



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Sonderabdruck aus

SENCKENBERGIANA

Band 26, 1943.

Überreicht vom Verfasser

Senckenbergiana	Band 26	Nummer 5	Seite 458—466	Frankfurt a. M. 30. 12. 43
-----------------	---------	----------	---------------	----------------------------

Senckenberg am Meer Nr. 132*

Weichkörper-Bewegungen von *Buccinum undatum*.

Von Wilhelm Schäfer,

Forschungsanstalt für Meeresgeologie und Meerespaläontologie „Senckenberg“ in Wilhelmshaven.

Mit 5 Abbildungen.

Die Bewegungsorgane bei Prosobranchiern sind Fuß (Kopffuß) und Spindel-muskel. Während der Fuß, besonders die Muskulatur der Fußsohle oder ihre Cilien, zur Ortsbewegung auf einer Unterlage dienen, trägt der Spindel-muskel das Gehäuse und bringt es in die jeweils gewünschte Stellung. Eine klare Trennung der Aufgaben und eine räumliche Sonderung der Bewegungsorgane aber bestehen nur für solche Arten, die häufig den Ort wechseln, die eigentliche „Kriech“-Tiere sind. Mehr ortstreue Prosobranchier (*Haliotis*, *Patella*) lassen eine Unterscheidung der Aufgaben und eine räumliche Trennung der Bewegungselemente nicht zu.

Ist das Kalk-Gehäuse im Augenblick der Zusammenziehung des Fußes sein Schutz, wird es, was für Verteidigungswaffen fast immer gilt, in der Bewegung zum kraftzehrenden Ballast. Die Form des Gehäuses und sein Gewicht gewinnen daher Einfluß auf den Bau der Bewegungselemente und auf Richtung und Ausmaß der Bewegung des Tieres am Ort und bei Ortswechsel.

Das Gehäuse des Wellhorns (*Buccinum undatum* L.) ist bei schneller Zunahme der Gewinde-Umgänge ausgesprochen evolut (ausgezogen) und besitzt eine solide Columella (Spindel), die, an ihrem Ende als Siphonalrinne dienend, nach vorne gezogen ist. Eine Innenlippe hat der Mundrand nicht ausgebildet; sie wird durch einen in der Mündung schwach gekrümmten Spindelwulst ersetzt. Stärker gewölbt ist dagegen die Außenlippe. Sie stößt an ihrem oberen Rand in nahezu rechtem Winkel gegen den darüber liegenden Umgang. Die Gehäuse-Mündung ist daher eine asymmetrische Öffnung, sie liegt in der Ebene der Gehäusespindel.

Einigermaßen fest liegt das Gehäuse auf seiner Mündung. Die Lage mit der Mündung nach oben links ist ebenfalls möglich. Das Gehäuse rollt zwar leicht um die Längsachse, nimmt jedoch in der Ruhe die beiden genannten Lagen ein.

Der eingezogene Kopffuß füllt nicht ganz die erste Windung des Gehäuses, wobei der Kopf und die Fühler mit der Oberseite gegen die Schale gepreßt am weitesten hinten liegen. Es folgt die vordere Fuß-Hälfte: sie ist der Mittellinie der Fußsohle entlang in einer scharfen Falte zusammengelegt, sodaß die

* (51: Senckenbergiana, 25, S. 181—206, Frankfurt a. M. 1942.

beiden seitlichen Fußränder einander berühren. Der so gefaltete Vorderfuß liegt mit der rechten Seite gegen die Schale. Die rückwärtige Fuß-Hälfte ist durch eine Querfalte gegen den Vorderfuß abgesetzt und in sich nicht gefaltet. Dieser Fußteil liegt, mit seiner Sohle den Vorderfuß berührend, als Klappe zu äußerst. Mit seiner Oberseite, die das Operculum trägt, schließt er den Körper nach außen ab. Der in diesem Fußteil unter dem Operculum ansetzende Spindelmuskel hält die Schale gegen den Innendruck der Weichteile geschlossen.

Schon bei unbewaffnetem Auge hebt sich auf Sagittalschnitten der *Spindelmuskel* in seiner ganzen Länge scharf gesondert gegen die übrige Fuß-Muskulatur ab. Er durchzieht, unter dem Operculum beginnend, den Fuß auf seiner Dorsalseite und verbindet mit seinem oberen Ende den Weichkörper mit der Schale. Nur in Höhe des Fußstiels entsendet er einzelne Fasern in den Vorderfuß und in die Kopfregion. In seiner Eigenschaft als einzige feste Verbindung des Gehäuses mit dem Weichkörper ist der Spindelmuskel *Retraktor* des Fußes und des Operculums. Er bewegt in diesem Fall den Fuß gegen die festliegende Schale. Ruht aber die Schnecke mit gestrecktem Fuß auf einer festen Unterlage, und gibt damit das distale Spindelmuskel-Ende unter dem Operculum den Festpunkt ab, gegen den die Zusammenziehung des Spindelmuskels arbeitet, wird er zum *Träger* der Schale und zu ihrem *Beweger*.

Das sitzende oder kriechende Wellhorn kann sein Gehäuse in zwei Ebenen bewegen: Heben und Senken des Apex (bei entsprechendem Senken und Heben des Siphonalrohrs) und -- im rechten Winkel dazu -- drehende Bewegung des Gehäuses um seine Längsachse. Alle Übergänge zwischen beiden Bewegungsebenen sind möglich. Der Spindelmuskel tritt, im gestreckten Fuß in einer Ebene liegend, über den mittleren Teil des schwach gekrümmten Spindelmuskels in das Gehäuse-Innere, folgt der spiraligen Windung des Eingeweidesackes und endet nach einer halben Drehung an der inneren Gehäusewandung, der er fest verbunden ist. Eine über den ganzen Muskel-Querschnitt gleichmäßig wirkende Zusammenziehung des Spindelmuskels bewirkt bei beschriebener Anordnung der bewegenden und der bewegten Teile eine Hebung des Gehäuses bei gleichzeitiger Drehung im Sinn der Gehäusespirale. Achse, um die alle Gehäuse-Bewegungen erfolgen, ist der schräg unter dem Fußstiel gelagerte Spindelwulst. Heben und Senken des Gehäuses ohne gleichzeitige Drehung um die Längsachse oder die Bewegung des Drehens des Gehäuses allein scheinen dadurch zu gelingen, daß nur auf einer Seite liegende Teile des Spindelmuskels die Zusammenziehung ausführen und damit das sonst (durch den schräg liegenden Spindelwulst) bewirkte Abgleiten in die Diagonale ausgleichen.

Die Schlüpf-Bewegungen des Weichkörpers aus dem Gehäuse werden von einer Muskulatur geleistet, die bisher nur für wenige Prosobranchier-Arten eingehend untersucht worden ist, von der *hohlorganartigen* Muskulatur (dem Hautmuskelschlauch) des Fußstiels und des Fußes. WEBER (1924) hat den Bau dieser Muskulatur bei *Nassa mutabilis* klargelegt. ANKEL konnte für *Nassa reticulata* L. denselben Bau nachweisen. Auch bei dem nahe verwandten Wellhorn *Buccinum*

undatum sind die Lage- und Form-Verhältnisse ähnliche, das Prinzip ist das gleiche: Eine Ring-, Radiär- und Längs-Muskulatur, die geschichtet im Weichkörper angeordnet sind, arbeiten in räumlicher und zeitlicher Folge in Wechselwirkung zueinander und gegeneinander.

Eine gerichtete Bewegung gelingt trotz Fehlens eines festen Widerlagers (Skelett) im Hautmuskelschlauch auf Grund bestimmter tonischer Eigenschaften (Flüssigkeitsdruck) der Muskulatur, die dieses fehlende Widerlager ersetzen.

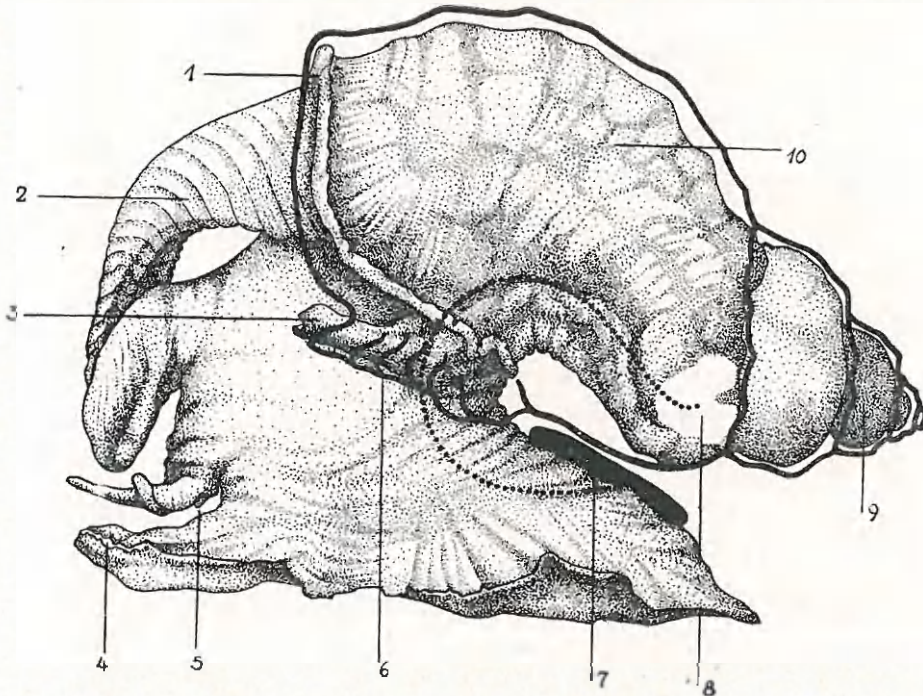


Abb. 1: Seitenansicht des Weichkörpers von *Buccinum undatum* ♂. Gehäusewandung schematisch eingetragen. 1 = Mantelrand; 2 = Penis; 3 = Siphon; 4 = Vorderrand-Drüse; 5 = Rüssel; 6 = Siphonalrohr; 7 = Operculum; 8 = Ansatzstelle des Spindelmuskels im Gehäuse; 9 = Mitteldarmdrüse und Gonade; 10 = Eingeweidesack vom Mantel umhüllt; punktierte Linie = Verlauf des Spindelmuskels.

Es kommt demnach auch im Hautmuskelschlauch zu einer antagonistischen Tätigkeit der Muskeln, bei der allerdings jeder Muskel zu einem beliebigen anderen in diese Beziehung treten kann. Die Aufhellung dieser Verhältnisse verdanken wir für Pulmonaten JORDAN. Für diese Gastropoden wies HERTER nach, daß jede Muskelfibrille Träger der plastischen und elastischen Eigenschaften des Muskels ist. Diese peristaltische Bewegungsweise scheint im Weichkörper durch Schwellgewebe mit zahlreichen Blutlacunen (Seewasser, vgl.

SCHIEFENZ) und kapillaren Räumen unterstützt zu werden, die mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Nach TRAPPMANN beruhen Schlüpf-Bewegungen zu einem Teil auf Schwellung des Fuß-Gewebes bei vollständig erschlaffter Muskulatur. Für *Helix pomatia* L. glaubte dieser Autor nachweisen zu können, daß das bei zusammengezogenem Fuß unterhalb des Diaphragmas gesammelte Blut durch dessen Muskulatur in die kapillaren Räume der Schwellkörper gepreßt

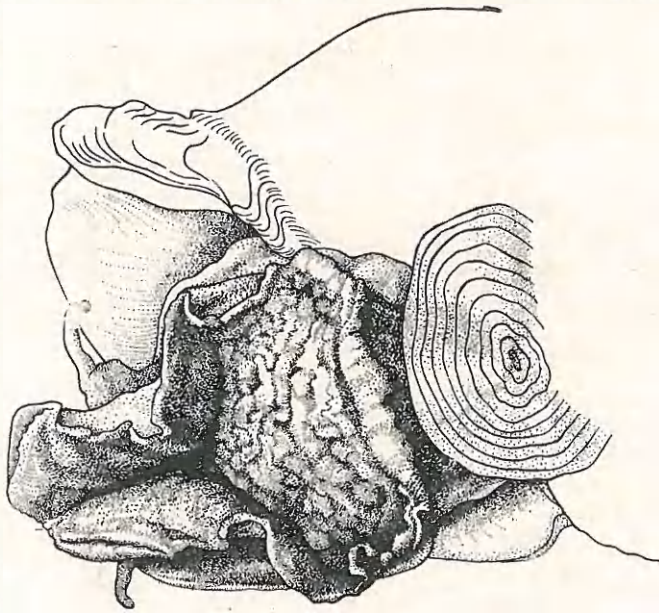
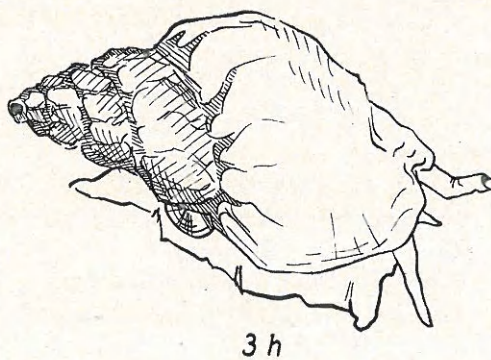
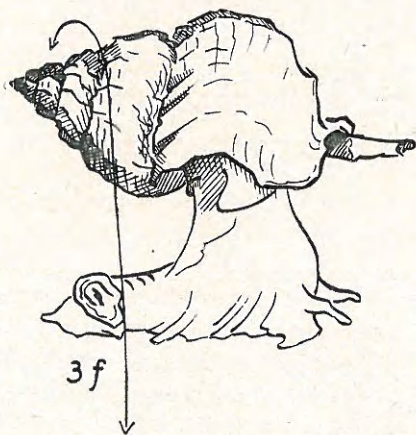
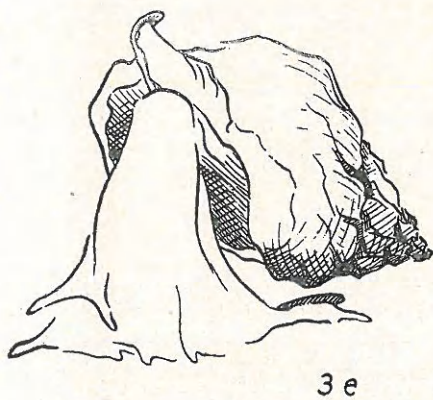
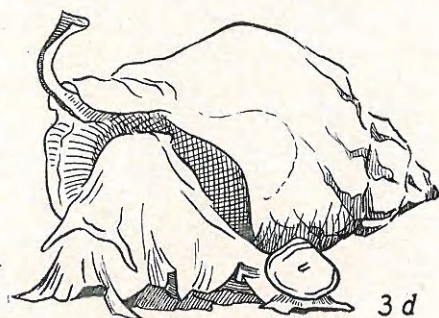
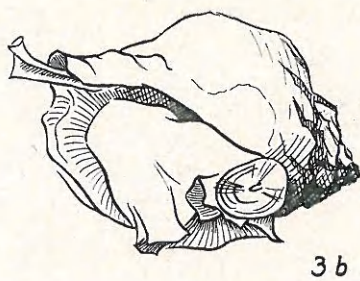
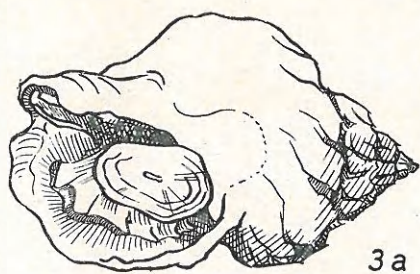


Abb. 2: Unterseite des Weichkörpers von *Buccinum undatum* ♂ zur Darstellung der Fußsohlen-Falten.

wird und (nach SIMROTH 1891, Taf. 52) durch sphinkter-artige Verschuß-Vorrichtungen dort gestaut wird. Ob jedoch nach Kenntnis der Versuche der JORDAN'schen Schule über den Muskeltonus der Leistung der Schwellkörper so große Bedeutung zugemessen werden kann, wie es TRAPPMANN noch tut, steht dahin.

Für einige Prosobranchier ist ein ausgesprochener *Umdreh-Reflex* erkannt worden, eine Folge von Bewegungen, die es dem Tier ermöglichen, bei nach oben gewendeter Gehäusemündung dem Gewicht und den oft hindernden Gehäuse-Fortsätzen zum Trotz sich umzudrehen und auf dem Fuß aufzurichten. WEBER, der für mehrere Prosobranchier aus dem Mittelmeer einen solchen

Abb. 3a-h: Bewegungsskizzen des Schlüpf- und Aufrichte-Vorgangs bei *Buccinum undatum*, gezeichnet nach lebenden Tieren.



Reflex nachwies. unterschied Arten, die sich mit dem Vorderfuß voran den Weg zur Auflage suchten von solchen, die mit dem Hinterfuß diese erste Bewegung zur Aufrichtung ausführten. Hat der Fuß in beiden Fällen mit seiner Sohlenfläche die Unterlage berührt, wird die völlige Aufrichtung von den Wellenbewegungen der Sohle durch ein Unterkriechen der eigenen Schale bewirkt.

Buccinum hat den Umdreh-Reflex in dieser ausgesprochenen Weise nicht; es kennt nur die *Schlüpf*- und *Aufrichte*-Bewegung seitwärts, die mit Gehäuseverlagerungs-Bewegungen verbunden sein kann. Das häufige Umrollen des Gehäuses beim Schlüpfen verwischt besonders die ersten Phasen der Vorgänge. Kriech-Bewegungen der Sohlenfläche werden zu Schlüpf- und Aufrichte-Bewegungen nicht ausgeführt. (Die Bewegungsskizzen der Abbildung 3 a-h zerlegen den Schlüpf- und Aufrichte-Vorgang in 8 Stufen. Sie wurden nach lebenden Tieren gezeichnet.)

Liegt das Gehäuse mit der Mündung nach oben links, in der für das Schlüpfen schwierigsten Lage, so wird der Beginn des Schlüpfens durch ein langsames Vorstrecken des Siphon in der Siphonalrinne angezeigt, was als Prüf- und Sicherungs-Bewegung anzusprechen ist. Der Siphon bewegt sich erst bei Lüften des Operculums und Verschieben des Hinterfußes über das Siphonalrohr hinaus. Sein Ende ist dann trichterförmig geweitet und bisweilen soweit ausgestreckt, daß er die Außenflächen des Siphonalrohres zu betasten vermag.

Der Kopffuß des Wellhorns verläßt — im Gegensatz zu den von WEBER untersuchten Prosobranchiern — das Gehäuse nur seitwärts in Verlängerung der im Querschnitt asymmetrischen Gehäusespirale. Bei Lage der Öffnung nach oben links bewirkt ein Verschieben des Fußes meistens ein Kentern des leicht rollbaren Gehäuses, sodaß der etwas gestreckte Fuß, nun auf der rechten Seite liegend, die Unterlage berührt. Das erste Verschieben des Fußes wird mit eingeknicktem Hinterfuß, das Operculum mit seiner Kante auf der Unterlage entlang schiebend, ausgeführt; der Hinterfuß bleibt also in der Stellung, die er im Gehäuse hatte. Verursacht wird seine geringe Biegefähigkeit und Verformbarkeit durch den starken Spindelmuskel, der ihn fast ganz ausfüllt. Die Schiebe-Bewegung des abgeknickten Hinterfußes, mit seiner das Operculum tragenden Dorsalseite voran, ist für das Wellhorn bezeichnend. Seine Fahrten werden häufig kenntlich an dem vom Operculum geschaukelten und geschobenen Sand- und Schlickwall, der seitlich zur beginnenden Kriechfährte liegt. Ist der Fuß so weit nach vorne gestreckt, daß Fühler und Kopf in der Gehäusermündung erscheinen, so setzen die Aufrichte-Bewegungen ein. Sie beginnen am Vorderfuß, der seine Sohle durch Auflösen der Längsfalte auf die Unterlage bringt. Erst nach völliger Ausbreitung des Vorderfußes auf der Unterlage beginnt der Hinterfuß sich nach hinten zu wenden und das Operculum dorsalwärts zu drehen. Dies geschieht oft erst in einem Augenblick, wo das Tier mit den Aufrichte-Bewegungen schon begonnen hat.

Ist ein Kentern des Gehäuses durch Vorstrecken des Fußes nicht möglich, so senkt sich der Vorderfuß am Schalenrand entlangleitend so weit nach unten, bis

die rechte Fußflanke die Unterlage berührt. In diesem Fall öffnet sich die Längsfalte des Vorderfußes zeitiger, der Hinterfuß aber bleibt in abgeknickter Stellung. Auch werden ruckweise Zusammenziehungen des Spindelmuskels zur Drehung des Gehäuses mit der Mündung nach unten, wie sie im einzelnen später näher beschrieben werden, vor völliger Ausbreitung der Fußsohle auf der Unterlage ausgeführt. Die Zusammenziehungen des Spindelmuskels dienen hier noch nicht zur endgültigen Lagerung des Gehäuses für den Kriechvorgang, sondern sollen nur die Gehäusemündung in eine für die weitere Aufrichtung günstige Lage bringen.

Die für alle Bewegungen nötige Turgescenz zeigt sich besonders auffällig bei den Lageberichtigungs-Bewegungen des Gehäuses, wie sie nach Streckung des Weichkörpers und nach völliger Wendung der Fußsohle einsetzen. Zur Bewegung des noch immer mit der Mündung nach der Seite liegenden Gehäuses bedarf es neben einem guten Stand der Fußsohle einer Aufrichtung des Kopffußes, besonders des Fußstiels. Während sich die Fußsohle vor allem in die Breite ausstreckt und sich mit der dem Gehäuse zugekehrten Flanke etwas unter diese schiebt, setzt eine Streckung und gleichzeitige Schwellung des Fußstiels ein, die den Weichkörper buckelartig in die Höhe treibt; das Gehäuse hängt lose an der Seite des Weichkörpers herab. Die ganze Festigkeit dieses Gebildes erweist sich nun bei Zusammenziehung des Spindelmuskels. Das Gehäuse wird von der Körperseite zum Fußstiel emporgerissen, schlägt aber bei Nachlassen des Zuges des Spindelmuskels auf der Gegenseite herab; bei oft mehrere Male aufeinander folgenden Kontraktionen schwingt das Gehäuse von einer Seite auf die andere, bis die Lage auf dem Rücken gelingt. Nun läßt bei zusammengezogenem Spindelmuskel die Schwellung des Fußstiel-Gewebes nach, das Gehäuse senkt sich dadurch nach vorne und steht steil mit dem Apex nach oben, die Schalenlippe der Mündung liegt auf dem breit gelagerten Fuß auf. Die Schnecke hat die richtige Gehäuse-Lage hergestellt und beginnt, zunächst noch die den Kopf fast verbergende Gehäusestellung beibehaltend, mit der Kriechbewegung.

Das Kriechen von *Buccinum* ist ein gleichmäßiges Gleiten auf der Unterlage, bei dem aber die von hinten nach vorne fortschreitenden Kontraktionswellen auf der Sohle bisher noch nicht nachgewiesen werden konnten (ANKEL). Die wahrscheinlich doch vorhandenen Kontraktionswellen bleiben wohl deshalb unsichtbar, weil die Schnecke beim Kriechen aus den im Vorderfuß (Vorderrand-Drüse) und im seitlichen Fußrand liegenden Drüsen überreichlich Schleim absondert, auf dem sie selbst entlang gleitet. Das Schleimband wirkt als Sinkstück-Unterlage und verhindert ein tiefes Einsinken des Fußes in Sand- und Schlackboden; die Fährte bleibt flach. Die Flanken des Fußes werfen schleimverklebte, schmale Wülste auf. Das in der Fährte liegende Schleimband flutet in bewegtem Wasser aus der Fährte oder dreht sich zum Zopf. Die wesentlich kleinere *Littorina littorea* L. sinkt beim Kriechen tiefer in den Untergrund als die große Wellhorn-Schnecke. Sie kriecht bisweilen, besonders in der Kurve, schräg nach vorne und hinterläßt dann bis 4 cm breite Fährten. Auf sehr nach-

giebigem Schlick vermag sie nicht immer das Gehäuse erhoben und über der Mittellinie des Fußes zu tragen, sondern schleift es seitwärts herabhängend mit dem Apex auf dem Boden.

Die Beobachtungen und Bewegungsskizzen wurden an Wellhorn-Schnecken aus dem Jadebusen gemacht. Obwohl die Schnecke im allgemeinen sublitoral lebt und bis in Tiefen von 1200 m (ANKEL) anzutreffen ist, wird sie bisweilen auch auf trockenem Wattboden gefunden. Nach LINKE bleibt sie während der Auftauchzeit halb im Sand vergraben und zerfurcht auf kleinem Gebiet den Boden. Die Bewegungen der Schnecke sind an der Luft schwerfälliger als im Auftrieb des Wassers. Die Ermüdbarkeit der Tiere ist größer, die Bewegungen sind langsamer und weniger fließend. Doch bleiben sie dieselben.

Schrifttum:

- ANKEL, W. E.: Prosobranchia. — Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 29. Leipzig 1936.
- HERTER, K.: Untersuchungen über den Muskeltonus des Schneckenfußes. — Z. vergl. Physiologie, 13, S. 709—739, 1931.
[Hier weitere Arbeiten von JORDAN.]
- JORDAN, H.: Über die Physiologie der Muskulatur und des zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen, insbes. bei Schnecken. — Erg. Physiologie, 16, S. 87—227, 1918.
- JORDAN, H. & HIRSCH, G. CH.: Übungen aus der vergleichenden Physiologie. Berlin (Springer) 1927.
- LINKE, O.: Die Biota des Jadebusenwattes. — Helgoländer wiss. Meeresuntersuch., 1, H. 3, S. 201—348, 1939.
- SCHIEMENZ, P.: Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. — Mitt. zool. Station Neapel, 5, S. 509—543, 1884.
- SIMROTH, H.: Über einige *Vaginula*-Arten. — Zool. Jb. (System.), 5, S. 861—906, 1891.
- — —: Gastropoda prosobranchia. — BRONN's Kl. u. Ordn. des Tierreichs, 3, Leipzig 1896—1907.
- TRAPPMANN, W.: Die Muskulatur von *Helix pomatia*. — Z. wiss. Zool., 115, S. 489—585, 1916.
- WEBER, H.: Über arhythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchiern. Ein Beitrag zur Bewegungsphysiologie der Gastropoden. — Z. vergl. Physiologie, 2, S. 109—121, 1924.
- — —: Ein Umdreh- und Fluchtreflex bei *Nassa mutabilis*. — Zool. Anz. 60, S. 261—269, 1924.
- — —: Über den Umdrehreflex einiger Prosobranchier des Golfes von Neapel. Ein Beitrag zur Bewegungsphysiologie und Reflexbiologie der Gastropoden. — Z. vergl. Physiologie, 3, S. 389—474, 1926. [Vgl. das hier aufgeführte Schrifttum zur Bewegungsphysiologie von Prosobranchiern.]