

# Schild- und Furchenfüßer

(*Caudofoveata und Solenogastres*),

verkannte Weichtiere am Meeresgrund

von Dr. Luitfried v. Salvini-Plawen, Wien

Mit 71 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1971

## Inhaltsverzeichnis

1. Einführung mit geschichtlichem Überblick .....	5
2. Systematische Stellung .....	6
3. Die Schildfüßer (Caudofoveata) .....	12
3.1. Bau und Funktion der Organsysteme .....	13
3.1.1. Der Mantel oder das spiculatragende Integument .....	15
3.1.2. Der Fußschild und die Mantelhöhle .....	18
3.1.3. Die Muskulatur .....	20
3.1.4. Das Nervensystem und die Sinnesorgane .....	22
3.1.5. Das Ernährungssystem .....	23
3.1.6. Das Kreislaufsystem .....	28
3.1.7. Die Fortpflanzungsorgane .....	29
3.2. Lebensweise .....	30
3.2.1. Vorkommen und Nahrung .....	30
3.2.2. Bewegung und Atmung .....	32
3.3. Geographische Übersicht und System .....	34
4. Die Furchenfüßer (Solenogastres) .....	38
4.1. Bau und Funktion der Organsysteme .....	40
4.1.1. Der Mantel oder das spiculatragende Integument .....	40
4.1.2. Die Fußfurche und die Mantelhöhle .....	45
4.1.3. Die Muskulatur .....	50
4.1.4. Nervensystem und Sinnesorgane .....	53
4.1.5. Das Ernährungssystem .....	59
4.1.6. Das Kreislaufsystem .....	62
4.1.7. Die Fortpflanzungsorgane .....	63
4.2. Lebensweise .....	64
4.2.1. Vorkommen und Nahrung .....	66
4.2.2. Bewegung und Atmung .....	69
4.2.3. Fortpflanzung und Entwicklung .....	73
4.3. Geographische Übersicht und System .....	75
5. Die Bedeutung der Schild- und Furchenfüßer .....	82
6. Schrifttum .....	90
7. Stichwortverzeichnis .....	92

## 1. Einführung mit geschichtlichem Überblick

Es gehört (leider) keineswegs zu den Bildungslücken, wenn der Leser nichts von den Furchenfüßern oder Schildfüßern gehört hat, bevor er den vorliegenden Band zur Hand nahm, und es ist auch nicht zu verwundern, daß die etwas geläufigere, aber veraltet-falsche Bezeichnung Wurmmollusken (nicht Wurm Schnecken, welche eine Schneckengruppe darstellen) ebensowenig ein Licht in das Dunkel bringt, denn wir müssen feststellen, daß selbst Zoologen oft nicht mehr als den Namen kennen. Diese bedauerliche Tatsache liegt in Umständen verankert, welche es dem Fachmann erschweren, dem Laien aber bisher fast unmöglich machten, die beiden Tiergruppen kennenzulernen und sich von ihnen ein Bild zu formen. So gehören die Furchenfüßer und die Schildfüßer zu jenen Tiergruppen, welche durch ihre versteckte Lebensweise, durch ihre geringe Artenzahl und durch ihre vermeintliche Seltenheit so gut wie unbekannt sind.

Wenn wir das Wort „Weichtiere“ vernehmen, so verbindet sich mit diesem Begriff sofort eine Schnecke, eine Muschel, vielleicht auch ein Krake oder Kalmar (Kopffüßer), doch die Furchenfüßer oder Schildfüßer finden wir nicht einmal in „Brehms Tierleben“. Neueren Untersuchungen ist es nun gelungen, die Kenntnisse in mehrfacher Hinsicht zu erweitern, so daß die beiden Tiergruppen eine nicht zu unterschätzende Bedeutung erlangt haben, welche freilich weitgehend auf die reine Fachwissenschaft beschränkt ist. Wir werden jedoch im folgenden erfahren, daß sowohl die Furchenfüßer wie auch die Schildfüßer in Aufbau und Lebensweise recht interessante Vertreter der Weichtiere darstellen, welche nur lange Zeit verkannt waren.

Im Jahre 1844 beschreibt der schwedische Forscher S. L o v é n ein wurmförmiges Tier, welches er auf Grund des äußeren Aspektes mit den Kalkkörpern bei den Stachelhäutern (Echinodermata) einreicht; er nennt diesen Neufund daher auch *Chaetoderma nitidulum* („glänzende Borstenhaut“). Nach diesem Bekanntwerden dieses ersten Vertreters der Schildfüßer, dem Gemeinen Schildfuß, wird erst 1869 wieder ein verwandtes Tier vorgestellt, welches M. S a r s allerdings ohne nähere Angaben *Solenopus nitidulus* („glänzender Furchenfuß“) nennt; es wird 1875 von T. T u l l b e r g wiedergefunden und unter dem Namen *Neomenia carinata* (Kielmondling) beschrieben.

Nach anfänglichen Irrwegen über die systematische Zugehörigkeit der Tiere erkennen einige Forscher die nahen Beziehungen von *Chaetoderma* und *Neomenia* zu den Käferschnecken oder zu den Weichtieren allgemein, so daß schon 1876 H. v. I h e r i n g die beiden Arten als Aplacophora („nicht Schalentragende“) den Placophora (Käferschnecken) gegenüberstellt und beide in dem Überbegriff Amphineura zusammenfaßt; sie werden von J. W. S p e n g e l (1881) endgültig den Mollusken eingereiht. Nach dieser systematischen Festlegung erfahren sowohl die *Chaetoderma*-Arten (Schildfüßer) als

auch die *Neomenia*-Verwandten (Furchenfüßer) eine bedeutende Kenntnis-Erweiterung, welche durch Neubeschreibungen weiterer Formen bis 1918 anhält. Forschern wie A. Kowalevsky, G. Pruvot, A. Wirén und H. Heath, gelang es, einige Tiere lebend zu beobachten, H. Nierstraß, J. Thiele und N. Odhner stellen anhand reicher Materialien vergleichende Untersuchungen an, und G. Pruvot wie H. Heath können die ersten Beobachtungen über die Ei- und Larvenentwicklung verzeichnen.

In der Folgezeit trat leider wieder ein Forschungsstillstand ein, welcher erst 1940 aufgehoben wird (Baba, Stork, Leloup). Diese im Fortschritt der Kenntnis deutlich spürbare Lücke von 20 Jahren trug viel zur Unterbewertung und Verknennung von Furchenfüßer und Schildfüßer bei, welche immer noch als Aplacophora-Familien dem System eingereiht und teilweise sogar nicht als Weichtiere anerkannt wurden (Thiele). Mit den Untersuchungen von S. Hoffman, C. Boettger, M. Schwabl und L. v. Salvini-Plawen konnten aber schließlich einige Lücken ausgefüllt und unsere heutige Kenntnis erreicht werden; erst in dieser letzten Periode wurde auch die Gruppenverschiedenheit von Furchenfüßer und Schildfüßer richtig erkannt und die organisationsgemäße Einreihung in das Weichtiersystem vorgenommen.

## 2. Systematische Stellung

Zum Verständnis der systematischen Stellung von Furchenfüßern und Schildfüßern müssen wir uns zunächst über die allgemeine Einteilung der Weichtiere klar werden und uns etwas eingehender mit ihnen befassen.

Gehen wir von jenen Merkmalen der Weichtiere oder Mollusken aus, welche den Tierstamm gegen andere große Gruppen abgrenzen, so begegnen wir eigentlich nur wenigen stets gültigen Charakteren, welche uns eine sichere Bestimmung ermöglichen; diese Merkmale liegen nämlich in gewissen Organen, welche in bestimmtem Aufbau nur den Weichtieren zukommen. Erwähnt seien hierbei (vgl. Abb. 2, 3) die zu einem meist muskulösen Bewegungsorgan ausgebildete Tier-Unterseite (Fuß), die kalkabscheidende Rückenhaut mit je einer seitlichen Doppelfalte (Mantel) und der dadurch gebildete Mantelraum (Pallialraum) mit Fiederkiemen (Atemraum), die zwischen Mantel und Fuß verstreubende Dorsoventral-Muskulatur, die besondere Zungenraspel (Radula; fehlt bei Muscheln), der Komplex aus Keimdrüsen und Herzbeutel samt Ausführungsgängen, und das vierbahnige Hauptnervensystem (Tetraneurie).

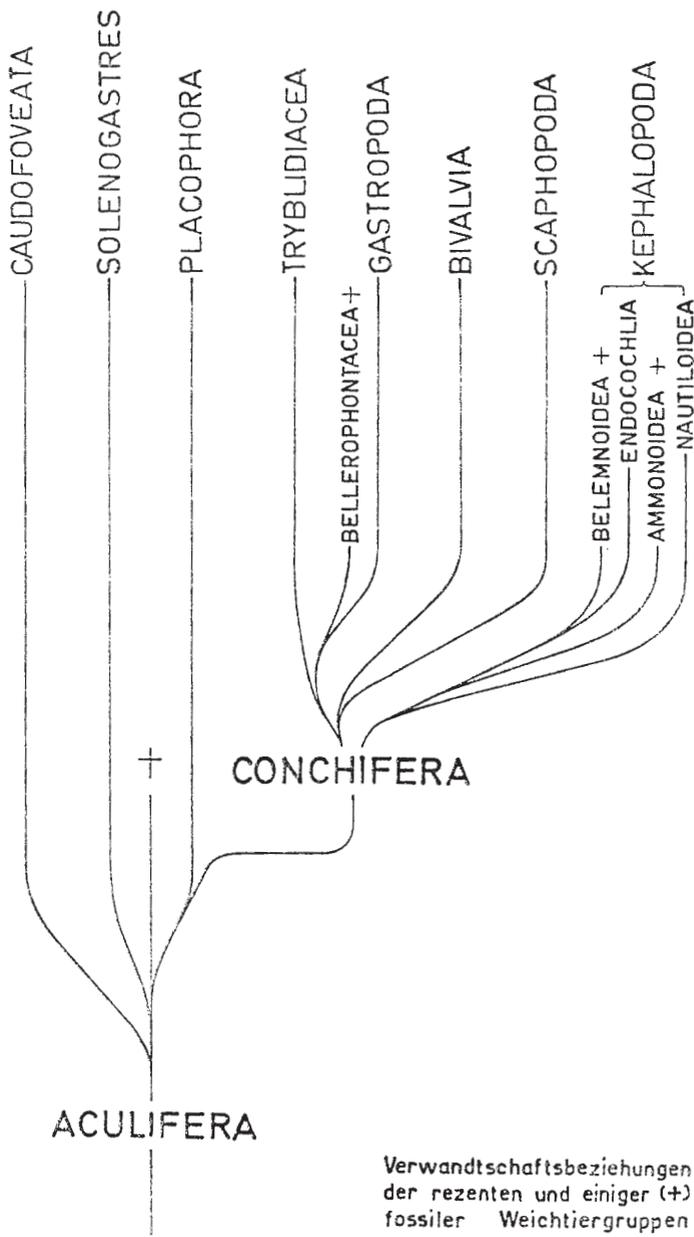
Bei einem Teil der Mollusken scheidet nun der Mantel großteils nur eine dicke Oberschicht (Kutikula) und einzelne in diese eingebettete Kalkkörper ab (Spicula), welche Gruppe als Stachel-Weichtiere (Aculifera) bezeichnet wird. Die weitaus größere Zahl jedoch, jene zusammengenommen zirka 124 000 Arten der Napfschaler (Tryblidiida), Schnecken (Gastropoda), Muscheln (Bivalvia), Grabfüßer (Scaphopoda) und Kopffüßer (Cephalopoda) hin-

gegen scheidet am Mantel eine charakteristische, feste und dreischichtige Kalkschale ab (Concha; welche längsgeteilt oder auch wieder rückgebildet sein kann); sie werden daher als Schalen-Weichtiere (Conchifera) zusammengefaßt. Beide Unterstämme der Mollusken, die Stachel- und die Schalen-Weichtiere, unterscheiden sich nicht nur auf Grund ihrer Mantelbedeckung, sondern weitere Merkmale der Aculifera (stets symmetrischer Bau, Nerven-Kommissur über den Enddarm, ohne Statozysten, Tentakel, Fermentstiel, Kiefer usw.) stehen jenen der Conchifera gegenüber (Nerven-Kommissur unter dem Enddarm, Kopfbildung mit Tentakel und vielfach Augen, mit Statozysten, häufiger Fermentstiel-Bildung, Kiefer, usw.). Letztere, die Schalen-Weichtiere, werden hierbei in die schon genannten fünf Klassen unterteilt, wogegen die Stachel-Weichtiere aber in die drei Klassen der Schildfüßer (Caudofoveata), der Furchenfüßer (Solenogastres) und der Käferschnecken (Placophora) aufgegliedert werden.

Unsere Betrachtung beschränkt sich im Folgenden somit allein auf jene rein marinen Weichtiere, welche mit einer sogenannten Stachelkutikula bedeckt sind, also noch keine einheitliche Schale entwickelt haben; die Käferschnecken, welche in den anschließenden Ausführungen ebenfalls ausgeklammert werden, besitzen in der Rückenmitte zwar bereits schalenartige Kalkplatten, welche aber unverschmolzen in Acht-Zahl auftreten und noch von einem Gürtel mit Stachelkutikula umgeben sind. Alle Vertreter der Stachel-Weichtiere sind früher auch gemeinsam (sinngemäß falsch) als Amphineura (irreführend als „Urmollusken“) bezeichnet worden.

Während auch bis in die jüngste Zeit Furchenfüßer und Schildfüßer in *einer* Gruppe als Wurmmollusken oder Aplacophora (fälschlich leider auch als Solenogastres allein) zusammengefaßt waren, mußten nun die Schildfüßer als eigene Klasse herausgelöst werden und als Caudofoveata den Solenogastres (im wahren Sinn) und Placophora gleichgestellt werden. Wie wir im Lauf unserer Ausführungen noch im einzelnen genau erfahren werden, müssen sich die Schildfüßer viel früher von der gemeinsamen Stammform abgespalten (vgl. S. 85 ff und Abb. 1) und sich offensichtlich fast ausschließlich durch Rückbildungsentwicklung zu den heutigen Formen herausdifferenziert haben, Käferschnecken und Furchenfüßer haben sich hingegen erst etwas später selbständig entwickelt (wobei schließlich die Schalen-Weichtiere aus der Käferschnecken-Gruppe abgeleitet werden müssen; vgl. Abb. 1).

Zum Verständnis der Organisation der beiden zu besprechenden Tiergruppen muß noch ein weiterer Zusammenhang als Voraussetzung dienen: Wenn wir von der gut fundamentierten Vorstellung ausgehen, daß die Weichtiere von plattwurmähnlichen Vorfahren abstammen (vgl. S. 83 ff), so haben diese Ahnen auf ihrem Entwicklungsweg verschiedenste funktionell bedingte Veränderungen erfahren, welche sie schließlich zu dem werden ließen, was wir heute generell als Weichtier definieren. Unsere Vorstellungen bezüglich der ursprünglichen äußeren Gestalt (Habitus) betreffen hierbei besonders die Ausbildung des Mantels, welcher den gesamten Körper überdeckte und seiner peripheren Falte, welche den Mantelraum mit den Kiemen überdacht; zusätz-



Verwandschaftsbeziehungen  
 der rezenten und einiger (+)  
 fossiler Weichtiergruppen

Abb. 1. Die stammesgeschichtliche Aufspaltung der Weichtiere

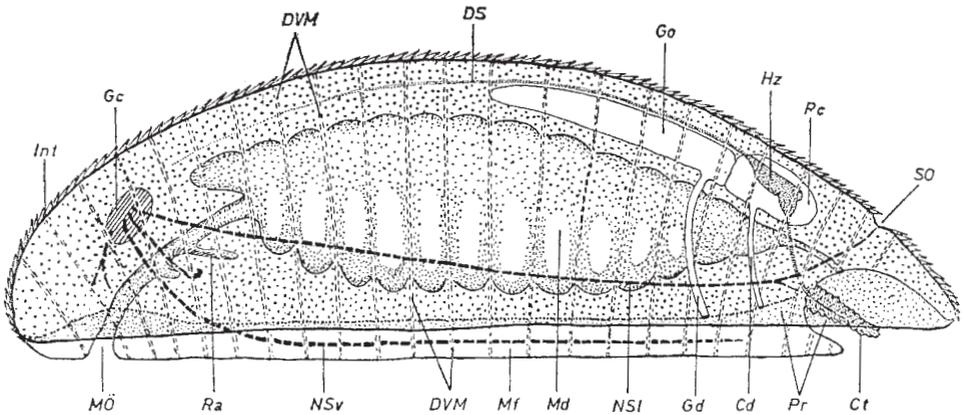


Abb. 2. Rekonstruierte Stammform der Weichtiere in Seitenansicht. Cd Coelomodukt, Ct Fiederkieme, DS dorsaler Blutsinus, DVM dorsoventrale Muskelstränge zwischen Mantel und Fuß, Gc Gehirnganglion, Gd Geschlechtsausführgang (Gonoduct), Go Keimdrüse, Hz Herz, Int Körperdecke mit Kutikula und Kalkkörpern, Md Mitteldarm mit seitlichen Ausbuchtungen, Mf Fuß, MÖ Mundöffnung, NSI u. NSv Nervenlängsstämme des Körpers, Pc Herzbeutel, Pr Mantelraum (wohl nur U-förmigem Hinterende), Ra Radula, SO terminales Sinnesorgan

lich war die Fähigkeit erworben worden, eine schützende Oberhaut (Kutikula) und Kalkkörper abzuscheiden. Dieser „Urmollusk“ war also schon ein Stachel-Weichtier (Abb. 2, 3), und er vereinigte alle jene Merkmale, welche wir heute durch die vergleichende Anatomie bei verschiedenen Vertretern oder gar Gruppen als ursprünglich erkennen können: ein abgeflachter Körper mit einem Mantel, welcher Stachelkutikula abscheidet; an der Unterseite ein flächiger muskulöser Kriechfuß, welcher zumindest hinten vom Mantelraum mit zwei Fiederkiemen umgeben ist; eine dreischichtige Körpermuskulatur mit reihig angeordneten, verstreubenden Dorsoventral-Strangpaaren zwischen Mantel und Fuß sowie mit einem seitlich in der Mantelfalte verlaufendem Längsmuskelstrang (Einrollmuskel: *Musculus longitudinalis*); Verdauungstrakt mit breiter Radula und mit seitlichen Darmausbuchtungen; Nervensystem aus Schlundring und vier zelligen Längsbahnen, welche unter sich durch zahlreiche Brücken verbunden sind; Keimdrüse und Herzbeutel mit je einem Paar Ausführgängen; getrenntgeschlechtliche Tiere ohne Begattung.

Diese kurz skizzierte Organisation des sogenannten Urmollusken müssen wir vor Augen haben, wenn wir die Vorgänge verstehen wollen, welche einerseits zu den Schildfüßern und andererseits zu den Furchenfüßern geführt haben. Betrachten wir nämlich Vertreter beider Gruppen (Abb. 4, 5), so müssen wir feststellen, daß sie besonders im Habitus weitgehend von dem abweichen, was wir als Stammform der Weichtiere umrissen haben; diese Tatsache und die untereinander ähnliche Körperform haben auch mit dazu geführt, daß sie lange als *eine* Gruppe, als Aplacophora oder Wurmmollusken

Abb. 3. Rekonstruierte Stammform der Weichtiere von oben. Bezeichnungen wie in Abb. 2

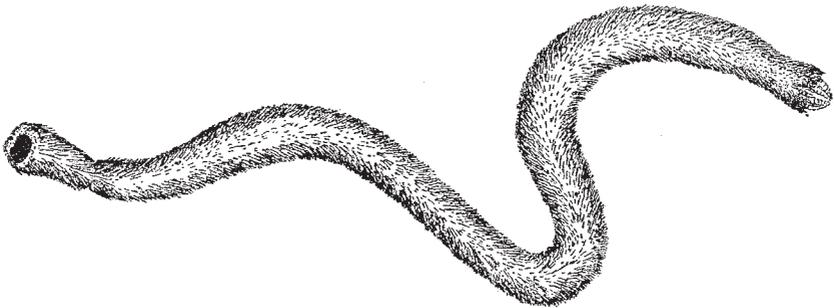
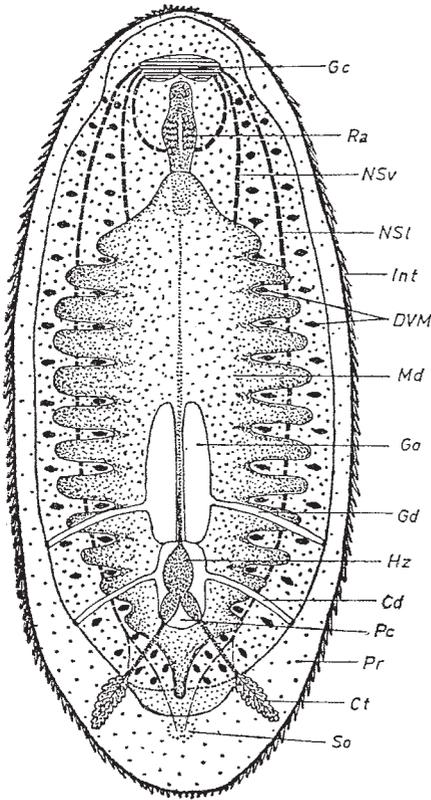


Abb. 4. Schildfüßer: *Chaetoderma nitidulum* (Gemeiner Schildfuß)

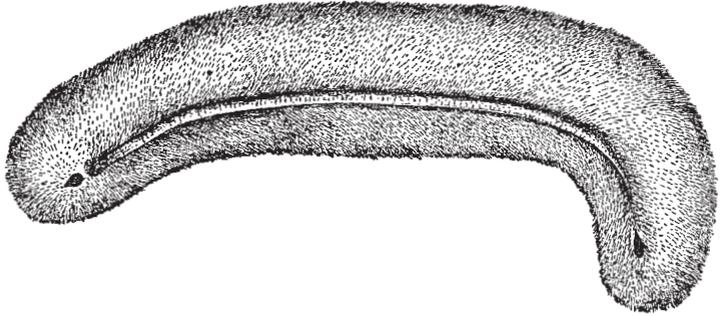


Abb. 5. Furchenfüßer: *Pachymenia abyssorum* (Sohlenfuß). Kombiniert nach Heath

zusammengefaßt wurden. Die Käferschnecken (Abb. 6), die dritte Klasse der Stachel-Weichtiere mit zirka 1000 Arten, haben den ursprünglichen Habitus hingegen meist beibehalten, wenn sich auch durch ihre Lebensweise in der Brandungszone am Mantel acht gegeneinander bewegliche Schalenplatten als Schutz entwickelt haben, was natürlich auch weitere Veränderungen (besonders in der Muskulatur) mit sich brachte.

Wir können also zusammenfassend festhalten, daß sich aus plattwurmähnlichen Vorfahren durch besondere Lebensweise der Molluskenstamm differenziert hat, welcher mit seiner ursprünglichen Organisation als Stachel-Weichtiere durch die drei verschieden weiterentwickelten Gruppen Schild-

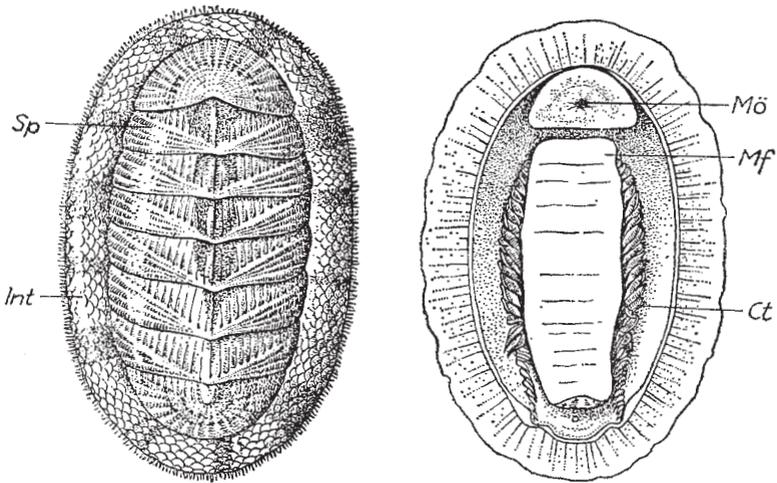


Abb. 6. Käferschnecken: *Chiton* sp., links von oben; rechts von unten. Aus Grassé  
Ct Fiederkiemen, Int Mantelzone mit Kutikula und Kalkkörper, Mf Fuß, Mö Mundöffnung, Sp Schalenplatten