

[80] Mall. Biol. 105

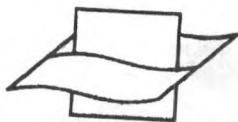
Überreicht von Verfasser  
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE  
FLANDERS MARINE INSTITUTE  
Oostende, Belgium

Sonderabdruck aus: „Verhandl. der Deutschen Zoolog. Gesellschaft“, 1937

Seite 77—86

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig

7727



Vlaams Instituut voor de Zee  
Flanders Marine Institute

7. Herr Prof. W. E. ANKEL (Gießen):

### Der feinere Bau des Kokons der Purpurschnecke *Nucella lapillus* (L.) und seine Bedeutung für das Laichleben.

(Mit 12 Abbildungen.)

Frühere Arbeiten über die Eikapseln der Prosobranchier (ANKEL 1929, 1935) mußten Fragen offen lassen, die den feineren Bau und die Herstellung dieser Gebilde betrafen. Eine daraufhin vorgenommene Untersuchung des Kokons der Purpurschnecke *Nucella lapillus* (L.)<sup>1</sup> konnte einen unerwartet verwickelten Aufbau an den Tag legen.

Die etwa 10 mm langen, spindelförmigen Kokons der Purpurschnecke (Abb. 1, 12) weisen an ihrem unteren Ende eine kreisrunde Fußplatte auf, die mit Hilfe einer besonderen Kittsubstanz dem Untergrund, in Helgoland meist dem Inselgestein, aufgeklebt wird, ganz ähnlich, wie ich das früher (ANKEL 1929) für das Gelege von *Nassa mutabilis* beschrieben habe. Durch Vermittlung eines 1–2 mm langen, bandartig abgeflachten und oft ein wenig gebogenen Stiels trägt die Fußscheibe den Eibehälter, der an seinem oberen Ende sich zum Hals verengt. Der Hals ist beim frischen Gelege durch einen Pfropf aus einer glasig durchsichtigen Substanz fest verschlossen. Eibehälter und Pfropf lassen deutlich eine Naht erkennen, die zwei annähernd gleiche Hälften der Kapsel miteinander verbindet (Abb. 5, 12).

Mit Hilfe des Gefriermikrotoms lassen sich Längs- (Abb. 2) und Querschnitte (Abb. 6) durch die Eikapsel herstellen. Ihre Betrachtung lehrt, daß die Wand des Eibehälters aus einer Reihe verschiedener Schichten zusammengesetzt ist. Zuinnerst findet

<sup>1</sup> Material lieferte die Biologische Anstalt Helgoland.

man eine feine Membran, die der eigentlichen Wandung nur lose anliegt und als Innenhäutchen bezeichnet werden soll (Abb. 2). Das Innenhäutchen schließt die zahlreichen Eizellen und eine eiweißhaltige Füllflüssigkeit ein (Abb. 1). Die Kapselwandung selbst besteht aus 3 Schichten, die als Innenschicht, Mittelschicht und Außenschicht unterschieden werden können. Bei Betrachtung im gewöhnlichen Licht (Abb. 2a) erscheint die Innenschicht homogen und von glasiger Dichte, die Mittel- und Außenschicht hingegen zeigen einen Aufbau aus feinsten, in bestimmter Weise geordneten Fasern.

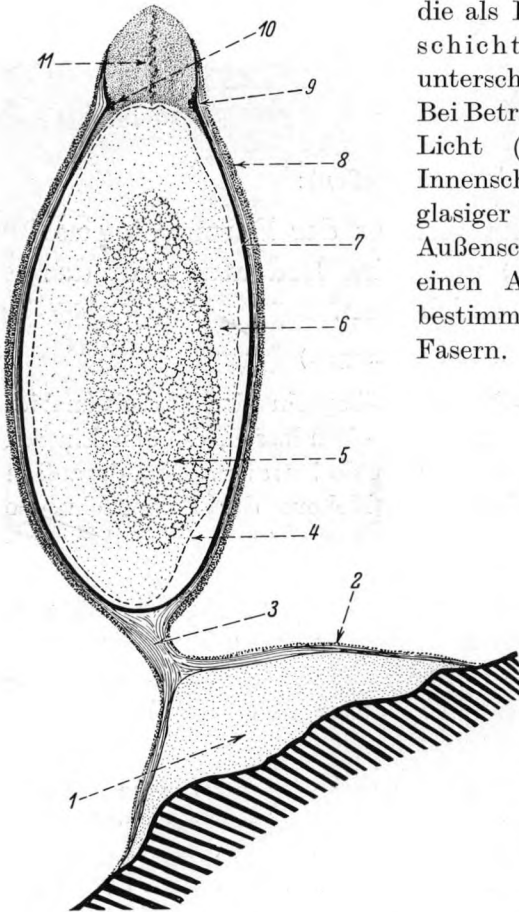
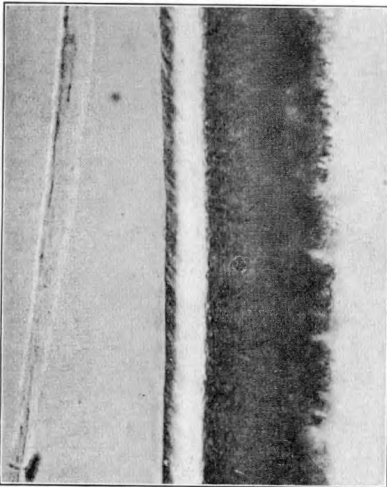


Abb. 1. Längsschnitt durch einen frisch abgelegten Kokon von *Nucella lapillus*, schematisch, Wandung relativ etwas zu dick gezeichnet. Vergrößerung etwa 15fach. — 1 Kittmasse, die den Kokon auf der Unterlage (z. B. Inselgestein von Helgoland) befestigt. 2 Fußplatte im Schnitt. 3 Stiel. 4 Innenhäutchen, Abhebung von der Wandung etwas stärker angenommen als gewöhnlich der Fall. 5 Eimasse. 6 eiweißhaltige Füllflüssigkeit. 7 homogene Innenschicht. 8 Außenschicht mit zirkulär verlaufenden Fasern. 9 Mittelschicht mit sagittal verlaufenden Fasern. 10 von der Innenschicht gebildete Ringleisten (vgl. Abb. 6). 11 Pfropf mit Mittelnahrt.

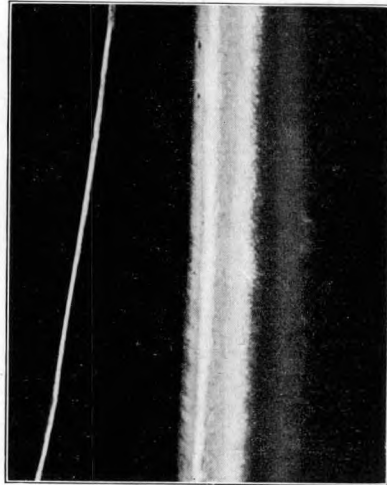
Über den Verlauf der Fasern gibt die Betrachtung von Schnitten und von Zupfpräparaten in polarisiertem Licht Aufschluß (Abb. 2b). Die Fibrillen des *Nucella*-Kokons erweisen sich als doppelbrechend, und zwar, wie viele andere tierische Fibrillen, als positiv doppelbrechend in bezug auf ihre Länge. Zwischen gekreuzten Nikols leuchtet eine Faser also in Diagonalstellung auf, in Orthogonalstellung und im Querschnitt, d. h. in Richtung ihrer optischen Achse betrachtet, bleibt sie dunkel.

Mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes kann so gezeigt werden, daß in der Mittelschicht die Fasern sagittal verlaufen, in gleichen Ebenen mit der Längsachse des Geleges, in der Außenschicht aber senkrecht dazu, also zirkulär. Außenschicht und Mittelschicht können demnach auch als Ring- und Längsfaserschicht der Kapselwandung unterschieden werden (Abb. 2b, 3 und 4).



1 2 3 4

Abb. 2 a.



1 2 3 4

Abb. 2 b.

Abb. 2 a. Teil eines Längsschnittes durch die Wandung eines *Nucella*-Kokons, in Seewasser in gewöhnlichem Licht betrachtet. Vergrößerung etwa 280fach. — 1 Innenhäutchen. 2 homogene Innenschicht. 3 und 4 faserige Mittel- und Außenschicht.

Abb. 2 b. Dieselbe Stelle wie in 2 a, in polarisiertem Licht betrachtet, in Diagonalstellung. Vergrößerung 210fach. 1 Innenhäutchen. 2 Innenschicht. 3 Längsfaserschicht, aufleuchtend. 4 Ringfaserschicht, dunkel, weil in Richtung der optischen Achse der Fibrillen betrachtet.

Dem Verlauf der Fasern entspricht der Verlauf der zwischen den Fasern verbleibenden Hohlräume. Ein Querschnitt z. B. (Abb. 6) zeigt langgestreckte, am Kokon zirkulär verlaufende Hohlräume in der Außenschicht und die meist kreisrunden Querschnitte der in der Mittelschicht sagittal streichenden Lücken. Der Verlauf der Hohlräume in der Außenschicht läßt sich auf eine eindrucksvolle Weise auch makroskopisch demonstrieren: Nimmt man eine Kapsel aus dem Wasser und läßt sie trocken werden, so füllen sich die Hohlräume der Außenlage mit Luft, und zwar von der Naht her, in deren Verlauf zahlreiche Lücken sich nach außen öffnen. Ist auf diesem Wege Luft eingedrungen, dann erscheinen die Hohlräume durch totale Reflexion in auffallendem Licht silbrig-leuchtend, in durchfallendem schwarz; sie verlaufen wie

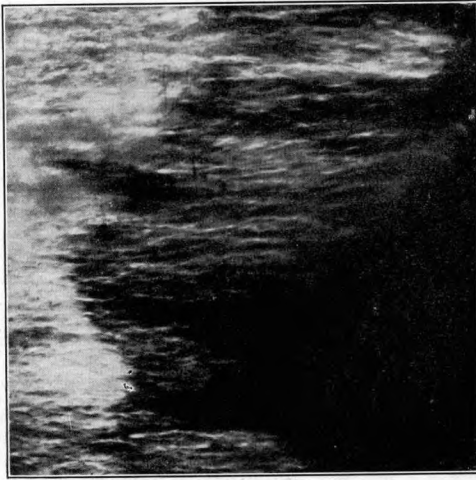


Abb. 3.

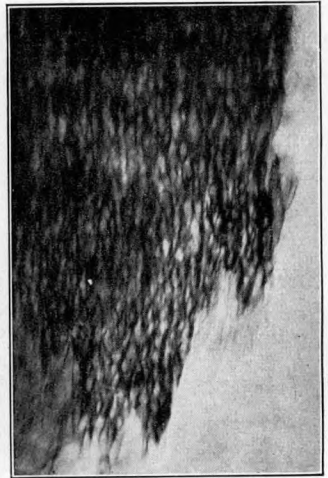


Abb. 4.

Abb. 3. Ringfaserschicht, im Zupfpräparat isoliert, polarisiertes Licht, in Diagonalstellung und daher aufleuchtend. Vergrößerung etwa 430fach.

Abb. 4. Längsfaserschicht, im Zupfpräparat isoliert, polarisiertes Licht, Diagonalstellung, Kompensation auf schwarz. Vergrößerung etwa 430fach.

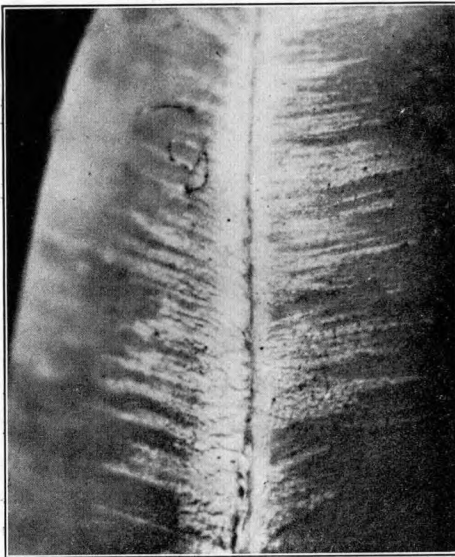


Abb 5.

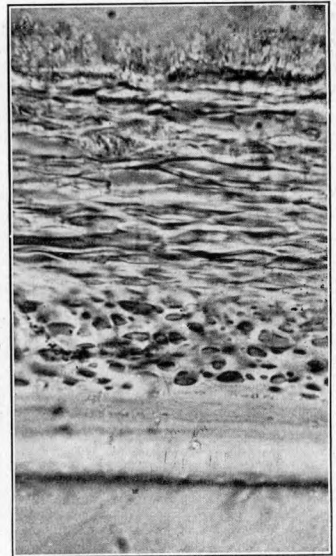


Abb. 6.

Abb. 5. Teil eines Kokons von *Nucella*, in dessen Außenschicht nach dem Trocknen Luft eingedrungen ist, auffallendes Licht. Vergrößerung 25fach. Man sieht die Naht und die von der Naht nach beiden Seiten streichenden, silbrig glänzenden Hohlräume.

Abb. 6. Querschnitt durch die Kokenwandung, in Wasser betrachtet. Gewöhnliches Licht, Vergrößerung etwa 760 fach. (Oben außen Ringfaserschicht [langgestreckte Lücken!] darunter Längsfaserschicht [runde Lücken!], darunter homogene Innenschicht.)

die sie begrenzenden Fibrillenzüge zirkulär mit einer kleinen Abweichung in unmittelbarer Nachbarschaft der Naht (Abb. 5).

Die Untersuchung im polarisiertem Licht erweist eine fibrilläre Zusammensetzung auch bei der anscheinend homogenen Innenschicht (Abb. 7). Es handelt sich um mehrere, einander unter bestimmten Winkeln kreuzende Faserlagern, deren innerste wieder zirkulär verläuft.



Abb. 7.

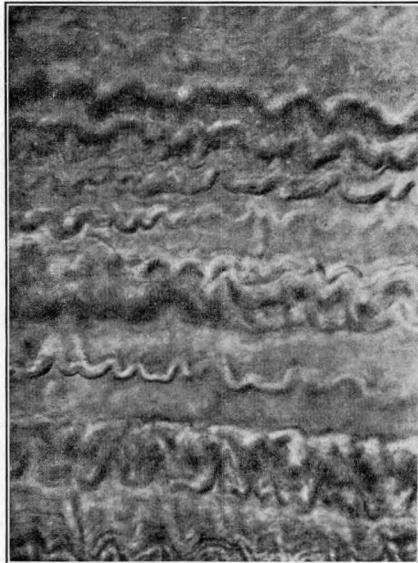


Abb. 8.

Abb. 7. Links Längsfaserschicht (vgl. Abb. 4!), rechts davon Innenschicht, deren faserige Struktur hier erkennbar wird. Zupfpräparat, polarisiertes Licht. Längsfaserschicht auf schwarz kompensiert. Vergrößerung etwa 430fach.

Abb. 8. Halswandung, von innen betrachtet, um die wellig verlaufenden Ringleisten von der Fläche zu zeigen. Gewöhnliches Licht. Vergrößerung etwa 560fach.

Schließlich zeigt auch das Innenhäutchen eine Zusammensetzung aus 2 einander überkreuzenden Faserlagern: Eine verläuft senkrecht, eine zweite parallel zur Naht, die hier, ebenso wie in allen anderen Schichten der Wandung, nachweisbar ist (Abb. 9, 10).

Stiel und Fußplatte werden in erster Linie von der Längsfaserschicht gebildet; die Ringfaserschicht ist hier nur als ein dünner Überzug vorhanden, zu dem sie vermutlich bei der Formbildung des Geleges in der Fußsohlendrüse ausgewalzt wird (vgl. Abb. 1). Die Klebmasse unterhalb der Fußplatte ist nicht doppelbrechend; im Dunkelfeld beugt sie, offenbar infolge ihres hohen



Quellungsgrades, sehr viel weniger Licht ab als die Substanz der Kapsel (Abb. 11).

Der Pfropf ist in den Hals des Geleges eingesetzt und wird hier durch einen aus der Innenschicht entspringenden Ringwulst

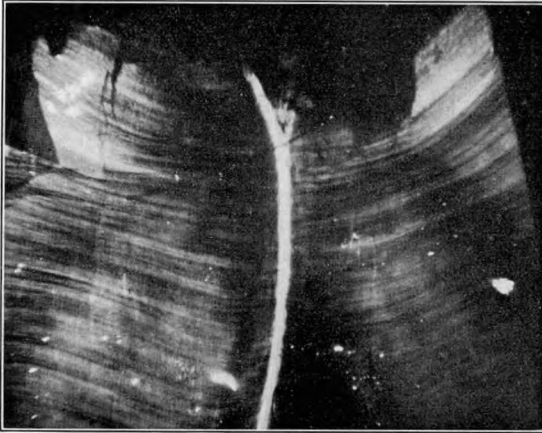


Abb. 9.



Abb. 10.

Abb. 9. Innenhäutchen, einem Kokon entnommen, aus dem die Jungtiere entwichen sind. Polarisiertes Licht, Vergrößerung 25fach. Man sieht die Naht und den Verlauf der Ringfaserschicht, ferner die Fraßspuren am oberen Ende.

Abb. 10. Innenhäutchen, Längsfaserschicht, im Ultropak betrachtet. Vergrößerung etwa 400fach.

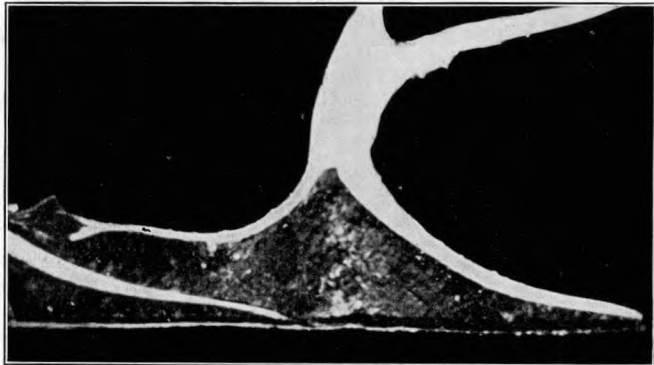


Abb. 11. Schnitt durch die Fußplatten von zwei nebeneinander stehenden Gelegen, im Dunkelfeld betrachtet; von dem linken ist nur der rechte Rand zu sehen. Die Fußplatten sind nicht nur mit der Unterlage, sondern auch untereinander durch die Kittmasse verbunden. Vergrößerung 20fach.

unverrückbar festgehalten (Abb. 1), kann also auf mechanischem Wege gar nicht unverletzt entfernt werden. Breitet man die Wandung des Halses, nachdem man ihn aufgeschnitten hat, in der Fläche aus und betrachtet sie von innen, so zeigen der Ringwulst

und eine Reihe von schwächeren, mit ihm parallel verlaufenden Ringleisten eine eigentümlich wellige Struktur (Abb. 8).

Der Bau des Pfropfes entspricht dem Bau der Verschlüsse bei vielen anderen Prosobranchiergelegen. Ich habe ihn gelegentlich der Beschreibung des Kokons von *Lamellaria* schon früher geschildert (ANKEL 1935). —

Der feinere Bau der Eikapsel von *Nucella* zeigt unverkennbare Beziehungen zu den Aufgaben, die sie im Rahmen der Fortpflanzung des Tieres zu erfüllen hat. Die Larvenentwicklung spielt sich bekanntlich mit Hilfe von Nähreiern ab (vgl. PORTMANN 1925) und dauert im Zusammenhang damit ungewöhnlich lange: 6–8 Wochen nach der Absetzung des Kokons erst verlassen die fertigen jungen Schneckchen den Behälter (Abb. 12), der jetzt erst seine Rolle ausgespielt hat. Bis dahin aber ist er das Schutzgehäuse gegen alle Unbilden der Gezeitenregion; es leuchtet ein, daß er es sein kann: Eine Kapsel, deren Wandung nach dem Sperrholzprinzip aus Fibrillenlagen verschiedenster Verlauffrichtung und zudem aus einem hoch elastischen Material zusammengesetzt ist<sup>2</sup>, erscheint allen vorkommenden mechanischen Beanspruchungen gewachsen. Es scheint auch keinen tierischen Angreifer zu geben, der sich durch die Wandung oder durch den Propf Eingang zu verschaffen vermöchte. Gegenüber starken Biege- und Knickbeanspruchungen des Stieles ist durch eine überwiegend längsfaserige Struktur dieses Abschnitts Vorsorge getroffen (Abb. 1).

Wie gezeigt wurde, füllen sich die Hohlräume der Außenlage mit Luft, sobald der Kokon trocken zu werden beginnt (Abb. 5). Das gleiche ereignet sich jedesmal, wenn bei Niedrigwasser die Laichstätten von *Nucella* der Sonne und der Luft ausgesetzt werden. Der Gedanke liegt nahe, hier könne eine Schutzeinrichtung (totale Reflexion!) gegen schädigende Licht- und Wärmewirkungen vorliegen. Was schließlich die Wandung des Eibehälters als eine Membran leistet, die zwischen dem Innenraum der Kapsel und dem Meerwasser eingeschaltet ist, ist noch unbekannt und eine hier ansetzende Untersuchung würde sicher bemerkenswerte Aufschlüsse geben, bedenkt man die Dauer des Laichlebens und den Umfang der dabei sich abspielenden Lebensprozesse.

<sup>2</sup> Im Dehnungsapparat von E. LEITZ (vgl. W. J. SCHMIDT 1934) kann die Wandung des Kokons der Quere und der Länge nach auf etwa das Dreifache ihrer normalen Ausdehnung gestreckt werden, ehe sie zu zerreißen beginnt. Macht man nach einem solchen Versuch die Dehnung wieder rückgängig, so wird die ursprüngliche Form wieder unverändert hergestellt.

Eine besondere Erwähnung verdienen schließlich die Zusammenhänge zwischen dem Bau der Kapsel und dem Auschlüpfen der Jungtiere. Mechanisch kann, wie schon gesagt wurde, der Propf als Ganzes nicht entfernt werden<sup>3</sup>. Preßt man z. B. die gefüllte Kapsel vom hinteren Ende her, so baucht sich die elastische Wandung weit vor und reißt eher ein, als daß der Pfropf entweiche. Kurz vor dem Schlüpfen aber wird der Verschuß erweicht, und zwar durch ein von den Larven eines bestimmten Alters geliefertes spezifisches Stoff. Der Erweichungsvorgang beginnt von der Unterseite des Pfropfes her, schreitet hauptsächlich an der Grenze Pfropf-Halswandung vor und lockert den Verschuß schließlich so, daß er von den nachdrängenden Jungtieren leicht herausgestoßen werden kann (Abb. 12). Der herausgestoßene Pfropf zerfällt dann in kurzer Zeit völlig und ist am geöffneten Gelege meist nicht mehr nachweisbar.

Daß allein schlüpfreife Jungtiere fähig sind, den Pfropf zu erweichen, kann im Versuch erwiesen werden: Gegen Lösungsmittel der verschiedensten Art ist der Pfropf von einer erstaunlichen Widerstandsfähigkeit. Er löst sich weder bei tagelangem Liegen in konzentrierter Kalilauge, noch in konzentrierten Mineralsäuren, noch bei Behandlung mit Wirbeltierzymen (Pepsin, Pankreatin), noch verändert er sich bei wochenlangem Liegen in Seewasser. Stülpt man aber das abgeschnittene Oberteil eines frisch abgelegten Kokons über einige schlüpfreife Jungtiere, so entweichen sie aus diesem Gefängnis durch Auflösung des Pfropfes in kurzer Zeit. Stets wird dabei zunächst das Innenhäutchen dort zerstört, wo es unmittelbar unter dem Pfropf entlangzieht, und zwar, wie es nach dem Aussehen der Lochränder scheinen will (Abb. 9), mechanisch mit Hilfe der Radula.

Daß die Lösung des Pfropfes durch ein spezifisches vom Jungtier geliefertes Enzym erfolgt, kann durch einen einfachen Nachweis wahrscheinlich gemacht werden: Die Verschlüsse frischer Kapseln werden auch in einem Brei aus Seewasser und zerdrückten schlüpfreifen Jungtieren binnen kurzer Zeit erweicht. Zerdrückte Speicheldrüsen erwachsener Tiere sind ohne Wirkung.

<sup>3</sup> Abgesehen von den oben erwähnten Ringleisten spielt auch eine Rolle, daß die Halswandung mit einer gewissen elastischen Spannung den Pfropf festhält. Vielleicht liegt darin auch der Sinn des wellenförmigen Verlaufs der Ringleisten (Abb. 8). Diese Struktur bedingt nämlich noch eine besondere Elastizität der Halswandung: Man kann im Dehnungsapparat (s. oben, Fußnote 2) die Wellenlinien strecken; sie stellen sich nach Entlastung sofort wieder her.



Die Substanz des Pfropfes ist von vornherein sehr viel lichtdurchlässiger als die der Wandung. Im Laufe des Larvenlebens pflegen sich Algen in der verhältnismäßig lockeren Außenschicht der Kapselwandung anzusiedeln, die dadurch eine dunkle Färbung bekommt. Unter allen Umständen ist dann beim schlüpfreifen

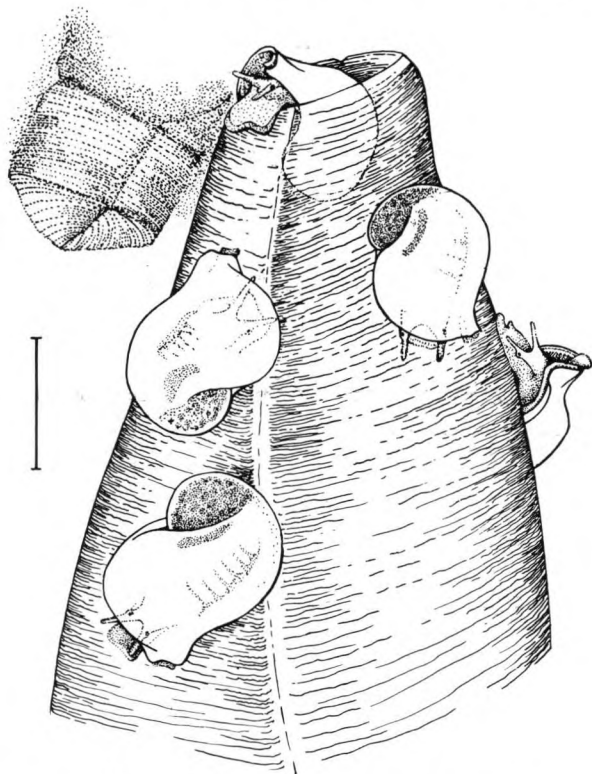


Abb. 12. Oberteil eines Kokons, dem soeben die Jungtiere entschlüpfen. Maßstab 1 mm. Man sieht bei den Jungtieren durch die Schale hindurch die Mitteldarmdrüse, die Hypobranchialdrüse und die Kiemen, außen die Siphonalrinne, die Fühler mit den Augen und den vorn mit der sog. »Lippen«drüse versehenen Fuß. Der Pfropf ist im Zerfall begriffen.

Kokon, von seinem inneren Raum aus gesehen, die Stelle des Verschlusses die bei weitem hellste, zumal der Pfropf durch seine Form auch noch als Sammellinse wirkt. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Jungtiere durch einen in einem bestimmten Alter auftretenden positiven Phototropismus an den Pfropf und später aus der Öffnung heraus geführt werden.

Im ganzen genommen erweist sich der Kokon von *Nucella lapillus* als ein Gebilde mit verwickelten Strukturen, die prospektiv und sinnvoll auf die Sicherung und den artspezifischen Ab-

lauf des Laichlebens abgestellt sind. Diese »funktionellen« Strukturen entstehen im drüsigen Eileiterabschnitt des Muttertieres. Wie sie dort entstehen, ist das Ziel weiterer Untersuchungen. Soviel kann jetzt schon gesagt werden, daß nicht etwa von der Drüsenwandung gelieferte Fibrillen zu den Lagen der Kapselwandung »versponnen« werden — dagegen spricht schon die alle Schichten an gleicher Stelle durchziehende Naht — sondern daß faserige Differenzierungen und einander kreuzende Fibrillenlagen nachträglich in der von den Drüsen gelieferten Grundmasse sich herausbilden. Das Problem der Strukturentstehung in der Wandung der Eikapsel von *Nucella* hat also unmittelbare Beziehung zu der Frage, wie in der Cuticula von Würmern und Arthropoden gekreuzte Fibrillenlagen entstehen, die mit denen des *Nucella*-Kokons eine oft überraschende Ähnlichkeit haben.

#### Literatur.

- ANKEL, W. E., Über die Bildung der Eikapsel bei *Nassa*-Arten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **33** (1929). — Das Gelege von *Lamellaria perspicua* L. Z. Morphol. Ökol. **30** (1935). — PORTMANN, A., Der Einfluß der Nähreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. Z. Morphol. Ökol. **20** (1935). — SCHMIDT, W. J., Ein Dehnungsapparat zum Gebrauch auf dem Mikroskop, hergestellt von E. LEITZ in Wetzlar. Z. wiss. Mikroskopie **51** (1934).