

EMBRYONALE UND LARVALE SCHALE EINIGER PROSOBRANCHIER
(GASTROPODA, MOLLUSCA) DER OOSTERSCHELDE (NORDSEE)

KLAUS BANDEL

(Institut für Paläontologie der Universität Bonn,
5300 Bonn, Nussallee 8, Deutschland)

Reprinted from HYDROBIOLOGICAL BULLETIN (Amsterdam)
Vol. 9, 1, pp. 3-22 (1975)
"De Nieuwe Schouw" Press - Zeist, The Netherlands

EMBRYONALE UND LARVALE SCHALE EINIGER PROSOBRANCHIER (GASTROPODA, MOLLUSCA) DER OOSTERSCHELDE (NORDSEE)

KLAUS BANDEL

(Institut für Paläontologie der Universität Bonn,
5300 Bonn, Nussallee 8, Deutschland)

EINFÜHRUNG

Für systematische Untersuchungen an Prosobranchiern wird bisher bezüglich der Gehäuse fast ausschliesslich die Morphologie der adulten Schale zu Bewertung und Vergleich herangezogen. Nun haben aber gerade neuere Untersuchungen mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops gezeigt, dass sowohl embryonale, wie auch larvale Schale unabhängig von der adulten Schale Merkmale aufweisen, die ebenfalls zur systematischen Beurteilung herangezogen werden können (BANDEL, 1975a; FRETTER & PILKINGTON, 1971; ROBERTSON, 1971; THIRIOT-QUIEVREUX, 1972). Die embryonale Schale entwickelt sich *grosso modo* im für alle Prosobranchier gleichartigen Milieu des Inneren der Eikapsel. Die Larvalschale entsteht während des Aufenthaltes der Veliger im Plankton. Die Adultschale dagegen spiegelt die jeweiligen Erfordernisse des engen Lebensbereiches wider, den das spezialisierte, adulte Tier einnimmt. Daher sollten sich zur Bewertung systematischer Zusammenhänge besonders Embryonal- und Larvalgehäuse eignen.

Es sollen in dieser Studie die embryonalen und, falls ausgebildet, die larvalen Gehäuse der meisten im Bereich der Oosterschelde vorkommenden Prosobranchier beschrieben und abgebildet werden. Es handelt sich um Vertreter der Arten *Littorina littorea* (Linné), *Littorina obtusata* (Linné), *Littorina saxatilis rudis* (Maton), *Hydrobia ulvae* (Pennant), *Crepidula fornicata* (Linné), *Nucella lapillus* (Linné) und *Buccinum undatum* (Linné).

MATERIAL UND METHODE

Gelege und juvenile Tiere der hier beschriebenen Arten wurden mit Ausnahme von *Nucella lapillus* im breiten Gezeitenbereich bei Yerseke (Zeeland, die Niederlande) gesammelt. Gelege und Tiere von *N. lapillus* wurden am Ausgang der Oosterschelde zur Nordsee sowie entlang der Sandküste Zeelands bei Domburg, sowie westlich und östlich davon gesammelt. Die planktonischen Veligerlarven von *Littorina littorea*, *Hydrobia ulvae* und *Crepidula fornicata* entstammen Planktonproben, die vom Forschungsschiff des Delta-Institutes für hydrobiologische Untersuchungen in Yerseke während des Frühjahrs und Sommers 1973 an verschiedenen Stellen der Oosterschelde und des Veerse Meeres entnommen wurden. Schlupfbereite Gelege, schlüpfende Junge, planktonische Veliger und juvenile Schnecken wurden in 70%igem Äthylalkohol konserviert. Nach meist nur kurzer Aufbewahrung (maximal 6 Monate, meist wenige Tage) wurden die Schnecken aus dem Alkohol in destilliertes Wasser verbracht, dort wenige Minuten gespült und dann auf Aluminium-Probehalter für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung überführt. Nach Bedampfung mit Kohle und Gold waren die Proben so zur Untersuchung mit dem Mikroskop (Cambridge In-

strument Ltd.) bereit. Von jeder Entwicklungsphase der hier untersuchten Schnecken wurden mindestens 6 Individuen auf die geschilderte Weise präpariert und mit dem Rasterelektronenmikroskop fotografiert. Als Protoconch wird der napfförmige Anfangsteil bezeichnet. Die Embryonalschale umfasst das Gehäuse, mit welchem das Jungtier die Eikapsel verlässt. Die larvale Schale wird während des Aufenthaltes im Plankton vom Veliger vor Abschluss der Metamorphose gebildet.

ERGEBNISSE

Littorina littorea (Linné)

Littorina littorea wird im gesamten Gezeitenbereich bei Yerseke in sehr grosser Besiedlungsdichte angetroffen.

Littorina littorea kann nach Angaben SCHÄFER's (1962) 7 Jahre alt werden. Adulte Weibchen der Art scheiden, abgesehen von den Monaten, in denen Frostwetter herrscht, zu allen Jahreszeiten etwa 1 mm Durchmesser aufweisende, pelagische Eikapseln ab. In jeder dieser 1-5 Eier von 130 μ enthaltenden, flach diskusförmigen Eikapseln entwickeln sich in 5-6 Tagen schlüpfbereite Veligerlarven heran. Gelegemorphologie und Entwicklung der Jungen wurden von einer grossen Anzahl von Autoren beschrieben. Es soll auf die sehr genauen Ausführungen hierzu von THORSON (1946), FRETTER und GRAHAM (1962), FRETTER und PILKINGTON (1971) und BANDEL (1974a), hingewiesen werden.

Das Gehäuse eines gerade geschlüpften und in das Plankton übergegangenem Veligers zeigt Fig. 1. Es besitzt eine Windung völlig transparenter organischer Schale. Das geblähte, planspirale, konvolute Gehäuse misst 0.1-0.15 mm in seinem grössten Durchmesser. Dies entspricht dem von LEBOUR (1937), von Plymouth ermittelten Wert von 0.11 mm. Der napfförmige Protoconch zeigt oft eine schwach wulstige, konzentrische Skulptur sowie radiale Runzeln und ist manchmal durch eine schwach eingewölbte, breite Einschnürung vom Rest des embryonalen Gehäuses abgesetzt. Er misst 0.07-0.09 mm in der Breite. Das restliche Embryonalgehäuse weist eine feine Gruben-Wulst-Skulptur auf, wobei die Wülste ein unregelmässiges, polygonales Netzwerk bilden (Fig. 2), welches eine Maschenweite von 0.5 μ aufweist.

Der Mundungsrand des schlupfenden Veligers ist glatt und ungegliedert. Der Öffnungsquerschnitt erscheint fast rund und ist nur etwas breiter als hoch (9: 8).

Die nun folgenden Larvalschale, die der freischwimmende Veliger ausscheidet, setzt sich von der Embryonalschale deutlich durch eine Zone mit starker Anwachsstreifung ab (Fig. 3). Anwachsstreifung trat im embryonalen Gehäuseteil nur untergeordnet und in sehr feiner Ausbildung auf, nun zeigt sie eine deutliche und die Skulptur mitbestimmende Ausformung. Die auf die erste Schalenwindung folgende larvale Gehäusewindung ist deutlich aus der Planspirale herausgedreht und wird helicoid. Hierbei entsteht ein tiefer und breiter Nabel (Fig. 4). An der Apertur erfolgt ein ungleichmässig schnelles Wachstum der Aussenlippe, so dass sich neben einem weit vorgeschwungenen larvalen Schalenvorsprung in der Verlängerung der Peripherie zwei, diese randlich begleitende Buchten herausbilden. Von diesem ist die dem Nabel zugewandte die tiefere. Die larvale Schale zeigt somit keine einfache, gekrümmte Anwachsstreifung, sondern eine in einen Lobus vorschwingende. Die Wulst-Gruben-Skulptur der Embryonalschale wandelt sich in eine Tuberkelskulptur um. Die einzelnen Tuberkel weisen etwa 1 μ Durchmesser auf und richten sich zu

Bändern aus, von denen etwa 7-8 in spiraliger Anordnung auf der Windungsoberfläche zu erkennen sind (Fig. 4).

Das Ende der larvalen Zeit und somit der Übergang vom freischwimmenden Veliger zur benthonisch lebenden, kriechenden Schnecke kündigt sich wiederum durch eine kräftige, grobe Anwachsstreifung an. Fig. 5 zeigt sehr schön, wie die geschwungene Anwachsstreifung der larvalen Schalen nun wieder in eine gestreckte ungegliederte übergeht. Das auf Fig. 4 dargestellte Gehäuse zeigt den späten Veliger mit nun schon fast glattem Mündungsrand und beinahe vollendeter zweiter Windung. Die Gehäuse Metamorphose-bereiter Larven messen maximal 0.25-0.32 mm. Oft zeigt sich der Übergang vom planktonischen zum benthonischen Leben auch durch eine Bruchkante an, wie sie beim in Fig. 5 abgebildeten Individuum ausgebildet ist. Die embryonale und larvale Schale bleibt noch unverkalkt und besteht aus organischem Material. Während des Übergangs vom Veligerstadium zum kriechenden adultähnlicher Tier tritt die erste zusammenhängende Kalkschale auf, die anfangs noch ausserordentlich dünn und brüchig ist. In dieser Phase des Übergangs von biegsamer Larvalschale zu harter, unelastischer Adultschale sind Verletzungen des Mündungsrandes besonders leicht möglich, zumal die Jungtiere nun auch noch einen Milieuwechsel vollziehen müssen. Dieser Vorgang der Herausbildung einer ersten Kalkschale wurde auch von FRETTER and PILKINGTON (1971) beobachtet. Sie meinten allerdings, dass die auf der Larvalschale ausgebildeten Tuberkel polygonale Kalziumkarbonat-Konkretionen seien. Diese sollen nachträglich in die dehnbare, fibröse, organische Schale eingesprosst sein. Diese Befunde liessen sich nicht bestätigen. Die Tuberkel der Larvalschale ebenso wie die Gruben- und Wulstmuster auf der Embryonalschale stellen weiter nichts dar, als die Aussenskulptur der in ihrer Gesamtheit organischen Schale. Die Tuberkel besitzen die gleiche, organische Zusammensetzung aus mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskopes nicht differenzierbarer ungegliederter organischen Substanz wie der Rest der larvalen Schale. Die bei 5.200facher Vergrößerung von FRETTER and PILKINGTON (1971) erkannten Fiber der organischen Schalenschichten liessen sich auch bei höherer Vergrößerung (bis 10.000fach) nicht wiederfinden.

Die während des Übergangs vom larvalen zum adulten Leben auftretende Verkalkung des Gehäuses dringt dann auch nicht in die embryonale und larvale Schale ein, sondern legt sich vielmehr darunter. Untersuchungen über diese erste Bildung mineralischer Schale wurden von mir an einer an einer Reihe von Prosobranchiern durchgeführt und ergaben immer wieder das gleiche Resultat (siehe auch BANDEL, 1975b). Mit dem Wechsel des Biotops setzt im Schalenvorbau dann auch die für das adulte Tier typische Spiralskulptur ein (Fig. 5), die nach einer viertel Windung in ihrer vollen Ausformung vorhanden ist.

LITTORINA OBTUSATA (Linné)

Littorina obtusata besiedelt den Blasentang (*Fucus*) im mittleren bis höheren Gezeitenbereich und ist in dieser Situation auch im Gebiet der Oosterschelde regelmässig anzutreffen.

Weibchen sekretieren im Frühjahr und Sommer gelatinöse, ziemlich feste Eimassen, die an feuchten, bei Ebbe nicht der Luft ausgesetzten Partien eines Seetangbüschels angeheftet sind. Die Morphologie des Laiches und der Entwicklungsablauf der Embryonen wurde wiederholt in der Literatur beschrieben und Daten sowie Referenz der älteren Literatur

können in FRETTER and GRAHAM (1962) nachgelesen werden. Jede Runde, ovale oder nierenförmige Eimasse besteht aus 40 bis 150, 1.5 bis 2 mm grossen Eikapseln, die jeweils einen Embryo enthalten. Diese bis 12 mm lange und 6 mm breite Masse ist durch feste Gallerte von opak-gelblicher Farbe zusammengefügt. Sie härtet so sehr aus, dass sie sich von abgeknickter Algenunterlage als Ganzes abheben lässt, ohne sich mitzubiegen. Die Kapseln sind in 3-5 Lagen übereinander gepackt. Es vergehen 2-4 Wochen bevor die Jungen schlüpfen. Die schlüpfenden, kriechenden Jungtiere besitzen nach LEBOUR (1937) ein 0.25 mm, nach LINKE (1935) und THORSON (1946) ein 0.45-0.5 mm weites Gehäuse.

Die Gehäuse aus Gelegen von Individuen der Art aus der Oosterschelde zeigen beim Schlupf einen maximalen Schalendurchmesser von 0.42 bis 0.52 mm, und stimmen daher eher mit den von THORSON aus Dänemark beobachteten Schlüpflingen überein. Die embryonale Schale zeigt fast 1.5 Windungen und erscheint bis auf eine sehr feine, gerade Anwachsstreifung glatt (Fig. 6). Erst kurz vor und während des Schlüpfens sowie direkt danach treten starke, deutlich hervorgehobene Anwachsstreifungen auf. Der napfförmige Protoconch ist 0.1 bis 0.12 mm breit und weist innen konzentrische und aussen engstehende, radiär verlaufende Wülste auf (Fig. 7). Auf diesen flachen, napfförmigen Protoconch folgt dann die glatte Embryonalschale. Noch während der Entwicklung in der Eikapsel wird der organischen Aussenschale eine mineralische Schale unterlagert. Wie eigene Untersuchungen zeigten, liegt auch hier die zusammenhängende, mineralische Schale unter der organischen Embryonalschale und dringt nicht in sie ein. Die mineralische Schale entsteht erst spät in der Entwicklung des Embryos während der Veliconcha-Phase, also dann, wenn larvale und adulte Organe nebeneinander funktionieren.

Nach einer ersten, recht unregelmässigen, nur durch kräftige Anwachsstreifen charakterisierten Skulptur, die nur etwa auf einer sechsten Schalenwindung ausgebildet ist, folgt die Adultskulptur. Diese besteht aus feinen, tuberkulösen, spiralig ausgerichteten, flachen Rippen, welche voneinander durch ebenso breite, flache Rinnen getrennt werden (Fig. 8). Diese anfangs glatte Oberfläche zeigt in der ersten, nach-embryonalen Windung, im mikroskopischen Bereich, 25 bis 30 Streifen pro Umgang.

LITTORINA SAXATILIS RUDIS (Maton)

Über der mittleren Hochwasserlinie, dort wo Spritzwasser und Wellenschlag die Steinverbauungen der die Oosterschelde umgrenzenden Deiche vom Wuchs von Landpflanzen freihalten und gerade oberhalb der letzten Blasentange, ist eine reiche Besiedlung durch *Littorina saxatilis rudis* anzutreffen.

Ein Teil des weiblichen Geschlechtsganges ist bei Individuen dieser Art zu einem Brutraum umgestaltet. Dieser entsteht bei *L. saxatilis rudis* aus dem drüsenreichen Abschnitt des Oviductes. Der Brutraum ist mit Längs- und Querstreifen ausgestattet, worin sich zahlreiche dem Gasaustausch dienende Blutgefässe befinden (FIORONI, 1966). Im Brutraum eines Weibchens befinden sich bis zu 900 Eier, die in Schüben von etwa 20 Stück schlüpfreif werden (LINKE, 1934). Laich und Entwicklung wurden von einer Anzahl von Autoren untersucht. Angaben über die ältere Literatur findet man bei THORSON (1946). Einige Abbildungen sich entwickelnder Embryonen, Veligern, metamorphosierenden Larven und schlüpfreifen, kriechenden Jungtieren findet man bei FRETTER und GRAHAM (1962, Fig.

222) dargestellt. Die Weibchen entlassen kriechende Junge, die am Ort ihrer Entwicklung ihnen zusagende Lebensbedingungen vorfinden. Eine Verbreitung juveniler Individuen erscheint durch Vögel (etwa der Silbermöwe) möglich, die sich von adulten Tieren dieser Art ernähren.

Das Gehäuse der schlüpfenden Jungen besitzt bereits zwei Windungen (Fig. 9) und ist durch eine dicke, mineralische Schale verstärkt. Neben einer feinen, etwas unregelmässig angeordneten und bei verschiedenen Individuen unterschiedlich kräftig ausgebildeten Anwachsstreifung, weist die Schalenoberfläche eine feine, 1-4 μ breite Wulstung auf. Sie besteht aus körnigen, gerundeten, flachen Hügeln, die durch schmale, unten spitz zulaufende, ein Netzwerk bildenden Furchen voneinander getrennt liegen (Fig. 11). Bei einigen Individuen zeigt sich eine feine Runzelung des napfförmigen, 0.12 bis 0.14 mm breiten Protoconchs, andere zeigen dies nicht. Der tiefe Nabel ist bei schlüpfenden Tieren schon zum Teil von einem Innenlippenkallus überdeckt (Fig. 10). Der Zeitpunkt des Schlüpfens zeigt sich durch dichte, in ihrer Unregelmässigkeit und Stärke deutlich von der embryonalen abgesetzten Anwachsstreifung an. Eine weitere Skulptur tritt, anfangs noch nicht erkennbar, hinzu. Später dann wird auch die Spiralstreifung der adulten Gehäuse hinzugefügt. Die braungefärbten Schälchen der Schlüpflinge messen 0.4 bis 0.5 mm im maximalen Durchmesser und sind somit etwas kleiner als die von THORSON (1946) aus Dänemark beschriebenen, die bis 0.59 mm Durchmesser aufweisen.

HYDROBIA ULVAE (Pennant)

In den Sommermonaten bedeckt schlammige Schlickbereiche des Gezeitenbereichs der Oosterschelde eine dichte Besiedlung durch *Hydrobia ulvae*, die zweifellos den häufigsten Prosobranchier dieser Meeresbucht während dieser Jahreszeit darstellt.

Weibchen dieser Art produzieren sphärische Eikapseln, die aussen von einer gelatinösen, klebrigen Schicht umgeben sind. In diese Gallertschicht sind allerlei Fremdpartikel eingeklebt und tarnen somit die Eikapseln. Die Weibchen heften ihre Gelege zumeist an die Gehäuse anderer lebender Individuen dieser Art fest. Die Gelege sowie die Entwicklung der Embryonen innerhalb der Eikapseln wurden von einer Anzahl von Autoren beschrieben. Eine Zusammenfassung bringt THORSON (1946). Jede 0.6 mm breite Eikapsel enthält 3-25 Eier, die nach 10 bis 12 Tagen als Veligerlarven schlüpfen. In der Literatur gibt es über den weiteren Verlauf der Entwicklung widersprüchliche Angaben in Bezug auf die Dauer des Larvallebens (siehe FIORONI, 1966; FRETTER und GRAHAM, 1962; LINKE, 1939). Allerdings sind im Bereich der Oosterschelde die Veliger in den Sommermonaten das vorherrschende Element unter den Prosobranchier Larven.

Ein Weibchen produziert nach LINKE (1939) während einer Brutperiode nur etwa 300 Eier, die, nach ROTHSCHILD (1941), innerhalb von 10 Tagen schlüpfen.

Der etwa 0.04 mm breite Protoconch ist manchmal vom Rest der Embryonalschale durch eine Einschnürung abgegrenzt, geht aber in der Regel glatt in die restliche Schale über. Die Embryonalschale zeigt ansonsten keinerlei Anwachsstreifung, sondern ist von einer gleichförmigen Skulptur aus Gruben und Wülsten überzogen (Fig. 12). Hierbei umgeben unregelmässige Wülste flache Gruben, wobei die Wülste ein zusammenhängendes Netzwerk von etwa 1-2 μ Maschenweite bilden. Die planspirale Embryonalschale zeigt eine Apertur, die etwas breiter als hoch ist. Das Gehäuse

umfasst etwa eine dreiviertel Windung, ist maximal 0.10 bis 0.13 mm hoch und beim Schlüpfen rein organisch aufgebaut.

Mit Beginn des larvalen Lebens tritt ein Skulpturwechsel ein, dessen Unvermitteltheit noch durch eine kräftige Anwachsstreifung verstärkt wird. Das beherrschende Skulpturelement der larvalen Schale bilden spiralförmige, etwa 3 μ breite, etwas unregelmässige, wulstig verlaufende Streifen, die schon HENKING (1894) bemerkte. 15 bis 17 dieser lamelligen Wülste sitzen der granulären Oberfläche einer Windung auf und werden von den Anwachsstreifen gekreuzt. Larvale Schale wird vorgebaut bis das Gehäuse etwa 2 Windungen umfasst. Beim Vorbau bleibt die Mündung rund und ungegliedert und es bildet sich kein Larvalhaken heraus. Dabei bleiben hier auch die Anwachsstreifen gerade. Die larvale Schale ist deutlich helicoid, wobei sich ein tiefer Umbilikus ausformt (Fig. 13).

Nach etwas mehr als 2 Gehäusewindungen erfolgt wiederum ein abrupter Wechsel in der Skulptur der Schale. Nun verschwinden die spiralförmigen Wülste und es folgt eine Einschnürung (Fig. 14) oder eine kräftige, dicke Anwachsstreifung (Fig. 15). Diese ist während des adulten Schalenvorbaus gleichbleibend stark. Neben ihr treten sehr feine spiralförmige Riefen auf, von denen man auf der dritten Schalenwindung etwa 120 zählen kann (Fig. 15). Eine mineralische Schale tritt erst während dieser Skulpturumwandlung und dem gleichzeitig erfolgenden Übergang der Veligerlarve zum benthonischen Leben auf. Der grösste Durchmesser der voll ausgebildeten larvalen Schale bei Abschluss des Veligerdaseins beträgt 0.26 bis 0.3 mm.

CREPIDULA FORNICATA (Linné)

Die amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* lebt in europäischen Gewässern erst seit kurzer Zeit. Sie trat nach CHIPPERFIELD (1951) erst 1898 in England, nach WERNER (1951) im Jahre 1931 im Jahre 1931 im deutschen Wattenmeer und nach THORSON (1946) erst 1940 in Jütland auf. Im Bereich der Oosterschelde stellen Individuen dieser Art einen wesentlichen Bestandteil der Wattenfaunen dar. Im unteren Gezeitenbereich findet man bei Yerseke bis zu 8000 über 5 mm grosse Individuen pro 1 m². Häufig bilden sie Geschlechtsketten bestehend aus einer ganzen Reihe (im Schnitt 10) zunehmend kleiner werdender Individuen, die hintereinander geheftet sind. Wie COE (1938) zeigte, wird aus einem heranwachsenden Jungtier zuerst ein Männchen. Dieses sitzt auf dem Gehäuse eines oder mehrerer Weibchen. Beim Erreichen einer bestimmten Grösse erfolgt eine Geschlechtsumwandlung vom Männchen zum Weibchen. Innerhalb einer Geschlechtskette, wie man sie vor Yerseke in den Sommermonaten sammeln kann, zeigen oft mehrere Weibchen Gelege.

Das Gelege eines Weibchens besteht aus 20 bis 70, auf langen Stielen sich erhebenden, glatten, ungegliederten, ballonförmigen Eikapseln, die ausführlich von COE (1949), THORSON (1946) und WERNER (1955) beschrieben wurden. In diesen Arbeiten findet man auch zahlreiche Angaben anderer Autoren über Gelege und Entwicklung der Embryos zitiert. Jede dieser Kapseln enthält 100 bis 250 gelbe Eier, die nach 4wöchiger Entwicklungszeit als Veliger schlüpfen.

Die Schlüpflinge besitzen ausserordentlich dünne und fragile Gehäuse von etwas mehr als einer Schalenwindung. Wie Fig. 16 und 19 zeigen ist schon die erste Windung nicht streng planspiral geformt, sondern etwas aus einer Ebene herausgewunden. Neben feinen Anwachsstrei-

fen schmücken die Oberfläche der Embryonalschale niedrige, gerundete, engstehende Tuberkel von etwa 0.5μ Durchmesser (Fig. 17). Bei niederen Vergrößerungen erscheint die Schale völlig glatt. Nach den Angaben von FRETTER und PILKINGTON (1971) sollen auf der Embryonalschale im regelmässigen Abstand von etwa 20μ Anwachsstreifen zu sehen sein. Dies liess sich an Material aus der Oosterschelde nicht bestätigen. Hier sind vielmehr Anwachsstreifen in individueller, unterschiedlicher Ausbildung vorhanden, die auch bei einzeln Individuen nicht in regelmässigen Abständen aufeinander folgen. Auch meinen diese Autoren, dass sich die embryonale Schale mit fortschreitendem Wachstum des larvalen Eingeweidesackes strecke. Auch dies liess sich nicht bestätigen. Die Embryonalschale ist hier keinesfalls so dehnbar wie es die Autoren annahmen, sondern stellt im Anschluss an den napfförmigen Protoconch ein festes, biegsames, aber nicht dehnbare Exoskeletts dar, welches auch bei bereits zum benthonischen Leben übergegangenen Jungtieren mit verkalkter Schale noch die gleichen Dimensionen zeigt, wie sie beim gerade schlüpfenden Veliger vorhanden sind. Der Protoconch misst 0.15 bis 0.16 mm und die Embryonalschale ist maximal 0.24 bis 0.26 mm breit und somit kleiner als die von WERNER (1955) von Helgoland vermessenen (0.33 - 0.36 mm).

Die larvale Schale wächst mit einer viel deutlicheren Anwachsstreifung als die embryonale. Wie aus den Figuren 18 und 20 zu entnehmen ist, gibt es hier keinerlei transverse Gruppierungen von Tuberkeln, wie sie FRETTER und PILKINGTON (1971) beschrieben und abbildeten. Auch tritt im frühen Veligerdasein dieser Art in der Oosterschelde noch keine mineralische Substanz unter oder im organischen Schälchen der Larven auf. Das von den Autoren auf Taf. 2 Fig. c vorgestellte Bild kann ich mir nur als Präparationsartefakt erklären, oder aber als durch Aufladungserscheinungen während der fotografischen Aufnahme im Rasterelektronenmikroskop erzeugt. Wiederholte Überprüfung an Material aus der Oosterschelde zeigte immer nur eine, abgesehen von der Anwachsstreifung, glatte Schale. Auch trat eine zusammenhängende Karbonatschicht immer erst an bereits napfförmige Veliconcha auf und nicht bereits beim noch helicoiden Larvalgehäuse.

CHIPPERFIELD (1951) meint, dass Larven von *Crepidula formicata* nach 21 bis 28 Tagen Entwicklung innerhalb der Eikapsel schlüpfen und dann etwa 35 Tage als Veligerlarven frei herumschwimmen und sich von Plankton ernähren. Es bleibt zu bezweifeln, dass die Larven dieser Art in der Oosterschelde ebenso lange im Plankton verbleiben, da sie trotz Häufigkeit der adulten und der frisch abgesetzten, juvenilen Tiere nur in relativ geringer Anzahl in den Planktonproben auftreten. In der Dimension der Schlüpflinge gleichen seine englischen Larven denen aus der Oosterschelde. Die Dimensionen frisch geschlüpfter Veligerlarven von Dänemark liegen mit 0.3 bis 0.33 mm (THORSON, 1946) höher als die von der Oosterschelde.

Gegen Ende des larvalen Lebens hin, greift die Aussenlippe schliesslich um das ganze Gehäuse (Fig. 19). In diesem Stadium setzt sich die Larve ab. Juvenile Tiere kriechen noch eine Weile auf hartem Substrat umher, bis sich schliesslich die Schalenränder den Unebenheiten des Untergrundes anpassen und sie dann an Ort und Stelle fixieren. Der Übergang zu benthonischem, auch anfangs schon fast sessilen Leben ist durch einen deutlichen Skulpturwechsel angezeigt. Die Schale des ausgewachsenen larvalen Tieres misst maximal 0.53 bis 0.55 mm in Durchmesser. Mit der Ausbildung der Napfform und gleichzeitig mit dem Skulpturwechsel

erfolgt auch die erste Ausscheidung einer mineralischen Schale. Diese verbleibt aber auch hier unter der organischen Embryonal- und Larvalschale und dringt nicht in sie ein, wie FRETTER und PILKINGTON (1971) annahmen. Die Anzahl der Schalenwindungen bei Individuen dieser Art ist auf 1.5 beschränkt. Von nun an wird nur noch am Mündungsrand vorgebaut. Dieser umfasst nur die Aussenlippe, die sich am hinteren seitlichen Rand der Laryalschale vereinigte und dort verschmolz. Die Innenlippe bildet sich zum Innenboden der Pantoffelschnecke um.

Bei den juvenilen Tieren wächst nun eine durch spiralgige Skulptur, bestehend aus breiten, flach gerundeten Rippen, die durch tiefere schmalere Furchen voneinander getrennt sind, charakterisierte Schale. Diese Skulptur wird überlagert von einer kräftigen Anwachsstreifung.

Im Frühjahr und Sommer findet man auf allen Hartsubstraten des Gezeitenbereichs und flachen Wassers der Oosterschelde, welche die Sedimentoberfläche überragen, unzählige, frisch abgesetzte, juvenile Stadien, von *Crepidula*.

NUCELLA LAPILLUS (Linné)

Die räuberische Muricacee *Nucella lapillus* dringt nur mit wenigen Individuen in die eigentliche Bucht der Oosterschelde vor, ist jedoch bereits an den Steinverbauungen nahe ihres Ausgangs und an Bühnen und Pfahlreihen der Strandbefestigung der Nordseeküste Zeelands zwischen Ooster- und Westerschelde sehr häufig. Hier wurden auch die bearbeiteten Tiere und Gelege gesammelt (vornehmlich am Strande von Zoutelande).

Nach MOORE (1938) erreichen Individuen dieser Art im dritten Lebensjahr ihre Fortpflanzungsfähigkeit. Weibchen legen dann, im Frühjahr beginnend und während des ganzen Sommers, an der Küste von Zeeland, Gelege ab. Die bauchige, säulige Gestalt der Kapseln erscheint mehrfach in der Literatur abgebildet und beschrieben (ANKEL, 1937; THORSON, 1946; LEBOUR, 1937; usw.). Mit der Entwicklung der Embryonen beschäftigten sich PORTMANN (1925), FIORONI (1966), FRETTER und GRAHAM (1962), und FRETTER und PILKINGTON (1971). Jede der 7-8 mm hohen Kapseln enthält bis zu 1000 Eier, von denen sich 15 bis 30 entwickeln, während die restlichen als Nähreier verschlungen werden. Die Entwicklung innerhalb der Eikapseln dauert bis zu 4 Monaten.

Figur 22 zeigt ein frisch geschlüpftes Tier. Die Protoconchbreite beträgt 0.4 bis 0.5 mm. Die darauf folgende Embryonalschale ist, bis auf eine Anwachsstreifung, völlig glatt (Fig. 21). Sie ist von Anfang an helicoid spiralgig eingerollt. Nach 1.5 Windungen und einer Höhe von 1.24-1.28 mm erfolgt ein abrupter Wechsel der Skulptur (Fig. 22). Nun tritt plötzlich die für das adulte Tier typische Schalenskulptur auf, obwohl der Embryo noch einige Zeit in der Kapsel verbleibt. Die Skulptur besteht aus 7-8 kräftigen, gerundeten, spiralgigen Rippen, die von einer starken Anwachsstreifung und in regelmässigen Abständen von der Anwachsstreifung folgenden Lamellen gekreuzt werden (Fig. 22). Nach Vollendung einer halben bis dreiviertel Windung dieser Art schlüpft das kriechende Jungtier von etwa 2 mm Schalenlänge und etwas mehr als 2 mm Schalenlänge und etwas mehr als 2 Schalenwindungen (Fig. 22).

Nach 1.5 Windungen kommt ein abrupter Skulpturwechsel, weil von nun an die erste mineralische Schale in Erscheinung tritt. Diese besteht zuerst aus einem ringförmigen Gebilde am Mantelrand und baut sich dann schnell in apikaler Richtung zurück. Diesem Vorgang geht die Wandlung der embryonalen, organischen, glatten Schale in ein, die mineralische

Schale überlagerndes, organisches Periostrakum voraus. Die erste mineralische Schale und das erste typische Periostrakum bilden sich einige Zeit nach Abschluss der Aufnahme von Nähreiersubstanz und noch während des Abschlusses der Metamorphose vom Veliger zum kriechenden Tier, wenn Velum und funktionsfähiger Fuss gleichzeitig vorhanden sind. Der Zeitpunkt ist also vergleichbar mit dem des Überganges des frei schwimmenden Veligers zum benthonischen Leben bei anderen Prosobranchiern, die einfache Larvalgehäuse besitzen. Der noch in der Kapsel befindliche Embryo baut nach Abschluss seiner Metamorphose also bereits Gehäuse mit adultähnlicher Skulptur. FRETTER und PILKINGTON (1971) nahmen an, dass bei *Nucella lapillus* im Gegensatz zu *Littorina littorea* und *Crepidula fornicata* die Kristallbildung der ersten mineralischen Schale nicht zurückgehalten sei. Aus dem gerade Ausgeführten wird aber klar, dass vielmehr der Zeitpunkt der Endphase des Umbaus der larvalen in die adulten Organe und das Erscheinen der ersten adulttypischen Schale bei den Arten mit Veligerphase im Plankton, sowie in der Eikapsel, der gleiche ist. Die glatte, häutige Embryonalschale, die vor dem Erscheinen einer mineralischen Schale den Embryo von *Nucella* umgibt, ist, so wie FRETTER und PILKINGTON (1971) meinten, dehnungsfähig, jedoch noch ohne mineralischen Bildungen, rein organisch aufgebaut.

BUCCINUM UNDATUM (Linné)

Im unteren Gezeitenbereich des Wattes vor Yerseke kann man ausgewachsene Individuen von *Buccinum undatum* in der Nähe von *Mytilus*-Kulturen häufig antreffen.

In den Wintermonaten Dezember bis März trifft man im Bereich der *Mytilus*-Kulturen vor Yerseke nicht selten Gelegetürme einzelner Weibchen, die bis zu 100 Eikapseln umfassen. Doch die meisten Gelege, oft in Form grosser, von vielen Weibchen erzeugter Gemeinschaftsgelege, werden während dieser Zeit unterhalb des Gezeitenbereichs sekretiert. Sie können sich dann während des Frühjahres vom Substrat lösen oder werden von Strömungen abgerissen und zum Teil bei jeder Flut auf den Strand geworfen. Neben Gelegen einzelner Weibchen aus der Oosterschelde bei Yerseke wurden daher im Frühjahr 1973 zahlreiche, weit entwickelte und schlupfbereite Gelege vor dem das Veerse Meer abdammenden Deich am Strand der offenen See aufgesammelt.

Gelege von *Buccinum undatum* wurden des öfteren in der Literatur beschrieben (THORSON, 1946, siehe hier ältere Literatur). Mit der Entwicklung der Embryonen innerhalb der Eikapsel befassten sich PORTMANN (1925) sowie FIORONI (1966, siehe hier ältere Literatur). Den Vorgang der Gelegesekretion schilderte SCHÄFER (1955) im Detail. Die Herausformung der organischen und mineralischen Schale während der Embryonalentwicklung beschrieb im Detail BANDEL (1975b).

Die Entwicklung der Jungen währt mindestens zwei Monate und danach schlüpfen kriechende, adultähnliche Tiere. Die Embryonen entwickeln sich bis zu einer zwischen Trochophora- und Veligerphase stehenden Larve allein vermittels des eigenen, im Ei enthaltenen Dotters. Dann jedoch erfolgt die Aufnahme von mehreren Hundert Nähreiern pro Embryo. Hierbei dehnt sich die häutige Embryonalschale stark aus, behält jedoch ihre Einrollung bei. Nach Abschluss der Nähreieraufnahme bildet sich die Larve um, und die adulten Organe beginnen in Erscheinung zu treten. Kurz vor dem Abschluss dieser Metamorphose scheidet der Mantelrand

plötzlich ein, dem adulten vergleichbares, skulpturiertes Periostrakum ab und gleichzeitig tritt ein Ring mineralischer (aragonitischer) Schale auf. Dieser Ring setzt am Mündungsrand an und baut sich dann innerhalb kurzer Zeit zum Apex zurück. Jetzt erst wird die häutige, vorher ausgeschiedene, embryonale Schale als nutzloses in Falten gelegtes Gebilde durch die unter ihr ausgeschiedene Schale in ihrer Form fixiert (Fig. 23, 24, 25), wodurch auch diese erste Windung in ihrer Form endgültig festgelegt wird. Der von diesem Zeitpunkt an in seiner Breite fixierte Protoconch misst 0.48-0.52 mm. Das eine Windung umfassende, durch das verfaltete, organische Häutchen skulpturierte Gehäuse misst 1.22 bis 1.4 mm in der Höhe. Es ist deutlich helicoid spiralig aufgerollt. In aperturaler Richtung wird, ohne Übergang zum glatten Embryonal Periostrakum, nun adultähnliche Schale vorgebaut (Fig. 24, 25). Ihre Skulptur besteht aus etwa 6-8 μ breiten, spiralgigen Streifen, die von etwa 12 μ breiten axialen Streifen gekreuzt werden. Die Streifen sind jeweils durch eine Furche voneinander getrennt, so dass sie sich gegenseitig in rechteckige Kästchen zerschneiden (Fig. 26). Nach etwa einer halben, so skulpturierten Windung setzt allmählich eine zusätzliche, spiralgige Berippung, bestehend aus 17 bis 20 breiten, gerundeten Wülsten, ein, denen die vorher geschilderte Skulptur aufliegt (Fig. 23, 24). Der Übergang kann auch abrupt erscheinen, wenn eine Zone kräftiger Anwachsstreifung diesen Übergang verbirgt. Die Jungen von *Buccinum undatum* schlüpfen also mit bereits adultähnlicher Skulptur und bis 2.5 mm maximaler Gehäusegröße.

DISKUSSION

Die hier aufgeführten Arten stellen im Wesentlichen die gesamte Prosobranchierfauna der Oosterschelde dar. In den mehr brackischen Uferregionen der Ooster- und Westerschelde kann man zudem noch *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH) sowie *Hydrobia stagnorum* (GMELIN) antreffen. Doch meiden beide Arten den eigentlichen marinen Bereich der Oosterschelde. Selten trifft man als Besiedler des *Zostera*-Rasens östlich Yerseke auch Individuen von *Bittium reticulatum* (DA COSTA), doch handelt es sich hierbei immer um vereinzelte Tiere (während der Sommer 1972, 1973, 1974), denen kein grösserer Anteil an der Prosobranchierfauna dieser Nordseebucht zukommt.

Sieben Arten (davon allein drei aus der Gattung *Littorina*), fünf den Mesogastropoden, zwei den Neogastropoden zuzurechnen, entwickeln sich in ihrer Mehrzahl ohne planktonische Larvalphase. Nähme man die beiden Brackwasserbewohner noch hinzu, so würde sich die Anzahl der Arten mit benthonisch schlüpfenden Jungen noch vergrössern. Die Protoconchbreite 0.04 mm für *Hydrobia ulvae*, 0.07-0.09 mm für *Littorina littorea*, 0.10-0.12 mm für *L. obtusata*, 0.10-0.14 mm für *L. saxatilis rudis*, 0.15-0.16 mm für *Crepidula fornicata*, 0.40-0.50 mm für *Nucella lapillus* und 0.48-0.52 mm für *Buccinum undatum* spiegeln diese Verhältnisse direkt nur in ihren extremen Werten wider. Für die drei *Littorina*-Arten bedarf es einer zusätzlichen Erläuterung. BANDEL (1975a) zeigte anhand einer artreichen, karibischen Prosobranchierfauna, dass die Breite des Protoconchs in Abhängigkeit zur Schlüpfweise und zur taxonomischen Stellung der jeweiligen Art steht. Dies letztere nun wirkt sich hier aus. Die Trennlinie zwischen Protoconchbreite benthonischer und freischwimmender Schlüpflingen liegt bei Arten karibischer *Calyptraeacea* zwischen 0.09 und 0.16 mm und bei Littorinaceen über 0.07 mm. Zieht man diese Werte

für die aus der Oosterschelde gewonnen Ergebnisse in Betracht, so fügen sich diese recht gut in die genannten Daten ein. Die Trennlinie für benthonisch schlüpfende Littorinaceen zu solchen mit planktonischen Larven läge demnach unter 0.10 mm Protoconchbreite. Diese Grenze bei Callyptreae wäre bei dem Wert von 0.16 für die Protoconchbreite zu suchen.

Betrachte man die Grösse der embryonalen, das Gelege verlassenden Gehäuse miteinander, so schlüpft *Hydrobia ulvae* mit 0.10-0.13 mm, *Littorina littorea* mit 0.10-0.15 mm, *Crepidula formicata* mit 0.24-0.26 mm, *Littorina saxatilis rudis* mit 0.52 mm. *L. obtusata* mit 0.40-0.50 mm, *Nucella lapillus* mit bis 1.28 mm und *Buccinum undatum* mit bis 2.5 mm grössten Gehäusen. Hier nun wird der Einschnitt zwischen kriechend und schwimmend schlüpfender Jungen deutlicher und zeigt einen klaren Abstand zwischen 0.26 und 0.40 mm bei *Crepidula formicata* einerseits und *Littorina obtusata* andererseits. BANDEL (1975a) zeigte zwar, dass auch bei der Grösse der Embryonalschale eine taxionomische Abhängigkeit besteht, die jedoch bei den wenigen hier beschriebenen Arten nicht deutlich in Erscheinung tritt.

Der prozentuale Anteil planktonischer Schlüpflinge innerhalb der Prosobranchierfauna der Oosterschelde liegt mit 43% deutlich unter dem der Nordsee bei Dänemark, wo THORSON (1949) einen Anteil von 57% ermittelte.

Es fällt auf, dass für *Hydrobia ulvae* von verschiedenen Bereichen der Nordsee und des Atlantiks bei England kurzzeitige oder fehlende planktonische Larvalphasen angegeben werden (THORSON, 1946; FRETTER und GRAHAM, 1962), während in der Oosterschelde und dem Jadebusen (LINKE, 1939) langfristig im Plankton verweilende Veligerlarven nachgewiesen werden können. Möglicherweise zeigt das unterschiedlich verlaufende Ontogenesen innerhalb verschiedener Rassen dieser Art auf, was bei Protobranchiern nicht selten ist (BANDEL, 1975a).

Der Skulpturwechsel zeigt bei 5 der 7 beschriebenen Arten einen Wechsel im Milieu an. Bei den drei eine planktonische Larvalphase aufweisenden Arten prägt sich das Schlüpfen aus der Eikapsel und der Übergang vom freischwimmenden zum benthonischen Dasein klar aus. Die beiden als kriechende Junge schlüpfenden Arten der Gattung *Littorina* zeigen nur beim Übergang Eikapsel-Milieu zur Aussenwelt einen Skulpturwechsel. Bei *Nucella lapillus* und *Buccinum undatum* hingegen erfolgt der abrupte Wechsel in der Skulptur noch innerhalb der Eikapsel, während das Schlüpfen sich nur undeutlich in der Anwachsstreifung ausprägt. Hier besteht allerdings die mineralische Schale von dem Schlüpfen nur aus einer einzigen Kreuzlamellenlage, während danach beim Schalenvorbau zwei im Winkel von 90° zueinander verdreht angeordnete Lagen aufeinander folgen (BANDEL, 1975b).

Innerhalb der verschiedenen Überfamilien der Prosobranchier gibt es immer solche Arten, die als freischwimmende Larven die Eikapsel verlassen und solche, die bereits als adultähnliches Kriechstadium dem Gelege entschlüpfen. Während im ersteren Falle meist eine ausgeprägte und spezifische Skulptur der Embryonal- und Larvalschale auftritt, ist im letzteren Falle das Embryonalgehäuse bis zum Wechsel zur Adultskulptur glatt oder uneben runzelig (BANDEL, 1975a). Diese Aussage trifft auch für die 7 hier untersuchten Arten zu. *Littorina littorea* und *Hydrobia ulvae* gehören dem Typ der wohlskulptierten Embryonal- und Larvalschalen an. Hierbei zeigen sich Ähnlichkeiten zu Littorinaceen-Embryonalschalen aus der Karibik für *L. littorea* und zu vorwiegend bei

Mesogastropoden (vornehmlich innerhalb der Überfamilie Cerithiaceen) auftretenden Embryonalskulpturen für *Hydrobia ulvae*. *Crepidula fornicata* steht vermittelnd zwischen den beiden Typen. Larven dieser Art schlüpfen spät, während der Veligerphase, und daher entspricht ihre Skulptur auch nicht mehr der von karibischen Vertretern dieser Gattung, die beim Schlüpfen weniger weit entwickelt sind. So zeigen die Embryonalschalen von *C. convexa* (Say) und *C. plana* (Say), neben den auch bei *C. fornicata* vorhandenen, flach gerundeten Granulae, spiralige Reihen von Tuberkeln. *C. glauca* (Say) dagegen schlüpft schon mit einem napfförmigen Schälchen als Veliconcha, und hier ging sogar die Granulierung der Schalenoberfläche verloren.

Die noch 4 verbleibenden Arten der Oosterschelde zeigen glatte Embryonalschalen, wie sie die Regel sind bei solchen Prosobranchiern, deren Entwicklung innerhalb der Eikapsel so lange andauert, dass die Jungen erst während oder nach der Metamorphose schlüpfen können. *Nucella lapillus* und *Buccinum undatum* weisen sich durch besonders breite Protoconche und grosse Schlüpflinge aus. Dies ist häufig bei solchen Arten der Neogastropoden zu beobachten, die während ihrer Embryonalentwicklung Nähreier zu sich nehmen. Bei beiden Arten tritt die Adultskulptur schon innerhalb der Eikapsel in Erscheinung, ein Umstand der sie von den untersuchten Arten mit Nähreierentwicklung aus der Karibe unterscheidet (BANDEL, 1975a). Die frühe, embryonale Schale besteht bei beiden Arten aus einem dünnen, dehnungsfähigen, organischen Häutchen. Erst während der Metamorphose der Larve zum kriechenden Jungtier wird die endgültige Form der apikalen Windung fixiert (BANDEL, 1975b). Zu diesem Zeitpunkt hat die erste embryonale Schale bereits ihre Funktion als Nähreiersackhülle verloren und liegt locker und nutzlos dem vor der Kalkschalenabscheidung dem hinteren Pol des Embryos gestaltenden Mantelgewebe auf.

DANKSAGUNG

Herrn Dr. C. Bakker und seinen Assistenten vom Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek in Yerseke danke ich sehr herzlich für eine Reihe von Planktonfängen, die sie für mich während des Frühjahrs und Sommers 1973 durchführten. Bei der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung halfen mir Frau Ch. Hemmer, Frau M. Leipelt und Frau I. Sieburg, bei der Durchsicht und Fertigstellung des Manuskriptes Herr D. Kadolsky und Fräulein R. Müller vom Paläontologischen Institut in Bonn, denen mein Dank ausgesprochen sei. Die Studie wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (Er 4/36).

SUMMARY

The embryonal and larval shell of prosobranch from the Oosterschelde, a bay of the North Sea, have been investigated with the help of the scanning electron microscope. Some short informations regarding the spawning of the 7 species in the area of the Oosterschelde are included. Comparison with data from the literature are given in short. *Littorina littorea* owns an embryonic shell with a 0.07-0.09 mm wide protoconch and maximally 0.10-0.15 mm wide embryonic shell covered by a fine ridge-groove pattern. The larval shell formed after hatching from the egg case by the veliger is sculptured by spiral rows of tubercules and develops a hooked outer lip of the aperture. Abrupt change in sculpture

and shape of the aperture marks the end of the larval live with shells of 0.25-0.32 mm of height and two whorls.

Littorina obtusata hatches from the egg mass as crawling young with a 0.42-0.52 mm wide embryonic shell. Its 1.5 whorls start with a 0.10-0.12 mm wide protoconch and are, with exception of growth lines, smooth. Embryonic shell is followed after hatching by the spirally, sculptured adult shell.

Littorina saxatilis rudis hatches from the brood pouch of the female as crawling young with 0.4-0.5 mm wide embryonic shells beginning on a 0.12-0.14 mm wide protoconch. The shell is sculptured by minute rounded granules. Time of hatching is well documented by strong growth lines.

Hydrobia ulvae hatches from the egg capsule as veliger with an embryonic shell of 0.10-0.13 mm maximal diameter, a 0.04 mm wide protoconch and a ridge and groove sculpture. The larval shell shows 15 to 17 spiral ridges on finely granular background. With 0.26-0.30 mm shell height the veliger metamorphoses and an abrupt change to adult sculpture is noted.

Crepidula fornicata hatches as far developed veliger with a 0.24 - 0.26 mm wide embryonic shell and a 0.15-0.16 mm wide protoconch. It is sculptured by low rounded tubercles only. Hatching is documented by growth lines only. With formation of the limpet like shell and maximal diameter of 0.53-0.55 mm settlement to hard substrate occurs combined with abrupt change toward spiral ridge sculpture of the adult shell.

Nucella lapillus young hatch with about 2 mm high shells. Here the abrupt change in shell sculpture from smooth early to adult-like embryonic shell occurs before hatching and is linked to the end of metamorphosis of the veliger phase.

This is similar with *Buccinum undatum*, where the thin, smooth, at this point of development already to wide, early embryonic shell is fixed to final shape by mineral deposits at the end of metamorphosis. The up to 2.5 mm high shell of the hatching crawling young shows adult like sculpture at its last whorl. Both species feed on nurse eggs during their embryonic development, a fact that shows in protoconch width of about 0.5 mm.

Protoconch width and maximal diameter of embryonic shell (shell of the young leaving the egg capsule) reflect whether the young are hatching as veliger-larvae or as crawling adult-like snails. Sculptural change reflects change of living environment in all but *Nucella lapillus* and *Buccinum undatum*. Embryonic and larval shell sculpture are only well developed in species owning long time free swimming veliger larvae. Such species with veliger phase almost or totally completed within the egg capsule show smooth or simply sculptured embryonic shells followed directly by adult like shell.

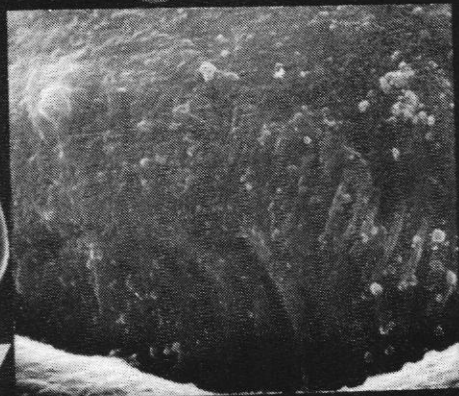
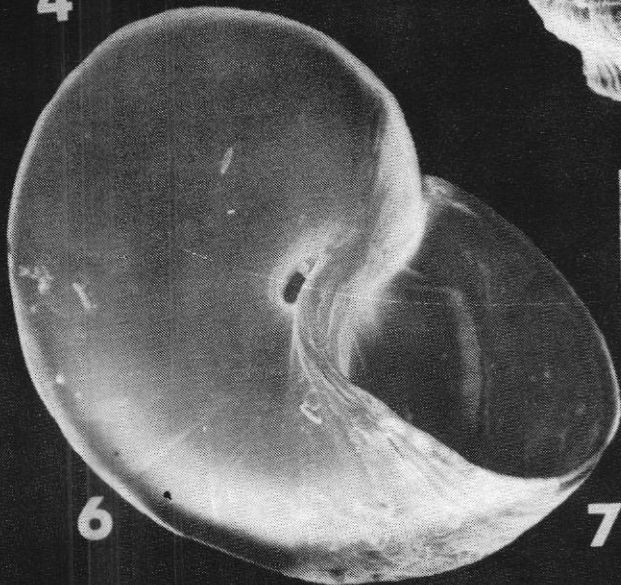
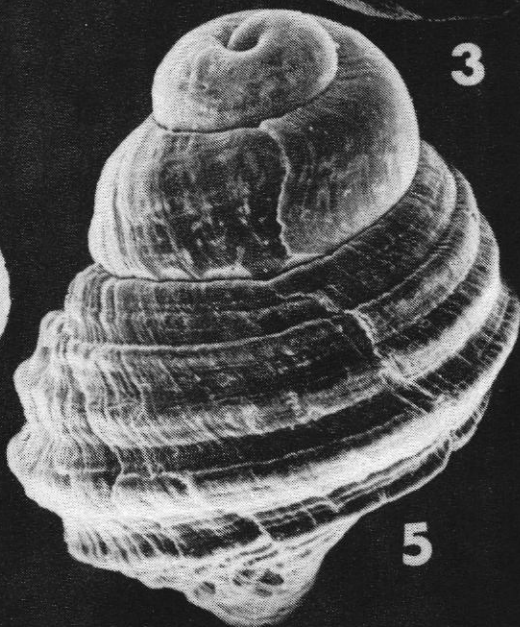
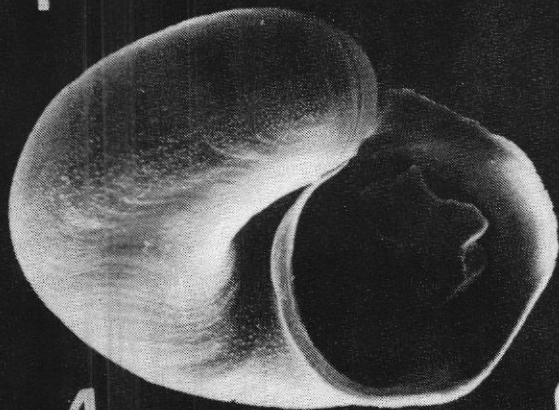
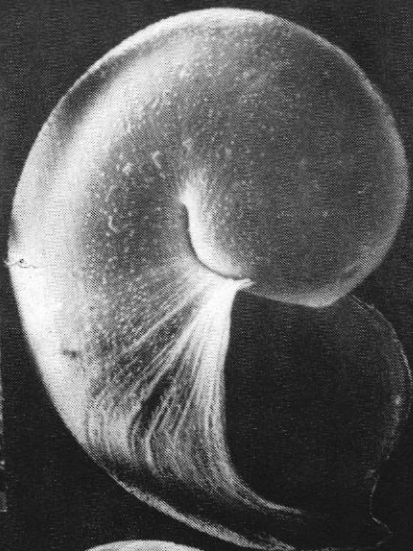
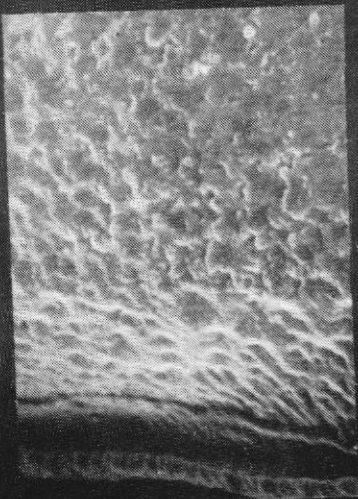
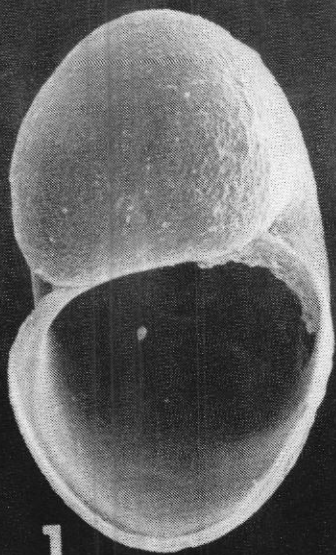
LITERATUR

- ANKEL, W.E., 1937. Der feine Bau des Kokons der Purpurschnecke *Nucella lapillus* (L.) und seine Bedeutung für das Laichleben. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Suppl., Bd. 10: 77-86.
- BANDEL, K., 1974. Studies on Littorinidae from the Atlantic (*Mollusca*, *Gastropoda*). Veliger, 17: 92-114.
- BANDEL, K., 1975a. Das Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (*Mollusca*). Abh. Akad. Wiss. Lit., math. naturw. kl. Im Druck.

- BANDEL, K., 1975b. Entwicklung der Schale im Lebenslauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda). Biomineralisation. Im Druck.
- CHIPPERFIELD, P.N., 1951. The breeding of *Crepidula formicata* (L.) in the river Blackwater. Essex. J.Mar.Biol.Ass., U.K., 30: 49-71.
- COE, W.R., 1938. Sexual phases in the gastropod *Crucibulum spinosum*. J.Morph., 63: 345-361.
- COE, W.R., 1949. Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. J.Morph., 84: 383-399.
- FIORONI, P., 1966. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (*Mollusca, Gastropoda*). Rev.suisse Zool., 73: 621-876.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM, 1962. British prosobranch mollusks: their functional anatomy and ecology. Ray Society, London.
- FRETTER, V. and M.C. PILKINGTON, 1971. The larval shell of some prosobranch gastropods. J.Mar.Biol.Ass., U.K., 51: 49-62.
- HENKING, H., 1894. Beiträge zur Kenntnis von *Hydrobia ulvae* und deren Brutpflege. Ber.Natf.Ges., Freiburg, 8: 89-110.
- LEBOUR, M., 1937. The eggs and larvae of the british prosobranchs with special reference to those living in the plankton. J.Mar.Biol.Ass., U.K., 22: 105-166.
- LINKE, O., 1934. Beiträge zur Sexualbiologie der Littorinen. Z.Morph. Ökol.Tiere, 28: 170-177.
- LINKE, O., 1935. Der Laich von *Littorina (Melaraphe) neritoides* (L.). Zool.Anz., 112: 57-62.
- LINKE, O., 1939. Die Biota des Jadebusenwattes. Helgol.Wiss.Meeresunters., 1: 210-348.
- PORTMANN, A., 1925. Der Einfluss der Nähreier auf die Larvalentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. Z.Morph.Ökol.Tiere, 3: 526-541.
- ROBERTSON, R., 1971. Scanning electron microscopy of planktonic larval marine gastropod shells. Veliger, 14: 1-12.
- SCHÄFER, W., 1955. Über die Bildung der Laichballen der Wellhorn-Schnecken. Natur u. Volk, 85-92-97.
- SCHÄFER, W., 1962. Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. Verl. Waldemar Kramer, Frankfurt/Main.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1972. Microstructures de coquilles larvaires de prosobranches au microscope électronique à balayage. Arch.Zool.Exper. General., 113: 553-564.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the sound (Øresund). Medd.kom.Danm.Fisk.Hav.Plankt., 4: 1-523.
- WERNER, B., 1955. Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula formicata* L. (*Gastropoda, Prosobranchia*). Helgol.Wiss.Meeresunters., 5: 169-217.

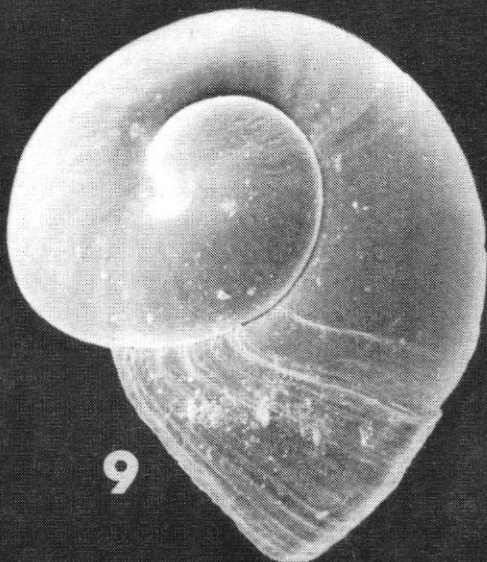
- Fig. 1. Aperturale Ansicht des Gehäuses einer frisch geschlüpften Veligerlarve von *Littorina littorea*. 496x vergr.
- Fig. 2. Ausschnitt der Embryonalschale von *Littorina littorea* zeigt Gruben-Wulst Muster. 3870x vergr.
- Fig. 3. Larvalschale von *Littorina littorea* mit gegliederter Aussenlippe. 262x vergr.
- Fig. 4. Gehäuse Metamorphose-reifer Veligerlarve von *Littorina littorea*. 165x vergr.
- Fig. 5. Gehäuse einer juvenilen *Littorina littorea* zeigt Embryonal-, Larval- und Adultschale. 103x vergr.
- Fig. 6. Nabelansicht des Juvenilgehäuses einer vor kurzem geschlüpften *Littorina obtusata*. 150x vergr.
- Fig. 7. Protoconch von *Littorina obtusata* mit konzentrischen und radialen Runzeln. 720x vergr.
- Fig. 8. Juvenilgehäuse von *Littorina obtusata* mit gut sichtbarem Übergang von glatter Embryonalschale zu spiralig gestreifter Adultschale. 108x vergr.
- Fig. 9. Apikale Ansicht des Gehäuse einer vor kurzem geschlüpften *Littorina saxatilis rudis*. 110x verg.
- Fig. 10. Nabelansicht des Gehäuses von *Littorina saxatilis rudis* im schlüpfreifen Stadium. 120x vergr.
- Fig. 11. Feine Skulptur des Embryonalgehäuses von *Littorina saxatilis rudis*. 1130x vergr.
- Fig. 12. Gehäuse des Veligers von *Hydrobia ulvae* kurze Zeit nach dem Schlüpfen aus der Eikapsel. 440x vergr.
- Fig. 13. Apikaler Aufblick auf das Gehäuse eines metamorphosereifen Veliger von *Hydrobia ulvae*. Die feingemusterte 1. Windung stellt die Embryonalschale, die spiralgestreifte 2. Windung die Larvalschale dar, die an ihrem Ende sich bereits in die Adultschale umformt. 180x vergr.
- Fig. 14. Aperturaler Anblick des Gehäuses der weit entwickelten Veligerlarve von *Hydrobia ulvae*. 190x vergr.
- Fig. 15. Das Gehäuse einer juvenilen *Hydrobia ulvae* zeigt den abrupten Wechsel der Skulpturen von Embryonal- zu Larval- und zur Adultschale. 105x vergr.
- Fig. 16. Das Gehäuse einer frisch geschlüpften Veligerlarve von *Crepidula fornicata*. 210x vergr.

- Fig. 17. Die feine Tuberkelskulptur der Embryonalschale von *Crepidula formicata*. 2210x vergr.
- Fig. 18. Das Gehäuse einer weit entwickelten Veligerlarve von *Crepidula formicata*. 210x vergr.
- Fig. 19. Juveniles Gehäuse von *Crepidula formicata*. 25x vergr.
- Fig. 20. Ausschnitt des apikalen Gehäuseteils einer juvenilen *Crepidula formicata* zeigt die durch schwache Anwachsstreifung gekennzeichnete Embryonalschale, gefolgt von der stark durch Anwachsstreifen gegliederten Larvialschale und nach Ausbildung der Napfform die streifige Adultschale. 52x vergr.
- Fig. 21. Glattes, gerade verkalktes Gehäuse von *Nucella lapillus* noch aus dem Eikapselinneren. 53x vergr.
- Fig. 22. Gehäuse eines vor kurzem geschlüpften Jungtieres von *Nucella lapillus*. 29x vergr.
- Fig. 23. Gehäuse eines schlüpfreifen Jungen von *Buccinum undatum*. 32x + 24. (Fig. 23) und 37x (Fig. 24) vergr.
- Fig. 25. Übergang von sekundär verkalkter, frühembryonaler Schale zu regelmässig skulptierter, adultähnlicher Schale eines schlüpfbereiten Jungtieres von *Buccinum undatum*. 160x vergr.
- Fig. 26. Skulptur der 2. Windung des Gehäuses von *Buccinum undatum* noch vor dem Schlüpfen aus der Eikapsel. 390x vergr.

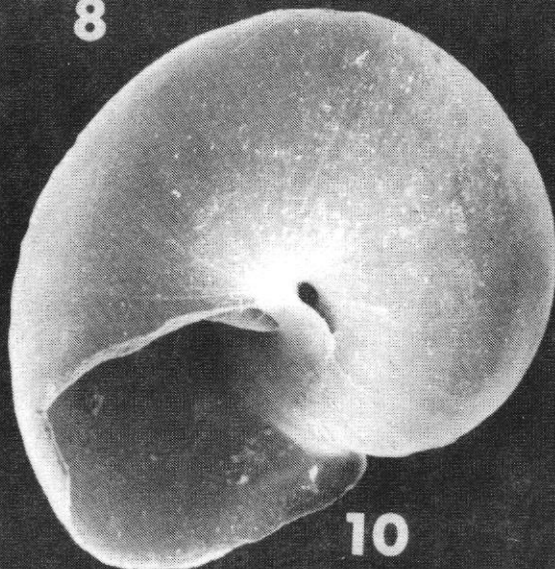




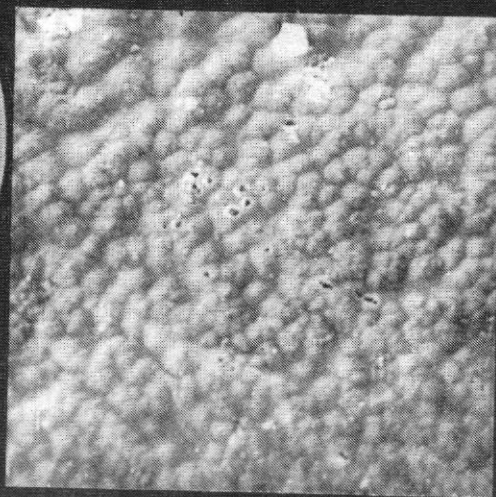
8



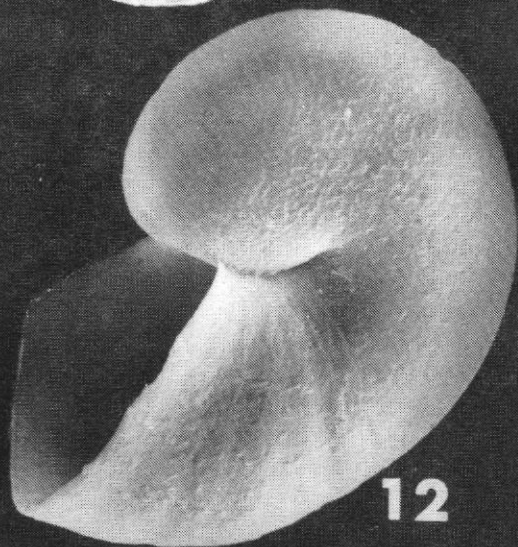
9



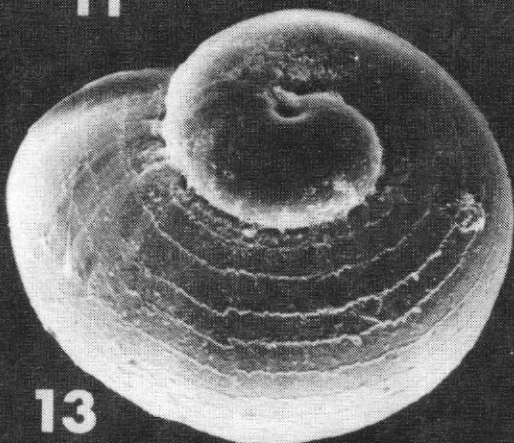
10



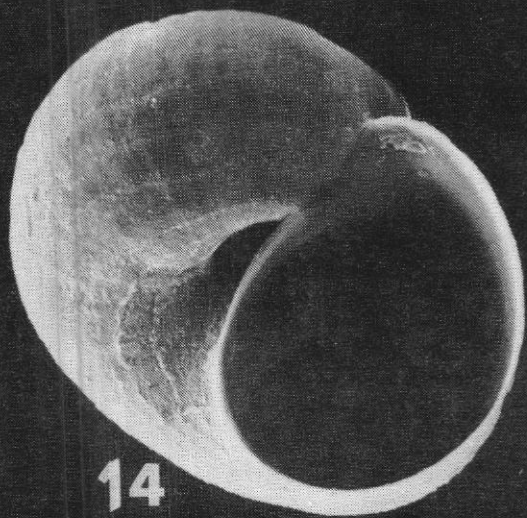
11



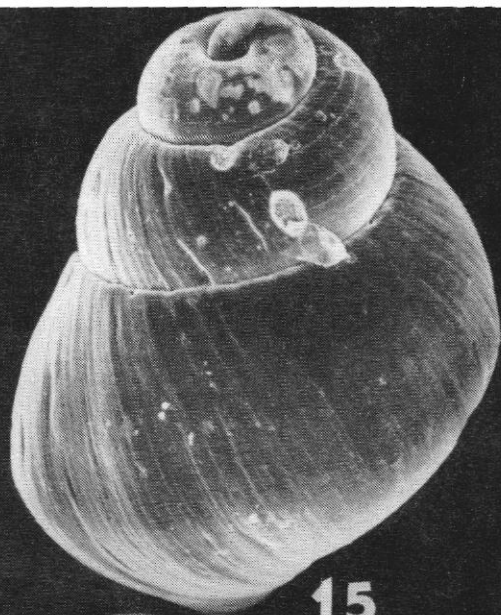
12



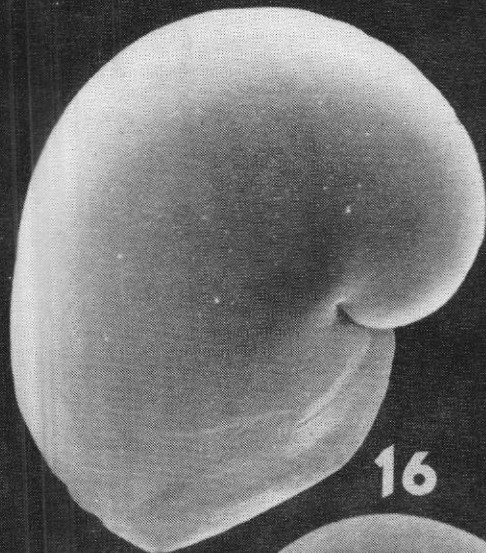
13



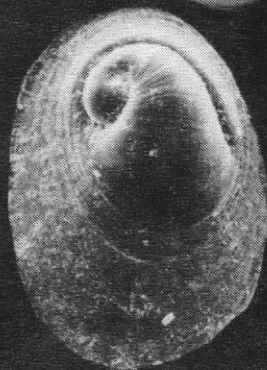
14



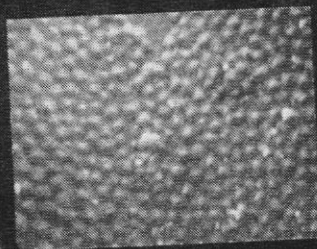
15



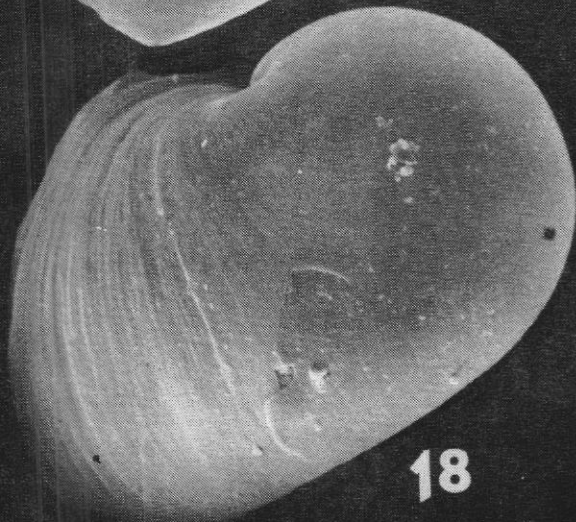
16



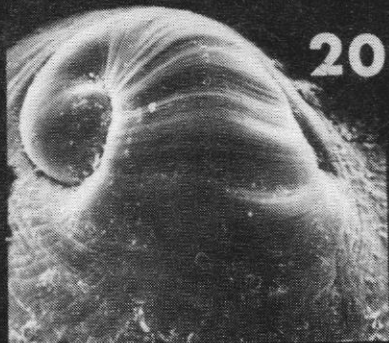
19



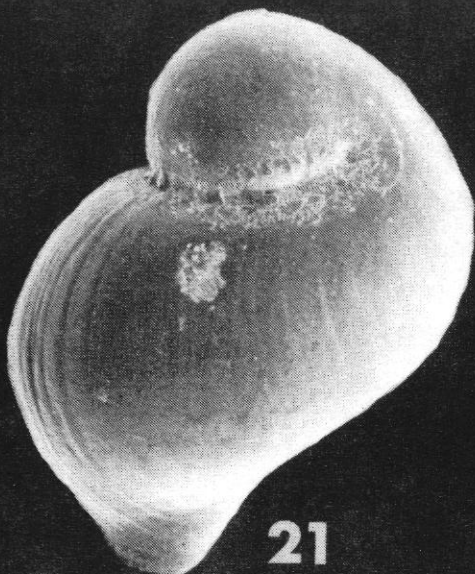
17



18



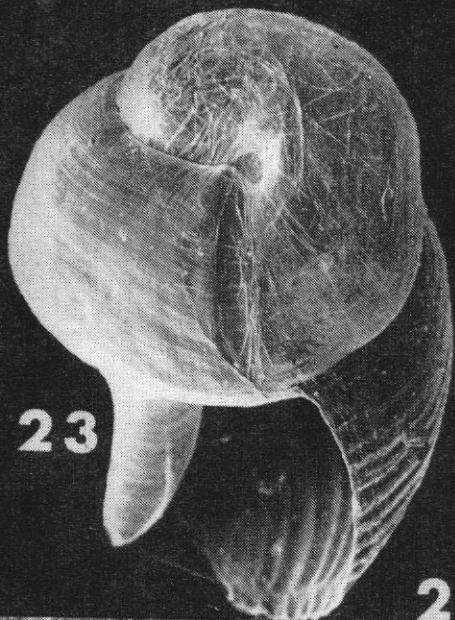
20



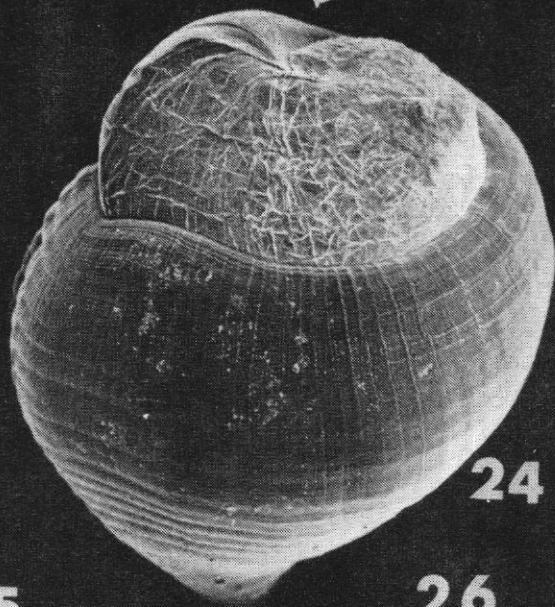
21



22



23



24

25

26

