

Bau, Entwicklung und Regeneration des Haarkleides von *Trichia hispida* (LINNAEUS) zugleich ein Beispiel für eine einfache Musterbildung im Tierreich.

Von

PETER KAISER,
Hamburg^{*)}.

Mit 5 Abbildungen.

Das Haarkleid gewisser Helicidae ist ein so auffälliges und artdiagnostisch so wichtiges Merkmal, daß es schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Malakologen auf sich gezogen hat. Angaben über die Entstehung dieser Haare, sowie ihre gegenseitige Anordnung, sind aber bis heute ausgesprochen rar und wenig befriedigend geblieben.

LEYDIG (1876) hat die Schalenskulpturen einheimischer Pulmonaten untersucht und miteinander verglichen. Neben den bekannten Rippen, Linien, Furchen usw. weist er auf Schuppen hin, wie sie bei *Monachoides incarnata* (O. F. MÜLLER) vorkommen. Sie sind leicht abreibbar und gehören allein der Cuticula an. Bei *Helicodonta obvoluta* (O. F. MÜLLER) und *Isognomostoma isognomostoma* (GMELIN) finden sich neben solchen Schüppchen auch noch Haare. Auch sie gehören, wie er sich ausdrückt, allein der Cuticula an. Seltsamerweise sieht LEYDIG aber in den sehr ähnlichen Haaren der *Trichia hispida* nicht reine Cuticularbildungen, sondern Fortsetzungen der eigentlichen Schalensubstanz („Kalkschicht“), wodurch auch die Streifung der Haare zustandekommen soll. Diese Auffassung von der Natur der Haare hat MOYNIER DE VILLEPOIX (1892) natürlich leicht widerlegen können. So fand er, daß auch die Haare der *Trichia hispida* echte Derivate des Periostracums oder der Conchinschicht darstellen und nichts mit der eigentlichen Kalkschale zu tun haben. MOYNIER DE VILLEPOIX versuchte sich weiter, mit Hilfe von Mikrotomschnitten, Klarheit über die Entstehung der Haare zu verschaffen. Auf Grund von vergleichenden Untersuchungen kam er zu der Überzeugung, daß nur die Vorderwand der Mantelrinne als Entstehungsort dieser Gebilde in Frage kommt. Seine Angaben bleiben aber, wie er selbst zugibt, hypothetisch, denn es ist ihm nicht gelungen, irgendwelche Phasen der Entstehung dieser Haare zu erfassen, was er auf die außerordentliche Zartheit der Mantelgewebe zurückführt.

Wenn man auch mit MOYNIER DE VILLEPOIX annehmen kann, daß die Borsten als Produkt des Periostracums in der Vorderwand der Mantelfurche gebildet werden, so muß man aber darüber hinaus bei der Entstehung dieser auffälligen

^{*)} Herrn Professor Dr. EDUARD DEGNER zur Vollendung seines 80. Lebensjahres am 24. Juli 1966 gewidmet.

Gebilde mikroskopisch faßbare Strukturen vermuten, die ihm entgangen sind. Neben der Klärung dieser, wie man sieht alten Frage, schien es reizvoll, dem Zustandekommen des Verteilungsmusters auf der Schale nachzugehen, denn die Haare stehen, wie man leicht erkennen kann, in einer bestimmten Anordnung.

Im Zusammenhang mit dem Verteilungsmuster war von Interesse, ob und wie weit das Muster nach einer Störung durch Beschädigung der Schale wieder ergänzt werden kann. Abschließend soll dann versucht werden, auf die ebenfalls noch immer offene Frage nach der Bedeutung der Schalenhaare eine Antwort zu geben.

Material und Methoden.

Für Beobachtungen der Haarbildung an lebenden Schnecken diene *Trichia hispida* (LINNÆUS), die in der Umgebung von Hamburg in ausreichender Menge zu finden ist. Es wurden für diesen Zweck vorwiegend halbwüchsige Schnecken benutzt, bei denen die Haarbildung im vollen Gange war. Bei älteren Tieren ist das nicht mehr der Fall. Wenn der definitive Mundsaum entsteht, erlischt die Haarbildung schließlich ganz. Ein Teil der Schnecken wurde in Petrischälchen auf Brennesselblättern gehalten, denen gelegentlich einige Haferflocken zugesetzt wurden. Bei dieser Kost wuchsen die Schnecken gut heran. Sie mußten allerdings in „Einzelhaft“ gehalten werden, da sie sich sonst die Behaarung gegenseitig abweideten. Mit dem Binokular war es so möglich, die äußerlich sichtbaren Vorgänge bei der Haarbildung ohne Störung der Tiere durch die bedeckte Petrischale hindurch zu verfolgen.

Ein Teil der Schnecken wurde zu Vergleichszwecken in Alkohol konserviert. Für histologische Zwecke wurde das Untersuchungsmaterial, ebenso halbwüchsige Tiere, in Bouin's Gemisch fixiert. Die darin enthaltene Essigsäure reichte aus, um die noch geringe Kalksubstanz der Schalen aufzulösen.

Zunächst wurde versucht, ganze Schnecken zu fixieren und zu schneiden, wobei sich im wesentlichen die Befunde MOYNIER DE VILLEPOIX bestätigten, aber der genaue Bildungsort der Haare verborgen blieb. Wesentlich besser waren die Erfolge, wenn von Tieren, die meist während der Nacht mit der Bildung der Schale beschäftigt waren, Teile des Mantelrandes abgeschnitten und fixiert wurden.

Die Einbettung erfolgte in Paraffin. Die Schnittdicke betrug $7,5\ \mu$. Die Färbung geschah entweder mit Eosin und Hämatoxylin oder durch die Azanfärbung. Die weitaus besten Resultate zeigten sich nach Anwendung der Azanfärbung.

Für vergleichende Untersuchungen, besonders zur Frage des Haarstellungsmusters, standen die wichtigsten mitteleuropäischen Arten mit behaarten Schalen zur Verfügung.

Untersuchungen zur Entstehung der Haare.

Mikrotomschnitte zeigen keineswegs immer irgendwelche Phasen der Haarbildung, was schon MOYNIER DE VILLEPOIX erfahren hatte. Es schien mir deshalb notwendig zu sein, Klarheit über den zeitlichen Ablauf dieses Vorganges zu gewinnen. Wenn man die Schale einer jungen *Trichia hispida*, die ungestört

herangewachsen ist, genauer untersucht, so findet man, daß stets der äußerste Zuwachsstreifen der Schale mit Haaren besetzt ist, die in etwa gleichen Abständen angeordnet sind. Sie stehen aber nicht wie sonst üblich oben auf der Schale, sondern sind entgegengesetzt gerichtet. Sie zeigen nämlich in die Mündung hinein (Abb. I). Dieser Zustand ist aber nur wahrzunehmen, wenn die Schnecke sich in sie zurückgezogen hat. Wenn sie den Weichkörper aus der Schale hervorbringt, so richten sich die Haare auf. Der äußerste Rand des letzten Zuwachsstreifens ist noch nicht mit Kalk unterlagert. Infolgedessen ist er noch elastisch und kann sich mitsamt der ersten Haarreihe in der beschriebenen Weise verformen.

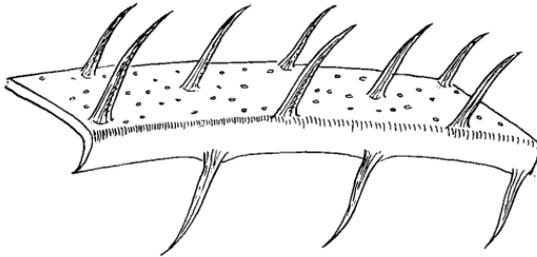


Abb. 1. Schale mit dem letzten, weichhäutigen Zuwachsstreifen und Haaren nach Rückzug des Mantelrandes.

Dieser Befund lehrt zweierlei: Einmal, daß der Abschluß eines jeden Zuwachsstreifens durch eine gleichzeitig entstehende Reihe von Haaren gebildet wird und zweitens, daß der Abstand von einer Haarreihe zur nächsten, jedenfalls auf den mittleren Umgängen gerade einer Wachstumsperiode entspricht. In meinen Zuchtgläsern wurden die Zuwachsstreifen durchweg nachts gebildet. Der Vorderkörper ist dabei in die Schale zurückgezogen und das Tier hält sich mit dem hinteren Teil seines Fußes an der Unterlage, mit Vorliebe an senkrechten Flächen fest. Die Zahl der in radialer Richtung zu lesenden Haarreihen entspricht nach diesen Beobachtungen ungefähr dem Alter der Schnecke in Tagen. Das dürfte auch für Tiere im Freiland zutreffen. Für eine halbwüchsige Schnecke mit 4 Windungen ergibt sich z. B. ein Alter von etwa 150 Tagen.

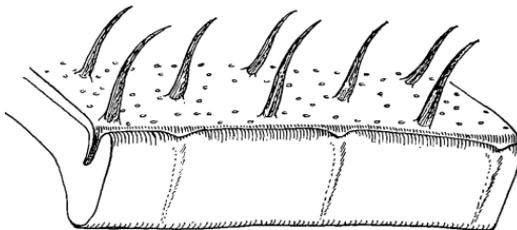


Abb. 2. Mantelrand und Schale während der Haarbildung am Ende einer Zuwachsstreifenperiode.

Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich die Stellen der Haarbildung im Mantelrand bereits vor der endgültigen Fertigstellung der Haare erkennen. Im Licht einer starken Mikroskopierlampe heben sich unter dem Binokular kleine in regelmäßigen Abständen auf der Vorderseite des Mantelrandes sichtbare Verdickungen ab (Abb. 2). Wenn bei der Haarbildung mikroskopisch faßbare Strukturen beteiligt sein sollten, so waren sie hier zu suchen.

Die große Schwierigkeit, den Zuwachsstreifen samt Haaren, oder doch deren Vorstufen in situ mit dem Mantelrand zwecks Fixierung zu gewinnen, besteht darin, daß das Tier sich bei jeder Belästigung weit in die Schale zurückzieht. Auch der Mantelrand löst dann seine Verbindung mit dem äußersten Schalenrand. In Mikrotomschnitten von solchen Objekten sind dann die Lagebeziehungen der einzelnen Teile so gestört, daß eine Rekonstruktion kaum mehr möglich ist. Diese Schwierigkeit läßt sich weder mit dem üblichen Erstickern in abgekochtem Wasser, noch durch Anwendung eines Betäubungsmittels beheben.

Nach vielen Vorversuchen zeigte sich der einzig gangbare Weg in Gewinnung von Teilstücken des Mantelrandes. Diese wurden mit einer Augenoperationsschere blitzschnell von dem ruhenden Tier, daß in der Schalenbildung begriffen war, abgetrennt. Bei den so gewonnenen Präparaten behielt der Mantelrand seine Lage zum Schalenrand bei, d. h. der jüngste Zuwachsstreifen blieb mit seinen sich bildenden Haaren in der Mantelrinne sitzen.

Mikroskopische Untersuchung.

Wenn Schnittserien von den in der beschriebenen Weise gewonnenen Teilen des Mantelrandes hergestellt werden, so finden sich in der Mehrzahl Schnitte, wie sie von NALEPA (1883), MOYNIER DE VILLEPOIX (1892), BIEDERMANN (1901), ECKART (1914), MATTHES (1914) und BURKHARDT (1916) schon vor langer Zeit abgebildet worden sind.

An den Geweben der Mantelfurche lassen sich drei charakteristische Drüsenepithelien unterscheiden. Die Vorderwand besteht der Färbung und Struktur nach aus einem einheitlichen Drüsenepithel. Bisweilen sind aber Einschnitte darin zu erkennen, die die Matrizen für die Haarbildung darstellen sollen. Wenn man aber aufeinander folgende Schnitte miteinander vergleicht, stellt sich jedoch heraus, daß es sich bei diesen Einschnitten um ausgedehnte Querfurchen handelt, die als Negativbildungen für Haare wohl kaum in Frage kommen können. Sie sind hierfür auch nicht tief genug. Allenfalls lamellenartige Bildungen können hier entstehen.

Die Hinterwand der Mantelfurche besteht aus zwei mikroskopisch leicht zu unterscheidenden Zelltypen: Am Grunde der Mantelfurche beginnt ein hochzylindrisches Epithel mit basal gelegenen Zellkernen. Das Cytoplasma dieser Zellen färbt sich bei Anwendung der Azanfärbung tiefblau. In den der Mantelfurche zugekehrten Teilen der Zellen finden sich auffällige Sekretkügelchen, nach denen MOYNIER DE VILLEPOIX diese Epithelregion auch als Globuligendrüse bezeichnet hat. Dieser Zelltyp nimmt etwa die untere Hälfte der Hinterwand ein. Gegen den Ausgang der Mantelrinne verflachen sich die Zellen und färben sich vorzugsweise rot. Das gilt besonders für das extrem hochzylindrische Drüsenpolster am Übergang der Mantelfurche in das eigentliche Mantelgewebe, wie es sich unter der Schale ausbreitet. Dieses Zellposter ist der Bildungsort der

Kalksubstanzen, die wie hier verständlich wird, später als die Conchinschicht abgeschieden werden. Die Schalenbildung, weder der Conchinschicht noch der Kalkschichten, ist kein ständig fortlaufender Fließbandprozeß, sondern ein abschnittsweise sich vollziehendes Geschehen. Innerhalb von lückenlosen Schnittserien treten im Abstand von etwa 17-20 Schnitten a 7.5 μ jedoch abweichende Strukturen auf. Die Vorderwand der Mantelfurche verdickt sich in diesem Bereich und bildet schließlich eine regelrechte Tasche, die teilweise von mehrschichtigem Drüsenepithel gebildet wird. Das Plasma dieser Zellen unterscheidet sich färberisch nicht von denen der eigentlichen Vorderwand. Es nimmt bei Azanfärbung einen hellroten Mischton an. Im Gegensatz zu den in der Mantelfurche gegenüberliegenden Globuligendrüsen mit ihren Sekretkügelchen ist es aber von fädiger Struktur.

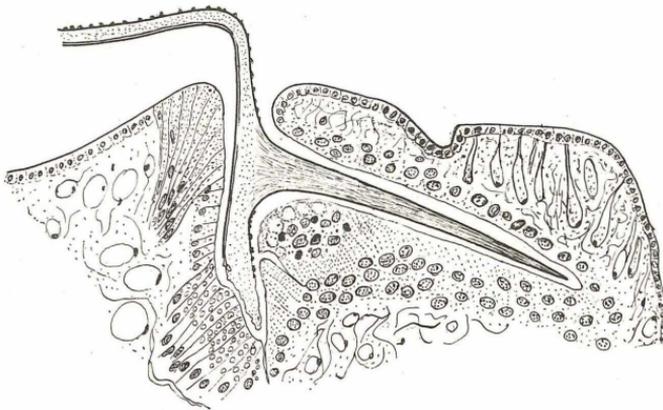


Abb. 3. Schnitt durch den Mantelrand mit fertig ausgebildetem Haar.

Werden solche Epitheltaschen im Höhepunkt ihrer Entfaltung getroffen, so finden sich fertig ausgebildete Haare darin (Abb. 3). Selbst innerhalb einer Schnittserie, also von einem Tier stammend, zeigen sich aber Unterschiede in der Entwicklung dieser Bildungen. Einige Haare können bereits vollentwickelt in den Taschen gefunden werden, während andere noch heranwachsen. Durch Vergleich dieser Stadien ist es jedoch möglich, den normalen Entwicklungsgang zu rekonstruieren. Als jüngste Stadien dieses Prozesses fanden sich Epitheltaschen (Abb. 4) mit Haaren von 380 μ Länge und ca. 30 μ Dicke. Bei aus-

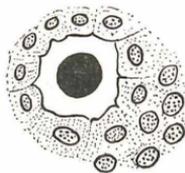


Abb. 4. Querschnitt durch eine Haartasche zu Beginn der Haarbildung.

gewachsenen Tieren werden aber doppelt so hohe Werte erreicht. Der Fuß des sich bildenden Haares ist noch nicht faserig strukturiert. Er scheint ganz aus den Abscheidungen der Globuligendrüsen hervorzugehen. Das Haar selber zeigt aber auch in seinen Anfangsstadien einen faserigen Aufbau und erweist sich im polarisierten Licht als doppelbrechend, ganz im Gegensatz zu dem homogenen Fußteil.

Die eigentliche Conchinschicht ist zunächst noch einschichtig und ebenfalls völlig homogen. Sie fällt auf durch ihre erhebliche Dicke. Später verdichtet sich diese Schicht erheblich und erhält eine stark lichtbrechende Schicht auf der Innenseite. Der hier zu beobachtende Volumenverlust kann keineswegs durch einfaches Austrocknen erklärt werden, denn in der Tiefe der Mantelfurche wäre das kaum möglich. Offenbar reagieren hier die Produkte der verschiedenen Drüsenzellen unter Entquellung und Verdichtung miteinander.

Das in der Tasche liegende Haar wächst sowohl in der Länge, wie auch im Durchmesser heran. Verantwortlich hierfür sind besonders die Epithelzellen in der hinteren Wand der Tasche. Durch die verstärkte Abscheidung auf der Rückseite wird das Haar leicht eingekrümmt, was später, wenn sich das Haar aufrichtet, noch erheblich zunimmt. Die Haare stehen dann gegen die Schalenöffnung gekrümmt.

Nach Fertigstellung der Haare bildet sich das Drüsenepithel der Tasche zurück. Dabei kommt es besonders in der mehrschichtigen und zellreichen Hinterwand der Tasche zum Zerfall offenbar erschöpfter Drüsenzellen, deren verklumpte Kerntrümmer deutlich in den Schnitten zu sehen sind. Die Rückbildung der Tasche geht rasch vor sich. Schon kurze Zeit nach dem der Schalenrand mit seiner äußersten Haarreihe frei gekommen ist, lassen sich in der Vorderwand der Mantelfurche kaum noch Reste der Taschen erkennen.

Über die Musterstellung der Haare.

Auf Grund der mikroskopischen Untersuchungen wird es verständlich, daß die Haare von Reihe zu Reihe versetzt sein müssen. Rückbildungsprozesse in den Taschen mit ausgedehnten Zellnekrosen verhindern die Entstehung von Haaren am gleichen Platz des Mantelrandes. Das gilt jedenfalls immer dann, wenn die Haare wie üblich rasch aufeinanderfolgend gebildet werden. Bei halb-wüchsigen Tieren beträgt der seitliche Abstand der Haare innerhalb einer Reihe etwa 150 μ . Die Tasche selber beansprucht bei voller Entfaltung eine Breite von etwa 60 μ . Der für die Haarbildung in der nächsten Reihe zur Verfügung stehende Spielraum wäre demnach auf etwa 90 μ beschränkt. Die Haare müssen also mit einer gewissen Zwangsläufigkeit „auf Lücke“ stehen. Das entstehende Muster könnte man nach BÜNNING (1948) als ein Sperrmuster bezeichnen, wobei hier der sperrende Effekt durch die Erschöpfung der Bildungszellen bewirkt wird.

Wenn man wenigstens drei radiale Haarreihen ins Auge faßt, so erkennt man, daß die Haare im Quincunx stehen, wie PFEFFER (1929) dieses Muster in seinen Studien tertiärer Landschnecken genannt hat. Wenn man jedoch eine größere Anzahl von Haarreihen gleichzeitig fixiert, scheinen die Haare, wie schon LEYDIG bemerkte, in Schrägreihen zu stehen. Tatsächlich herrscht dieser Eindruck vor, im Gegensatz zu der zeitlichen Entstehung der Haare, denn diese

erfolgt einwandfrei in Radialreihen. Wenn das Auge die Haare dennoch in Schräglinien angeordnet sieht, so liegt das daran, daß die Entfernungen von Haar zu Haar in dieser Anordnung wesentlich geringer sind als in radialen Reihen. Unterstützt wird dieser Effekt übrigens durch die Haare selber, die leicht gebogen, eher die Schräglinien betonen als die Radialreihen.

Wenn auch das Muster auf der Oberseite, der Peripherie und der Unterseite des Gehäuses durchaus gleichsinnig ist, so erscheint es doch bemerkenswert, daß die Abstände der Haare zueinander verschieden sind. Am größten sind sie in der Gegend der Peripherie, denn hier muß auch jeder Wachstumsschritt am größten sein, andernfalls käme keine Spirale, wie sie das Gehäuse ja darstellt, zustande. Es sind aber an der Peripherie nicht nur die Zwischenräume am größten, es sind dort auch die Haare am längsten. Am kleinsten sind die entsprechenden Werte auf der Unterseite der Gehäuses. Hier erreichen sowohl die Abstände in beiden Richtungen, wie auch die Länge der Haare kaum die Hälfte der Werte, wie sie in der Peripherie gemessen werden können. Haarlänge und Abstände stehen also zueinander in einem direkt proportionalen Verhältnis.

Zwischen den Haaren zeigt das Periostracum eine feine Körnung, die sich bei stärkerer Vergrößerung als konische Erhebung erweist. Diese Körnung scheint mir nicht wie MOYNIER DE VILLEPOIX es vermutete, mit den Haaren homologisierbar zu sein. Ich halte sie für einen clichéartigen Abdruck der sezernierenden Drüsenzellen in der Vorderwand der Mantelrinnen. Diese Bildungen stehen auch nicht im Quincunx angeordnet, wie das aber bei den Hautschuppen von *Monachoides incarnata* (O. F. MÜLLER) der Fall ist, die wohl homologisierbar sind.

Von dem hier dargestellten Muster gibt es natürlich allerlei Abweichungen. Schon Unterbrechungen im regelmäßigen Zuwachs, aber auch Beschädigungen des Schalenrandes führen zu Störungen in der Haarstellung. Dennoch scheint sich nach einiger Zeit das ursprüngliche Muster immer wieder einzuregulieren. Die Frage ist also berechtigt, wie weit hier ein Muster vorgeprägt oder erworben ist. Für dieses Problem war Aufschluß durch Regenerationsversuche zu erhoffen.

Regeneration.

Wenn einer heranwachsenden Schnecke Teile aus dem letzten Umgang herausgebrochen werden, so ist sie bekanntlich in der Lage, den Schaden durch Neuanlagerung von Schalenmaterial zu beheben. Auch das Periostracum wird neugebildet, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Bruchstelle den Mundsaum an irgendeiner Stelle erreicht. Diese Regenerationsbereitschaft der Schnecken bot die Möglichkeit, zu prüfen, in welcher Weise das Haarstellungsmuster ergänzt bzw. wieder aufgenommen wird.

Für diese Versuche wurden möglichst junge Exemplare von *Trichia hispida* verwandt. Aus der Mündung, und zwar in der Gegend der Peripherie, wurden tief-dreieckige Stücke herausgebrochen. Ältere Tiere, auch solche, die sich noch weit vor der Bildung des endgültigen Mundsaumes befanden, regenerierten zwar das ausgebrochene Stück der Schale nebst Periostracum, aber nicht die normalerweise vorhandenen Haare. Diese Erscheinung wird verständlich, wenn man bedenkt, daß schon normalerweise bei annähernd ausgewachsenen Tieren von *Trichia hispida* eine Tendenz zur Rückbildung der Behaarung vorliegt.

Nach einer Verletzung der angegebenen Art wird zunächst das allgemeine Schalenwachstum unterbrochen. Nur die entstandene Verletzung wird repariert und zwar vom Grunde her. Das neugebildete Stück der Schale zeigt zunächst noch keine periodischen Zuwachsstreifen. Es dürfte demnach ohne Unterbrechung hergestellt worden sein. Es fehlen in dieser Region auch noch die Haare des Periostracums. Erst wenn die Lücke zu einem Drittel oder der Hälfte gefüllt worden ist, kommt es erneut zur Haarbildung (Abb. 5). Meistens entsteht in der Mitte der Lücke zunächst ein Haar. In charakteristischer Weise versetzt, also wieder auf Lücke stehend, folgen jetzt am Ende eines Zuwachsstreifens zwei oder drei Haare. Mit jedem nun folgenden Zuwachsstreifen erweitern sich die Haarreihen nach den Seiten hin. Aber erst wenn das Niveau des ursprünglichen Schalenrandes erreicht ist, wird am gesamten Mundsaum weitergebaut. Dabei übernimmt das regenerierte Feld mit seinen eigenen Haarmuster, das nicht mit dem der übrigen Schale korrespondiert, die Führung. Etwaige Unregelmäßigkeiten, die in dem regenerierten Schalenstück natürlich leicht entstehen, werden nach einigen Zuwachsstreifen bald egalisiert. Aus diesen Beobachtungen läßt sich leicht entnehmen, daß das Haarstellungsmuster keineswegs ursprünglich vorgeprägt ist, sondern jeweils neu einguliert wird.

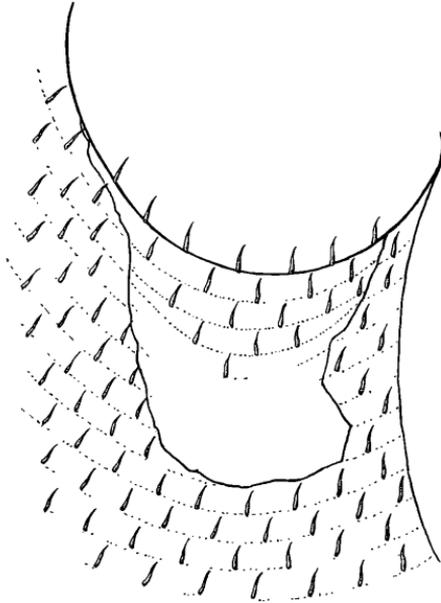


Abb. 5. Regeneriertes Schalenstück mit neu sich einstellendem Muster.

Behaarung der Embryonalschale.

Auch die Embryonalschale von *Trichia hispida* trägt bereits Haare. Sie entstehen frühestens nach etwa einem Umgang. Insgesamt erreicht die Embryonalschale $1\frac{1}{2}$ Windungen. Zunächst ist die Embryonalschale auffällig glatt.

Ihr fehlen, ähnlich wie in einem frisch regenerierten Schalenstück, die Zuwachsstreifen. Auf Grund dieser Struktur ist zu vermuten, daß die ersten Windungen noch nicht im rhythmischen Zuwachs entstehen, sondern kontinuierlich gebildet werden. Auch die Entstehung des Haarmusters scheint demselben Prinzip zu folgen, wie in der regenerierten Schale. Die Haare erscheinen einzeln, zunächst noch ohne die charakteristische Stellung. Erst gegen Ende der Embryonalentwicklung wird die Behaarung reicher und regelmäßiger. Eine leichte Radiärstreifung zeigt an, daß der Zuwachs jetzt einigermaßen rhythmisch erfolgt.

Auch diese Befunde deuten an, daß das Muster nicht von vornherein festgelegt ist, sondern erst erworben und durch den rhythmischen Zuwachs unterhalten wird.

Über die Regelmäßigkeit der Behaarung.

Behaarung findet sich bei zahlreichen weiteren Vertretern der Helicidae. Besonders bekannt sind in dieser Hinsicht außer *Trichia* die Gattungen *Ponentina*, *Helicodonta*, *Isognomostoma* und *Campylaea*. Auch bei den hier in Frage kommenden Arten läßt sich ein Muster erkennen, das auf eine Lückenstellung bei der Bildung der Haare zurückgeht.

Erstaunlich regelmäßig ist die Anordnung, wenn sowohl die Zwischenräume von Haar zu Haar, wie auch die Abstände der einzelnen Haarreihen klein sind. Das ist zum Beispiel der Fall bei *Helicodonta angigyra* (ROSSMÄSSLER) und *Isognomostoma holosericum* (STUDER). Bei diesen Arten sind die Haare selbst ebenfalls klein. Durch besonders lange Haare fällt dagegen *Trichia villosa* (STUDER) auf. Bei dieser Art sind sowohl die Haare wie auch die Zwischenräume und Abstände groß. Weniger deutlich ist das Muster, wenn die Behaarung nur auf der Jugendschale vorhanden ist und später rudimentär wird. Solche Verhältnisse dürften bei *Euomphalia strigella* (DRAPARNAUD) vorliegen.

Ähnliche Zusammenhänge lassen sich bei ferner stehenden Vertretern der Superfamilie Helicacea beobachten. So imponiert durch eine außerordentlich regelmäßige Haarstellung *Chloritis (Trichochloritis) ephanilla* SMITH, während bei *Chloritis (Trichochloritis) propinqua* (L. PFEIFFER) das anfangs regelmäßige Muster auf dem letzten Umgang unter Vergrößerung der Abstände in Verfall gerät.

Vergleich mit behaarten Schnecken aus anderen systematischen Gruppen.

Haarbildungen des Periostracums sind bei zahlreichen Schnecken der verschiedensten systematischen Einheiten bekannt. Sie kommen vor sowohl bei Prosobranchia, wie auch den Basommatophora und Stylommatophora. Es ist allerdings ungeklärt, ob die Haare in jedem Fall wie bei *Trichia hispida* in distinkten Haartaschen gebildet werden. Ferner ist zu berücksichtigen, daß es außer den charakteristischen Haaren vielfach noch lamellenförmige Conchinbildungen gibt, die gelegentlich Haarcharakter annehmen können wie z. B. bei *Acanthinula aculeata* ((OF. MÜLLER). Solche Conchinlamellen finden sich besonders auf den Kanten und Kielen der Umgänge und sind infolgedessen zwangsläufig in Spirallinien angeordnet. Sie sollen von der vergleichenden Betrachtung deshalb ausgeschlossen werden.

Am weitesten dürfte echte Behaarung, die die ganze Oberfläche bedeckt, jedoch bei den Stylommatophora und zwar in den Superfamilien der Helicacea und Polygyracea verbreitet sein. Aber auch in den Superfamilien der Achatinacea [z. B. *Bocageia (Petriola) marmorea* REEVE], Ariophantacea [z. B. *Lepidotrichia (Hemitrichiella) xanthotrichia* (L. PFEIFFER)], Endodontacea [*Gerontia (Suteria) ide* GRAY] finden sich einzelne behaarte Arten.

Unter den Basommatophora tragen die Jugendschalen der Planorbidae vielfach regelmäßig stehende Borsten. Für die Prosobranchia schließlich möge *Baicalia (Trichobaicalia) duthiersi* (W. DYBOWSKI) als haartragend genannt sein.

Wenn man diese weit verbreiteten Haarbildungen miteinander vergleicht, so ergibt sich, daß nur zweierlei Möglichkeiten einer Musterbildung verwirklicht sind. Entweder stehen die Haare von einem Zuwachsstreifen zum nächsten versetzt angeordnet, wie bei *Trichia hispida*, oder sie stehen in Spirallinien hintereinander ohne seitliche Verschiebung. Bei der Durchsicht eines umfangreichen, aber leider keineswegs vollständigen Materials zeigte sich, daß die erste Möglichkeit nur bei den Helicacea und Polygyracea verwirklicht ist, die zweite aber allen anderen Gruppen gemeinsam ist. Es ist wohl berechtigt, diese Erscheinung als einen Hinweis für die nähere Verwandtschaft der Polygyracea und Helicacea zu werten, wie sie übrigens auch in der Bearbeitung der euthyneuren Gastropoden im Handbuch der Paläozoologie (ZILCH 1960) zum Ausdruck kommt.

Diskussion.

In einer abschließenden Diskussion ist einmal der biologische Sinn der Musterbildung und weiter die Bedeutung der Schalenbehaarung ganz allgemein zu erörtern.

Die Musterbildung hat sich nach den Untersuchungen an *Trichia hispida* als ein raum-zeitlich geordneter Prozeß erwiesen. Das dürfte ebenso für das Spermum bei den Helicacea und Polygyracea, wie auch für das einfachere Gittermuster der übrigen Gruppen gelten. Während aber im ersten Fall der Untergang der Haarbildungstaschen eine seitliche Versetzung notwendig macht, werden die Haare bei dem Gittermuster stets an der gleichen Stelle des Mantelrandes gebildet. Welche histologischen Strukturen hier zugrunde liegen, ist noch ungeklärt. Die Abstände und Zwischenräume der Haare stehen bei allen untersuchten Formen in einer gewissen Korrelation. Es finden sich entweder viele kleine Haare mit geringen Abständen oder wenige größere Haare mit weiten Abständen. Hieraus ist abzuleiten, daß bei einer vollständigen Schalenbehaarung eine optimale Leistung des Periostracums vorliegt, die sich zwangsläufig in einer regelmäßigen Haarstellung äußert. In verallgemeinerter Form ausgedrückt, besagt dieses Phänomen, daß ein geordneter Prozeß für den Organismus ökonomischer ist als ein ungeordneter. Eine völlig regellose Haarstellung ist demnach kaum zu erwarten. Erst bei einer rudimentären Behaarung kommt es sekundär zu einer Auflösung der ursprünglichen Ordnung. In einem solchen Fall handelt es sich aber nicht mehr um eine optimale Leistung des Periostracums.

Über die Bedeutung der Schalenhaare sind schon früher recht voneinander abweichende Vermutungen geäußert worden. Sie lassen sich auf zwei Hypothesen zurückführen: Die Haare sollen entweder einen Schutz der Schale gegen mecha-

nische Insulte bewirken oder besonders durch Anheften von Erdpartikelchen der Tarnung der Schnecken dienen.

Für die erste Auffassung lassen sich meines Erachtens kaum Hinweise erbringen. Es handelt sich bei den behaarten Schnecken keineswegs um besonders hilfällige Tiere. Bemerkenswert ist allerdings, daß Schalenhaare nur bei kleineren Arten auftreten. *Campylaea (Liburnica) setosa* (ROSSMÄSSLER) mit 2·5 cm Schalendurchmesser ist schon eine der größten Formen. Wesentlich größere, wenn auch nahe verwandte Arten sind durchweg haarlos. *Lysinoe ghisbrechti* (NYST), mit 6 cm Durchmesser wohl die größte behaarte Landschnecke, dürfte eine Ausnahme von dieser Regel sein. Vielfach ist auch nur die Jugendschale behaart. Man könnte hieraus ableiten, daß nur die empfindliche Jugendschale schutzbedürftig ist, bzw. bei größeren Arten eine Behaarung nutzlos ist, da die zwangsläufig negativ allometrisch wachsenden Bildungen des Periostracums schließlich als mechanischer Schutz viel zu klein werden.

Andererseits handelt es sich bei den haartragenden Landschnecken vorwiegend um flachgewundene Formen, die auf dem Substrat, vielfach in niedriger Vegetation, leben. Im Erdreich oder in der Spreuschicht lebende Schnecken, die kaum weniger Beschädigungen ausgesetzt sein dürften, sind durchweg haarlos. Das gilt bezeichnenderweise auch für alle hochgetürmten Arten.

Die Behaarung tritt verstärkt auf der Oberseite auf. Es handelt sich meistens um ungebänderte einfarbige Schnecken. Vorherrschend ist eine mehr oder weniger dunkle Hornfarbe. Auch eine Fleckenzeichnung, wie bei *Arianta arbustorum* (LINNAEUS) oder *Helicigona lapicida* (LINNAEUS), fehlt durchaus. Bunte Schnecken sind regelmäßig haarlos. Diese letztgenannten Hinweise sprechen mehr für eine Bedeutung als Tarnkleid gegen optisch orientierte Verfolger, also in erster Linie Vögel. Doch läßt sich das erstgenannte Motiv, mechanischer Schutz, nicht völlig entkräften, wenn man sich nicht überhaupt damit zufrieden geben will, in ihnen eine Überflußbildung ohne biologische Bedeutung zu sehen, wogegen allerdings die aufgezeichneten Gesetzmäßigkeiten dieser Bildungen sprechen.

Im übrigen ist es nicht notwendig, daß dem selektiven Wert nur eines der genannten Motive zugrunde liegt. Es ist durchaus denkbar, daß hier von Art zu Art, oder mehr noch von Gattung zu Gattung, ein Wechsel eingetreten ist. Selbst wenn im Lebenslauf eines Individuums ein solcher Wechsel stattfinden sollte, würde das noch keinen Widerspruch bedeuten.

Schriften.

- BIEDERMANN, W. (1901): Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschale. - Jena. Z. Nat. Wiss., 24: 1-164.
- BÜNNING, E. (1948): Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin (BORNTRÄGER).
- BURKHARDT, F. (1916): Das Körperepithel von *Helix pomatia l.* Diss. Marburg 1916.
- ECKARDT, E. (1914): Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen. Jena. Z. Nat. Wiss., 51.
- LEYDIG, F. (1876): Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. — Arch. Naturgesch., 42: 1-84.

- MATTHES, W. (1914): Beiträge zur Anatomie von *Helix pisana* MÜLL. — Jena. Z. Nat. Wiss., 53: 1-50.
- MOYNIER DE VILLEPOIX (1892): Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques. J. Anat. Physiol., 28.
- NALEPA, A. (1883): Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. — S. B. Akad. Wiss. Wien, 87: 1-66.
- PFEFFER, G. (1929): Zur Kenntnis tertiärer Landschnecken. — Geol. Paläontol. Abh. (N. F.) 17: 153-380.
- ZILCH, A. (1960): Gastropoda, Euthyneura. in W. Wenz. Handb. Paläozool., (6, 2) Berlin (BORNTÄGER).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [95](#)

Autor(en)/Author(s): Kaiser P.

Artikel/Article: [Bau, Entwicklung und Regeneration des Haarkleides von *Trichia hispida* \(Linnaeus\) zugleich ein Beispiel für eine einfache Musterbildung im Tierreich. 111-122](#)