worden. Ferner werden einige Ellobiiden noch durch auffallende anatomische Eigentümlichkeiten charakterisiert. So ist den kleinen Sinneswärzchen von *Ovatella myosotis* das zweite Fühlerpaar der Stylommatophoren durch die Art seiner Innervierung homolog (vgl. Abb. 13). Die Augen von *Melampus fasciatus* DESHAYES werden nicht wie bei allen anderen Basommatophoren direkt vom Cerebralganglion innerviert. Der Nervus opticus zweigt sich von der Tentakelkommissur ab. Außerdem sind die Fühler der Ellobiiden hohl, wie das auch bei den Stylommatophoren der Fall ist.

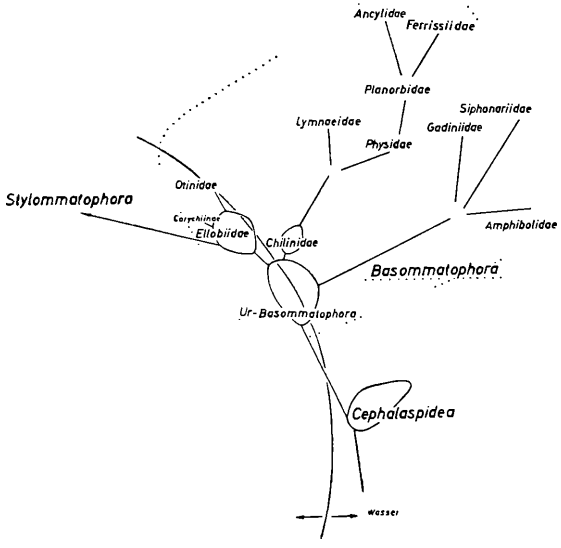


Abb. 30: Mutmaßliche Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Basommatophoren-Familien.

Dieses sind markante Bildungen, die offenbar auf die Stylommatophoren übertragen worden sind. Wahrscheinlich wird diese durchweg landbewohnende Arten umfassende Gruppe der Stylommatophoren aus solchen Formen entstanden sein, die ihre Wurzel nicht weit von den in der Gezeitenzone lebenden Ellobiiden gehabt haben (Abb. 30). Diese Ursprungsgruppe möchte ich als „Archi-Ellobiiden" bezeichnen, deren direkte Weiterentwicklung die heutigen Ellobiiden darstellen. Viele Eigentümlichkeiten der Stylommatophoren sind daher ein Erbe aus der „Archi-Ellobiiden-Phase", sowie die Ellobiiden wiederum viele Merkmale zeigen, die aus der „*Actaeon*-Phase" stammen. Besonders sei hier auf das Operculum der Larven von *Ovatella myosotis* hingewiesen, außerdem auf den eigentümlichen

Blutkreislauf, der vermutlich bei allen Cephalaspideen in gleicher Weise ausgebildet ist. Das bei *Pythia scarabaeus* als Flimmerrinne entwickelte Vas deferens, die Mundlappen der Basommatophoren, die Art der Rückziehbewegung in die Schale hinein, bei der der Fuß so eingeknickt wird, als säße auf seinem hinteren Teil noch ein Operculum, und daß der Mantelrand (nicht der Fuß) beim zurückgezogenen Tier den Abschluß bildet, lassen ebenfalls die Wurzel der Ellobiiden-Entwicklung erkennen. Am deutlichsten zeigen die Nervensysteme die Richtung, in der sich die Ellobiiden entwickelt haben. Waren bei *P. scarabaeus* die Visceralschlinge noch gekreuzt und die Kommissuren zwischen den einzelnen Ganglien sehr lang, so nimmt bei O. *myosotis* die Torsion des Nervensystems wesentlich ab. Ganz symmetrisch ist die Visceralschlinge aber bei O. *myosotis* noch nicht (Abb. 13), und die Kommissuren sind im Vergleich mit der vorher genannten Schnecke wesentlich verkürzt. Am stärksten konzentriert ist in dieser Ellobiiden-Reihe das Nervensystem von *Melampus fasciatus* (Abb. 14).

Aus allen diesen Erkenntnissen ergibt sich, daß die Ellobiiden Basommtophoren sind, doch primitive Vertreter dieser Gruppe, und daß sich die Stylommatophoren aus ursprünglichen Formen dieser Ellobiiden entwickelt haben müssen.

8. Zusammenfassung.

1. In der vorliegenden Arbeit wurden der Bau, die Verhaltensweise, die Entwicklung und der Lebensraum von *Ovatella myosotis* (Draparnaud 1805) im Gebiet des Jadebusens/Deutsche Nordseeküste untersucht.

2. Untersuchungen am zahnlosen Muskelmagen von O. *myosotis* ergaben, daß gewisse Beziehungen zwischen seiner Funktion und dem Sandgehalt der Nahrung bestehen. Der Sand fördert bei der Kontraktion des Muskelmagens die Durchmischung der Nahrung mit dem Pharyngealdrüsen-Sekret und bietet in der Hintermagenschlinge dem Muskelmagen soviel Widerstand, daß das Nahrungs-Sekret-Gemisch in die Mitteldarmsäcke gepreßt und nicht unmittelbar weiter in den Enddarm hineingeschoben werden kann.

3. Der Kot von O. *myosotis* wird als Kotschnur ausgeschieden. Im trockenen Biotop kommt es bei der dann vorwiegend sessilen Lebensweise dieser Schnecke zu einer für Gastropoden atypischen Kotablagerung. Es entstehen Kothäufchen, die denen der Anneliden ähneln.

4. Die Pulsation des Herzens von O. *myosotis* wurde graphisch dargestellt (Abb. 7).

5. Bei dem Nephropericardialgang von O. *myosotis* handelt es sich um ein sehr ursprünglich gestaltetes Organ, das offenbar die Exkretion und damit auch die Osmoregulation bei dem gleichfalls noch primitiven Bau des Nephridiums nicht im erforderlichen Maße unterstützen kann. Die in der Gezeitenzone teilweise schwierige Osmoregulation gleicht O. *myosotis* anscheinend durch erhöhte Herzfrequenz aus.

6. Der Spindelmuskel von O. *myosotis* ist, wie wahrscheinlich bei den meisten Ellobiiden, zweigeteilt. An der Verlaufslinie der zum Teil resorbierten inneren Schale hat er seinen Ansatzpunkt.

7. Der Besitz eines rudimentären Osphradialganglions konnte bei O. *myosotis* bestätigt werden. Auch bei dem Nervensystem von *Melampus fasciatus* Deshayes, einer ebenfalls zu den Ellobiiden gehörenden tropischen Art, könnte eine ganglienähnliche Kommissurverdickung eventuell als Rudiment eines Osphradialganglions betrachtet werden.

8. Die Sinneswärzchen von O. *myosotis* sind ein Homologon zu dem zweiten Stylommatophoren-Fühlerpaar.

9. *Ovatella myosotis* zeigt nur bei Sauerstoffmangel ein geotaktisches Verhalten, und zwar ist sie dann ausgesprochen negativ geotaktisch. Bei einem Laborversuch läßt sich das in einem mit Wasser gefüllten Behälter leicht erreichen, im natürlichen Biotop (Gezeitenzone) jedoch ist im allgemeinen nicht mit Sauerstoffmangel zu rechnen. Die Tiere steigen bei auflaufendem Wasser (Flut) offenbar nur deshalb auf die Grashalme, um nicht in dem dann weicher werdenden Sediment einzusinken.

10. Während der embryonalen Entwicklung durchlaufen die Larven von O. *myosotis* in rhythmischer Entwicklung mehrere Bildungs und Bewegungs-Phasen. In den beiden letzten Bewegungs-Phasen tragen die Larven auf ihrem Fuß ein Operculum, das erst nach dem Schlüpfen aus dem Ei, d. h. am Anfang der Postembryonalentwicklung abgeworfen wird. — O. *myosotis* reift proterandrisch.

11. Die Bedingungen, unter denen O. *myosotis* in der Gezeitenzone des Jadebusens lebt, wurden geprüft. — Besonders hervorgehoben wird, daß diese Art nicht nur in der Gezeitenzone, sondern auch in einem einzigen Fall an einem Binnensee (Tauorga/ Tripolitanien) vorkommt.

12. Die von Wenz (1920) zur Gattung *Tralia* gestellte *Auricula boettgeri* O. Meyer 1879 wird der Gattung *Ovatella (Myosotella)* zugewiesen.

13. Die Morphologie und Embryologie von *Ovatella myosotis* lassen erkennen, daß es sich um einen primitiven Vertreter der Basommatophoren handelt. Zweifellos sind die Basommatophoren aus Cephalaspideen hervorgegangen. Verschiedene Merkmale zeigen an, daß auch die Stylommatophoren aus Ellobiiden-artigen Basommatophoren abzuleiten sind.

Schriften

Alsterberg, G.: Wichtige Züge in der Biologie der Süßwassergastropoden. Lund 1930.

Ankel, W. E.: Prosobranchia. In Grimpe, Tierwelt der Nord- und Ostsee. 9. Leipzig 1936.

— — —: Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. — Verh. dtsch. Zool. Ges., 41: 223-295. Leipzig 1938.

Benthem-Jutting, T. van: Zoet- en Brackwatermollusken. Flora en Fauna der Zuidersee. S. 409. Te Helder 1922.

— — —: Mollusca (I). A. Gastropoda prosobranchia et pulmonata. In: H. Boschma, Fauna von Nederland. Afl. 7. Leiden 1933.

— — —: Lijst van Gemeenten als Vindplaatsen van Nederlandsche Molluscen. — Basteria, 11 (1, 2 en 3). Leiden 1947.

Bivona Bernardi, A.: Nuovi generi e nuove specie di molluschi. — Effemeridi scientifiche e letterarie per la Sicilia. 1. Palermo 1832.

Boettger, C. R.: Über eine in Deutschland einheimische wenig beachtete Auriculide. — Nachr. Bl. dtsch. mal. Ges., 42: 172-173. Frankfurt 1910.

— — —: Basommatophora. In Grimpe, Tierwelt der Nord- und Ostsee. 9 b2. Leipzig 1944.

— — —: Zur Nomenklatur der thalassophilen Basommatophoren des Nordsee-Gebietes. — Arch. Moll., 77 (S. 111). Frankfurt 1949.

Draparnaud, J. P. R.: Historie des Mollusques terrestres et fluviatiles. (S. 560-562). Paris 1805.

Eigenbrodt, H.: Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken. — Z. Morph. Ökol. Tiere., 37 (4). Berlin 1941.

ELLIS, A. E.: British Snails. (S. 96-97). Oxford 1926.

FISCHER, P.: Observations sur l'*Auricula denticulata.* — J. de Conch., **26**. Paris 1878.

GERMAIN, L.: Faune de France. **22**. Mollusques terrestres et fluviatiles. (S. 560-562). Paris 1931.

GRAY, E.: Natural arrangement of Mollusca according to their internal structure. London Medical Repository. **15**. 1821.

— — —: A list of the genera of Recent Mollusca, their Synonyma and Types. — Proc. Zool. Soc. London, **15**: 129-219. London 1847.

HEIDERMANNS, C.: Über den Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken. — Zool. Jb. Physiol., **41**: 335-424. Jena. 1924.

HERFS, A.: Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden. — Arch. mikr. Anat., **96**: 1-38, Berlin 1922.

JAECKEL, S.: Die Brackwassermollusken der deutschen Meeresküsten. — S.-B. Ges. naturf. Freunde, S. 114-130. Berlin 1940.

IHERIN,G H. V.: Vergleichende Anatomie des Nervensytems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

KESSEL, E.: Schalenersatz bei Schnecken. — Natur und Volk. **67**: 495-499. Frankfurt 1937.

KANDA, S.: The Geotropism of Freshwater Snails. — Biol. Bull. Marine Labor. Woods Hole, Mass., **30**: 85-97. Woods Hole, Mass. 1916.

LINKE, O.: Die Biota des Jadebusenwattes. — Helgol. wiss. Meeresuntersuch., **1** (3): 201-348. Helgoland 1939.

MERTON, H.: Lebenduntersuchungen an den Zwitterdrüsen der Lungenschnecken. — Z. Zellen- u. Gewebelehre, **1**: 671-686, Taf. 25. Berlin 1924.

MEYER, O.: Paläontologische Notizen aus dem Mainzer Tertiär. — Ber. senckb. naturf. Ges. (S. 311-321). Frankfurt 1879.

MITTRE, M. H.: Notice sur l'habitation et la nature des organes respiratoires de l,Auricule myosote (DRAP.). — J. de Conch., **6**: 310-327 Paris 1857

MONTEROSATO, M.: Conchiologia. Articolo sulle Auriculidae, Assiminidae e Truncatellidae dei mari d'Europa. — Natural. Sicil., N. 6, An. 18, 1906.

MOQUIN-TANDON, A.: Observations sur l'*Auricula myosotis* de DRAPARNAUD. — J. de Conch., **2**: 348-351. Paris 1851.

OHDNER, N. HJ.: *Marinula juanensis* n. sp. nebst Bemerkungen über die Systematik der Ellobiiden. — Ark. Zool., **17a**, S. 1-15, Taf. 1-2, Stockholm 1925.

PELSENEER, P.: Les organes génitaux de *Auricula.* — Ann. Soc. Roy. Malacol. Belg., **28**: 62-63. Bruxelles, 1893.

— — —: Recherches sur divers Opisthobranches. — Mém. Acad. de Belgique, **53**. Bruxelles 1894.

— — —: Essai d'Ethologie Zoologique d'après l'etude des Mollusques. — Acad. Roy. de Belgique. Classe Sciens Publicat Foundation A. d. POTTER Nr. 1. Bruxelles 1935.

PLATE, L.: Studien über opisthopneumone Lungenschnecken II. Die Oncidiiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pulmonaten. — Zool. Jb. Anat., **7**. Jena 1893.

— — —: Über primitive *(Pythia scarabaeus L.)* und hochgradig differenzierte *(Vaginula gayi* FISCHER) Lungenschnecken. — Verh. dtsch. Zool. Ges., 7 Versam. Leipzig 1897

ROLLE, G.: Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken u. a. Pulmonaten. — Z. Naturw., **43**: 373-416, Taf. 14-15. Jena 1908.

SANDER, K.: Beobachtungen zur Fortpflanzung von *Assiminea grayana* LEACH. — Arch. Moll., **79**: 147-149. Frankfurt 1950.

— — —: Beobachtungen zur Fortpflanzung von *Assiminea grayana* LEACH (2). — Arch. Moll., **81**: 133-134. Frankfurt 1952.

SARASIN, P. B.: Über drei Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. — Arb. zool. zootom. Inst. Würzburg, **6**: 91-108, Taf. 9. Wiesbaden 1883.

SCHÄFER, W.: Weichkörperbewegungen von *Buccinum undatum*. — Senckenbergiana, **26**: 459-466. Frankfurt 1943.

— — —: Zur Unterscheidung gleichförmiger Kotpillen meerischer Evertebraten. — Senckenbergiana, **34**: 81-93. Frankfurt 1953.

SCHLESCH, H.: Revidiertes Verzeichnis der dänischen Land- und Süßwassermollusken mit ihrer Verbreitung. — Arch. Moll., **66**: 233-312. Frankfurt 1934.

SEMPER, K.: Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. — 2. Int. wiss. Bibliothek, **40** (S. 100). Leipzig 1880.

THIELE, J.: Handbuch der systematischen Weichtierkunde. 2. Teil. Jena 1931.

VERRILL, A. E.: Occurence at Newport, R. I., of two littoral species of European shells not before recorded as American. — Amer. J. of Sci., **20**: 250-251. New Haven 1880.

— — —: Notice of recent additions to the marine invertebrata of the northeastern coast of America, with descriptions of new genera an species and critical remarks and other. Part 2-3. — Proc. U. S. Nat. Mus., **3**: 356-409. Washington 1881.

— — —: Catalog of Marine Mollusca added to the Fauna of the New England Region, during the past ten years. — Trans. Connet. Acad. Arts and Sci.,**5**: 457-458, Pl. 42-44, 57, 58. New Haven 1882.

WALTER, H. E.: The Behavior of the Pond Snail *Lymnaeus elodes* SAY. — Cold Spring Harbor Monographs, **6**. Brooklyn 1906.

WENZ, W.: Die Ellobiiden des Mainzer Beckens. — Senckenbergiana, **2**: 189-192. Frankfurt 1920.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: 84

Autor(en)/Author(s): Meyer O.

Artikel/Article: Naturgeschichte der Strandschnecke Ovatella myosotis (DRAPARNAUD). 1-43