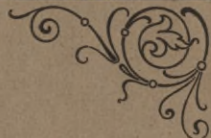
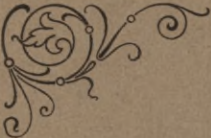


944/
113



DR. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.


Dritter Band. Supplement
Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

113., 114. u. 115. *Lieferung.*



Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung.

1911.



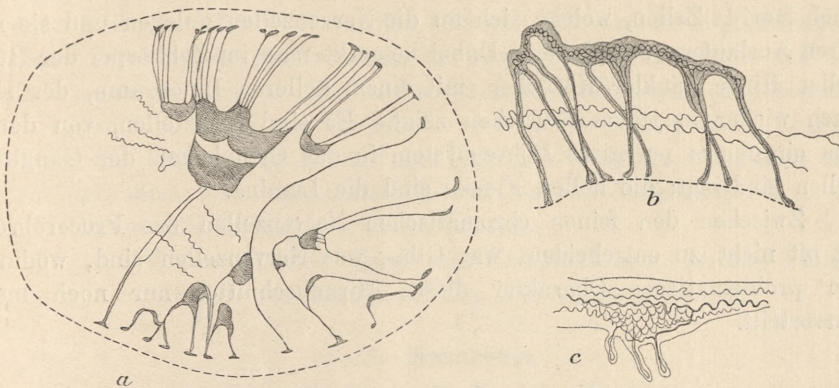


3962

sogar die Buccalconnective stecken in je einem dicken, pyramidalen Muskel, der von unten dem Hirn, bzw. dessen Neurilem ansitzt.

Von den Bindegewebszellen dieses Neurilems heben sich die, welche die Nerven direkt umhüllen oder zu den peripherischen Neurofibrillennetzen in Beziehung treten, als besondere Begleitzellen, wie sie Smidt nennt, heraus. Der Autor rechnet sie bereits zur Glia, ich möchte sie dem Neurilem zuweisen. Diese Zellen sind abgefacht mit glatten Ausläufern, die wohl untereinander netzförmige Verbindungen eingehen. Im allgemeinen ist die Richtung der Ausläufer senkrecht zu der der Nervenzüge. So umstricken und umschnüren sie die Nerven und Ganglien und geben ihnen festen Halt. Unter der Radula, wo das Neurofibrillennetz der Längsachse des Körpers folgt, ziehen die Ausläufer zwischen den

Fig. 91.



Neuroglia aus den Nerven von *Helix pomatia*. a Nervenquerschnitt mit Gliazellen. b Teil einer Nervengliazelle. c Fibrillennetz in einer solchen.

Nach H. Smidt.

verschiedenen Lagen des Netzes in langen Zügen quer herüber, ein typisches Beispiel.

Die Glia oder das intranervöse Bindegewebe ist teils durch seine Anordnung, teils durch seine histologische Struktur scharf vom Neurilem unterschieden; es erhält erhöhte Festigkeit durch eingelagerte Fibrillen, die oft nur durch genaue Analyse von den Nervenfibrillen zu unterscheiden sind.

Über die Glia hat auf Grund der allgemeinen Arbeiten über die Struktur bei den Wirbellosen von Retzius, Apáthy u. a., bei den Stylomatophoren besonders H. Smidt gearbeitet, der die Angaben von Nabias (s. o.) vertieft (1140).

Die Nerven zerfallen, wenn man einen Querschnitt betrachtet, in eine Anzahl von Prismen, die radiär angeordnet sind. Jedes Prisma ist umspannen von der bindegewebigen Glia, deren Ausläufer sich mit verbreiterten Füßchen an der Neurilemscheide anheften. Die Bindegewebszellen

sind von den oft wellig gebogenen Fibrillen durchsetzt, oft so fein, daß die Füßchen kaum als Anschwellungen hervortreten. Fraglich bleibt, ob die Fibrillen durchweg noch von einem Plasmaüberzug umhüllt sind, was ebenso von den Neurofibrillen zu gelten scheint. Deren Bündel verlaufen nicht nur in den durch die strahligen Scheidewände gebildeten Lücken, sondern auch in der Mitte. Die Scheidewände sind nicht scharf voneinander getrennt, sondern die Zellen greifen bisweilen von der einen auf die andere über. Dabei sind die Zellen sehr in die Länge gestreckt, in der Richtung des Nerven, ja es scheint, daß sie voneinander nicht getrennt sind, sondern ein Syncytium bilden.

Ein solches Syncytium durchsetzt nun auch die Ganglien selbst. Bei Betrachtung eines frischen Cerebralganglions, etwa von *Helix incarnata*, sieht man während des Absterbens ein gleichmäßiges Netzwerk mit runden Ausschnitten, in denen die Nervenzellen liegen. Die feinere Analyse zeigt nach Smidt Zellen, welche sich an die Nervenzellen anlegen und sie mit ihren Ausläufern umspinnen. Dabei bemerkt man im Zellkörper der Hüllzellen Ringe dunkler Körnchen, mit einem helleren Innenraum, der sich auch wieder in jedem Körnchen zeigt. Es sind Haftstellen, von denen aus ein feines nutritives Röhrensystem in das Cytoplasma der Ganglienzellen eindringt; die hellen Flecke sind die Lumina.

Zwischen den feinen chromatischen Nervenzellen des Procerebrons ist oft nicht zu entscheiden, was Glia-, was Nervenzellen sind, wodurch der problematische Charakter dieses Hirnabschnittes nur noch mehr hervortritt.

V. Die Verdauungsorgane.

(XVII—XIX.)

Beim Fressen bildet im allgemeinen der Kiefer den Eingang in die Mundhöhle und den Anfang des Darmkanals. Wo er in der Ruhe ein Stück nach innen liegt, entsteht eine Art Vorhöhle. Im Tode wird sie nicht selten schnauzenartig vorgestreckt und ausgestülpt. Bei manchen Formen, *Boettgerilla* u. a., verengert und verlängert sie sich zu einem Mundrohr. Und wenn beim Wegfall des Kiefers, d. h. bei Raublungenschnecken, das Mundrohr ausgestülpt wird, dann erscheint es rüsselartig, daher denn Sarasins bei *Atopos-Rathousia* geradezu von einem Rüssel reden. Es bleibt aber wohl noch dahingestellt, ob und inwieweit das Rohr zum Aussaugen des Beutetieres benutzt wird. Das weite Herausschieben der Radula, wie es von *Testacella* abgebildet wird, fällt unter den gleichen Gesichtspunkt. Es ist vielleicht möglich, daß auch im Leben bei Raublungenschnecken ein solches Vorstrecken dazu dient, das Innere einer Gehäuseschnecke auszunutzen. Im ganzen aber hat mancherlei Abbildungen von vorgestreckten Mundwerkzeugen gegenüber Vorsicht zu walten.

Wir haben also im höchsten Falle die Mundhöhle oder den Vormund vor dem Kiefer, die Buccalhöhle hinter dem Kiefer, die nicht weiter vom Pharynx, in den die Speicheldrüsen münden, abgesetzt ist, und den Darm mit der Leber oder Mitteldarmdrüse, für welche der neuerdings, z. B. von R. Hesse, angewendete indifferente Name Darmsäcke vielleicht die passendste Bezeichnung ist.

Wenn der Darm auch niemals die Länge erreicht, wie bei Vorderkiemern, so fehlt es ihm doch nicht an mannigfacher Gliederung in Schlund, Kropf, Magen, der wieder verschiedentlich differenziert sein kann, Dünndarm und Enddarm oder Rectum. Dazu kommen allerlei Anhänge, die indes nur sprungweise auftreten und noch der näheren Bearbeitung und Deutung bedürfen; der Magen kann zweierlei Ausstülpungen tragen, einen geraden Blindsack, der sich vielleicht auf den Krystallstielsack mancher Prosobranchien und Lamellibranchien beziehen läßt, und einen gekrümmten Blindsack, der auf das Spiralcoecum der niederen Prosobranchien und der Cephalopoden zurückgehen dürfte und zu den Lebergängen in Beziehung tritt, wiewohl hierüber die Ansichten noch nicht geklärt sind. Endlich kann an der Grenze von Mittel- und Enddarm noch ein Blinddarm auftreten, der vermutlich eine andere morphologische Bedeutung hat (s. u.) Dazu kommen allerlei Skulpturen im Inneren.

Für die Verdauung sind gerade die Untersuchungen an den Pulmonaten in neuerer Zeit von hervorragender Bedeutung geworden.

a) Die Mundhöhle.

Der Raum vor dem Kiefer ist in den meisten Fällen unbedeutend. Unter Umständen fehlt er ganz, z. B. bei *Siphonaria*, wo die Mundöffnung unmittelbar in den Pharynx führt (Plate). Wo er vorhanden ist, wird er von der Innenseite der Mundlappen und der sie verbindenden, meist glatten oder auch längsgefältelten Haut des Bodens begrenzt. Oben ragen bei den Landformen die Papillen, welche den Bogen des Mundeingangs begrenzen, hinein, nicht selten so, daß ein scharfer Unterschied zwischen denen, die regelrecht außerhalb, und denen, welche in der Ruhe innerhalb liegen, sich in der Pigmentierung ausdrückt, insofern die letzteren blaß bleiben. Bei manchen Formen aber prägt sich eine schärfere Mundhöhle aus; so beschreibt Beutler bei *Paryphanta* eine unregelmäßige sternförmige Spalte, deren senkrechter Durchmesser schräg steht. Er ist nach oben links verschoben, weil der Anfang des Darmkanals, einschließlich des Pharynx, eine entsprechende Drehung erfahren hat. Bei *Boettgerilla* und *Chrysalidomilax* bildet die Mund- oder Vorhöhle einen schmalen, spaltförmigen Raum, der senkrecht orientiert ist. Bei Raublungenschnecken kommt es vor, namentlich bei *Atopos*, daß der Ösophagus nicht dem Pharynx oben aufsitzt, sondern vielmehr der letztere, vorn verengert, eine untere Ausstülpung des Ösophagus darstellt. In diesem

Falle erscheint die Mundhöhle einfach als der vorderste Abschnitt des Schlundrohrs vor dem Pharynx.

Das Sempersche Organ, soweit es vorhanden ist, gehört zur Mundhöhle.
Histologisches.

Der Hauptunterschied von der Haut liegt in der Verstärkung der Cuticula. Sempers Angabe, daß in der Mundhöhle der Pulmonaten noch ein Streifen Flimmerepithel vorkommt, bezweifelt Plate wenigstens für *Daudebardia*, denn die dicke Cuticularauskleidung spricht dagegen. Hier ist Nachprüfung erwünscht. An die äußere Haut erinnern indes noch Drüsenzellen, die vereinzelt angegeben werden. So liegen bei *Oncidiella* nach v. Wissel zahlreiche, eiförmige Drüsenzellen unter dem Cylinderepithel, das sie mit ihren Hälsen durchbrechen. Bei *Testacella* bemerkte Lacaze-Duthiers solche im Mundrohr, die sich stärker mit Tinktionsmitteln färben. Plate findet, daß bei *Oncidium* das kubische Epithel, das unter der glatten Cuticula liegt, sich in Falten legt, und daß die Spitze einer solchen Falte unter Umständen bis an die Oberfläche der Cuticula reicht, wobei die obersten Zellen größer werden und vielleicht sekretorisch werden. Bei geringerer Faltung können auch Zellstränge vom Epithel aus die Cuticula durchbrechen, je nach den Arten wechselnd. Für das Mundrohr von *Oncidium* gibt Stantschinsky starke Ringmuskulatur an. Über die Innervierung s. o.

b) Der Kiefer.

Er bildet die Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx.

Bei manchen Pulmonaten, *Amalia* z. B., zeigt die Decke der Buccal- oder Pharynxhöhle einen mehr oder weniger derben, gelblichen oder bräunlichen Cuticularbelag, der auch ohne Präparation und Mikroskop ins Auge fällt. Auf ihn ist wohl der Kiefer als eine Verdickung am vorderen Rande zurückzuführen. Charakteristisch für den Kiefer der Pulmonaten ist seine mediane Lage. Wo er vorkommt, ist er ein quer herüber gespannter Bogen. Halbiert durch Spaltung in der Mittellinie, erscheint er bloß in der Entwicklung bei ganz jungen *Limax* nach Wiegmann, trotzdem gerade hier nachher die Mitte als besonders starker Zahn vorspringt (Textfig. 92 A). Zwei getrennte seitliche Kiefer kommen vielleicht bei *Siphonaria* vor (s. u.). Dagegen kann der Kiefer in eine Menge einzelne Platten zerlegt sein, die entweder durch einfache Aneinanderlagerung den Bogen bilden oder sich dachziegelartig von der Seite her übereinanderschieben. Durch Verschmelzung derartiger Strukturen entsteht der gerippte Kiefer, an welchem die Rippen unten zahnartig vorzuspringen pflegen, nach demselben Prinzip, wie bei dem erwähnten Limaxkiefer die mediane Verwachungsstelle nachher den stärksten Vorsprung bildet. Doch fehlt auch der umgekehrte Fall nicht, wonach bei einer eigentlich oxygnathen Form die Mitte nicht den vorspringenden Zahn, sondern eine Einbuchtung bildet, so bei *Zonites ferreus* Morse nach Binney (Textfig. 92 D)

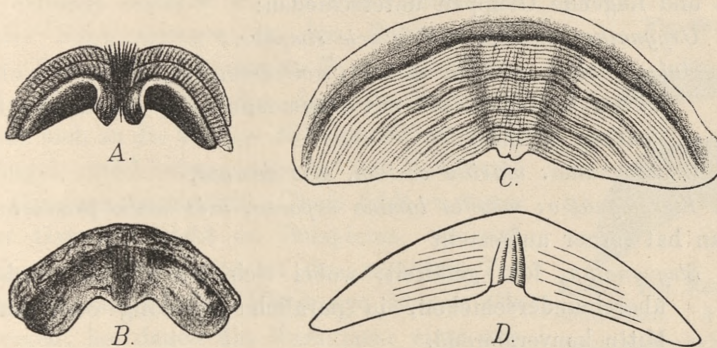
Entsprechend kann die Mitte wechseln bei Formen, wo der Kiefer aus einzelnen Schindeln besteht, die nach der Mediane zu mit den Seiten konvergieren.

In anderen Fällen, wie bei kleinen Pupeen, behält der Kiefer eine vollkommen glatte Oberfläche, so daß erst bei Vergrößerung die Streifung hervortritt. Denn diese, in der Verlängerung der Epithelzellen, von denen die Bildung ausgeht, fehlt wohl niemals.

In vielen Fällen wird die glatte Oberfläche dadurch unterbrochen, daß die Mittellinie vorspringt, indem beide Hälften nicht in einer Ebene liegen, sondern unter stumpfem Winkel nach vorn konvergieren.

Zu der vertikalen Streifung gesellt sich häufig eine gröbere horizontale, die dem unteren Rand oder der Schneide parallel läuft. Sie beruht wohl auf periodischem Wechsel in der Abscheidung des Kiefers,

Fig. 92.



Kiefer von Zonitiden. A *Limax maximus* jung. B *Limax flavus*, normal. C *Parmarion dubius*, individuell mit gespaltene[m] Zahnvorsprung. D *Zonites (Hyalina) ferreus*.

(A und C nach Wiegmann, B nach Taylor, D nach Binney.)

ähnlich wie etwa die Rippen des Periostracums der Schale. Sie bringen es manchmal zu Wege, daß ein Bogen in mittlerer Höhe dunkler braun erscheint, als die Schneide selbst. Bisweilen ziehen solche Zuwachsstreifen nicht der Schneide parallel, sondern kreuzen die senkrechte Faserung so, daß sie, untereinander parallel, von der Mitte nach außen zum oberen Rande aufsteigen, wie bei *Helicodiscus lineatus* Morse nach Binney, der jetzt unter den Heliceen steht. Ihre Richtung wird wohl durch das stärkere Wachstum der mittleren Teile und die allmähliche Verbreiterung des Kiefers nach den Seiten bedingt.

Der Umriß des Kiefers wechselt ziemlich stark namentlich durch die Form des oberen Bogens. Während die Schneide entweder eine flach gebogene, glatte oder mit vorspringenden Zähnen besetzte Linie bildet oder aber aus zwei flachen Bogen besteht, die in der Mitte zusammenstoßen, bildet der obere Umfang bald einen stärker gewölbten Bogen, bald weicht er von dieser einfachen Linie ab. Er verflacht sich so, daß er

unter Umständen in der Mitte einsinkt, so daß der Kiefer an den Seiten seine größte Höhe hat, vermutlich unter Einwirkung seitlicher Muskelverstärkung. Bei manchen Basommatophoren, auch bei *Hyalimax*, bezieht sich diese Umformung nur auf die mittlere Partie, so daß sich an den typischen eigentlichen Kiefer noch schmalere Seitenteile anschließen, die weiter nach unten reichen, wodurch der Kiefer dreiteilig erscheint.

Bisweilen bildet umgekehrt der obere Rand einen fortlaufenden Bogen, während die Schneide seitlich Ausladungen zeigt.

Bei den elasmognathen Kiefern schließt sich die Gaumenplatte meist so an, daß sie vorn sich nach unten wendet, um auf die Schneide zu stoßen und diese zu verstärken. Es bleibt dann hinter dem eigentlichen Kiefer eine Vertiefung für Muskelinsertion, und das Gebilde erhält Ähnlichkeit mit dem Cephalopodenkiefer.

Moersch hat die Kieferform zur Einteilung der Stylommatophoren benutzt und folgende Gruppen unterschieden:

Oxygnatha: maxilla laevis, acie simplice,

Aulacognatha: maxilla sulcata, acie crenulata, nach Fischer mit glatter Schneide, oft mit Gaumenanhang, der an die Elasmognathen erinnert,

Odontognatha: maxilla costata, acie dentata,

Elasmognatha: maxilla lamina expansa, acie medio producto.

Man hat ferner aufgestellt

Stegognatha, fein gefältelt, wobei sich die Falten dachziegelig übereinanderschieben, in paralleler Stellung oder nach der Mitte konvergierend,

Goniognatha, aus großen, mehr oder weniger isolierten Platten zusammengesetzt, die sich ebenfalls dachziegelartig übereinanderschieben, zu beiden Seiten einer dreieckigen Mittelspitze.

Taylor redet von den Limnaeiden als *Trignatha* und stellt unter den *Monognatha* noch die *Pycnognatha* (*Vallonia*) und *Leiognatha* (*Pupa*) auf, jene mit dicht gestreiftem, diese mit glattem Kiefer.

Dazu noch

die *Agnatha* oder Raublungenschnecken.

Bei den meisten derselben fehlt der Kiefer in der Tat. Doch fand unter den Testacelliden Pfeffer bei *Daudebardia* noch einen Kieferrest, den Plate bestätigte. Auch hier besteht das schmale, leicht bogenförmig gekrümmte Gebilde aus zwei Chitinplatten, die im spitzen, von Muskeln erfüllten Winkel zu einer glatten Schneide zusammenstoßen. *Daudebardia* oder *Libania Saulzyi* bildet durch die weiche Beschaffenheit des kleinen Kiefers den Übergang zu den agnathen Testacellen. Der Mangel des Kiefers hängt mit der Nahrung zusammen, da die Regenwürmer ganz verschlungen werden, während der Kiefer sie stückweise zerschneiden würde. Bei *Plutonia*, die einen wohlentwickelten oxygnathen Kiefer hat, wird das vermieden durch eine sekundäre zartere Platte, welche sich

hinten an den Kiefer anlegt und nach unten vorspringt. Selenites hat noch einen oxygnathen Kiefer von eigentümlicher Struktur (Textfig. 93).

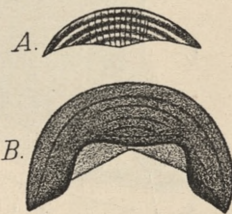
Wie bei *Daudebardia*, wurde auch bei *Oncidiella* der Kiefer zunächst von Cuvier übersehen, von Binney, Joyeux-Laffuie, Dall, Semper, Plate aber nachgewiesen. Die Abwesenheit erfordert jedesmal eine vorsichtige Untersuchung, weil die Agnathen sich aus den verschiedensten Familien rekrutieren. So wenig als man die Agnathie, die auch unter den Basommatophoren nicht fehlt, in phylogenetischem Sinne verwenden darf, so zurückhaltend muß man sein in der Beurteilung des Kiefers überhaupt. Namentlich kann bei schwächerer Ausbildung etwa der Zusammenschluß einzelner Plattenelemente leicht verschiedene Richtung einschlagen, so daß ein glatter und ein schwach gerippter oder gezählelter Kiefer sich bei nächst verwandten Formen finden, so gut wie unter den Oxygnathen an die Stelle des mittleren Zahnes ein Ausschnitt treten kann. Für *Physa fontinalis* zeichnet R. Lehmann starke individuelle Schwankungen in den Zähnen und Rippen. Besonders ausgeprägte Typen allerdings, wie der elasmognathe oder der Limnäenkiefer, bei denen sich an die kräftige Mittelpartie schwache Seitenflügel anschließen, bleiben auf bestimmte engere Gruppen beschränkt. Doch fehlt es unter anderen Gruppen nicht an Beispielen, wo sich eine kleine Gaumenplatte an den mittleren Teil der Schneide anschließt. Überhaupt können alle die Formen, bei denen die Muskulatur nicht einfach an die Außenfläche sich ansetzt, sondern in deren Spalt eindringt, in diesem Sinne genommen werden. Sie stellen Übergänge dar, und bei ihnen kann wieder die hintere Platte zu allerlei Unregelmäßigkeiten führen.

Im einzelnen stellt sich der Kiefer bei den verschiedenen Gruppen etwa so:

Soleoliferen.

Von Soleoliferen ist *Atopos* agnath, ebenso die Oncidiiden mit Ausnahme von *Oncidiella*. *O. celtica* hat nach Joyeux-Laffuie einen fast glatten Kieferbogen, während die Arten, welche v. Wissel untersuchte, eine ganz unregelmäßige Zusammensetzung aus einzelnen, an der Basis verschmolzenen Elementen zeigen (Textfig. 94 A), die wohl erst den Anfang der Bildung überhaupt kennzeichnen. Der Mangel des Kiefers steht wohl im Zusammenhang mit der weit nach vorn gerückten Einmündung des Ösophagus in den Pharynx. Chitinleisten, die hinter dieser Mündung in der Wandung des Schlundkopfes beschrieben werden, gehören wohl im allgemeinen zur Cuticularauskleidung des ganzen Raumes, können aber nicht auf einen Kiefer bezogen werden (s. u.). *Vaginula* hat einen aus Platten zusammengesetzten, goniognathen Kieferbogen, dessen einzelne

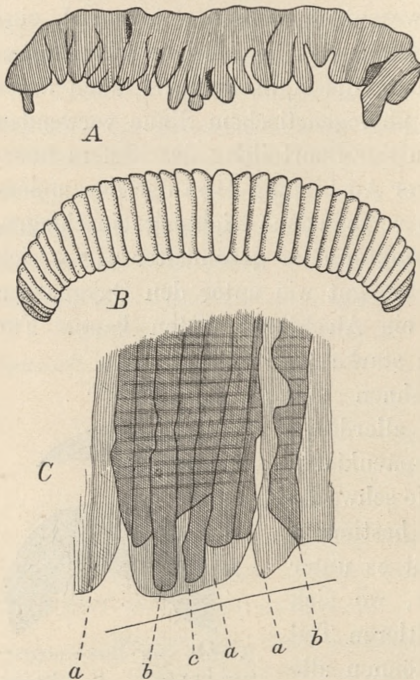
Fig. 93.



Kiefer von Raublungenschnellen. A *Selenites* (nach Binney). B *Plu-tonia* (nach Simroth).

Glieder bald regelmäßig von der Mitte nach den Seiten zu abnehmen, wie es Robbins und Cockerell von *V. Agassizi* zeichnen, bald im einzelnen sehr unregelmäßig entwickelt sind, nach der Angabe von Strebel und Pfeffer bei *V. mexicana* (Textfig. 94 B u. C).

Fig. 94.



Kiefer von Soleoliferen. A *Oncidiella marginata*. B *Vaginula Agassizi*. C *Vaginula mexicana*, mittlerer Teil stärker vergr.

a, b, c Rippen verschiedenen Grades.

A nach v. Wissel. B nach Robbins und Cockerell. C nach Strebel und Pfeffer.

Basommatophoren.

Für die Basommatophoren fehlt die Berücksichtigung des Kiefers z. B. für *Miratesta* und *Protancylus*. Agnath sind *Gadinia* und *Amphibola*. Am einfachsten ist wohl der Kiefer der Ancyliiden. Nach Uličný hat *A. fluviatilis* einen Kieferbogen, der den Umfang des Mundes so weit umfaßt, daß nur der unterste Teil freibleibt. Er besteht aus einzelnen oblongen Platten, die durch Zwischenräume voneinander getrennt sind. Oben in der Mitte bilden sie eine Reihe, seitlich häufen sie sich, daß wohl sechs nebeneinanderliegen jederseits, nach unten nehmen sie an Zahl wieder ab (Textfig. 95 A). Bei *A. lacustris* wird ein ähnlicher Bogen gebildet, aber nur als eine Reihe länglicher Elemente, die dicht aneinanderschließen (Textfig. 95 B).

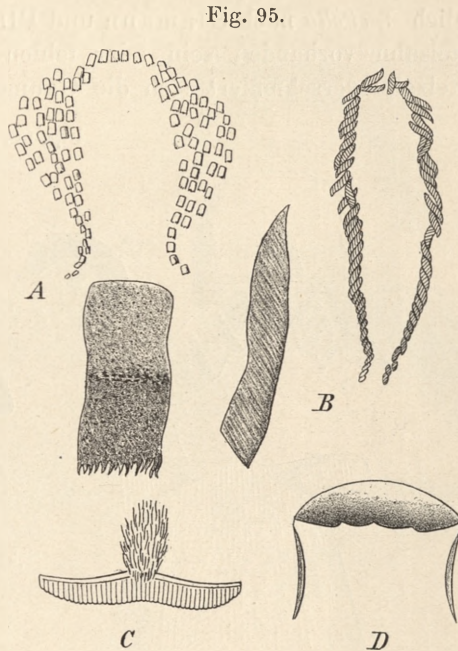
Gundlachia schließt sich nahe an *A. fluviatilis* an, nach Hedley und Suter, doch bleiben die Seitenteile schmaler. Wenn also diese in der Zusammensetzung aus einzelnen Platten übereinstimmend erscheinen, so beschreibt doch André einen einheitlichen Bogen, allerdings mit wenig regelmäßigen festeren Elementen bei *Ancylus*. Es scheint, als ob die einzelnen Stücke bereits durch einen zarten Cuticularbogen zusammengehalten würden. *Otina* und *Latia* haben einen unbedeutenden zusammenhängenden Kiefer nur an der Decke. Nach Fischer sind die Otiniden sogar elasmognath. Für *Siphonaria gigas* gibt Haller zwei starke seitliche Kiefer an. Doch fehlt der Nachweis, ob sie nicht durch einen schwächeren Bogen oben verbunden sind, wodurch sie sich an *Ancylus fluviatilis* anschließen würden. Plate fand bei *S. concinna* einen hellbraunen Kiefer. Ähnlich beschreibt ihn Köhler bei anderen Arten als hufeisenförmig. Bei den Auriculiden folgt der Kieferbogen zusammen-

hängend dem Lumen bis auf die Seiten herab, ähnlich bei *Physa*, wo die Schneide mit stärkeren Zähnen in der Mitte hervortritt, so daß er schon als geflügelt erscheint. Noch stärker prägt sich die Mitte aus bei *Planorbis*, *Isidora* (*Pulmobranchia*, *Bulinus*) und *Limnaea*, bei welcher letzterer schließlich eine scharf dreiteilige Form herauskommt (Textfig. 95 D). Den Anfang dieser Bildung zeigt vielleicht *Chilina*, bei der Plate und Pelseneer den früher vermißten Kiefer auffanden; ein oberer Bogen ist gestreift, er setzt sich seitlich nach unten in zwei durch ihre glatte Struktur unterschiedene Flügel fort. Plate, der die Seitenteile nicht fand, denkt an Reduktion. Für *Physa acuta* lassen Fischer und Crosse den Kiefer aus feinen streifigen Elementen zusammengesetzt sein, aber zugleich chitinige Fasern vom Gaumen zur Verstärkung herbeiziehen, in Anlehnung an die elasmognathe Form.

Im allgemeinen geht die Bildung bei den Basommatophoren von einzelnen Platten aus, die in weitem Bogen seitlich bis unten hinabreichen, allmählich aber die mittleren oberen Elemente verstärken; als Nebenlinie könnte man die Vermehrung der ursprünglichen Platten an den Seiten bei *Ancylus* und deren Zusammenschluß bei *Siphonaria gigas* betrachten.

Stylommatophoren.

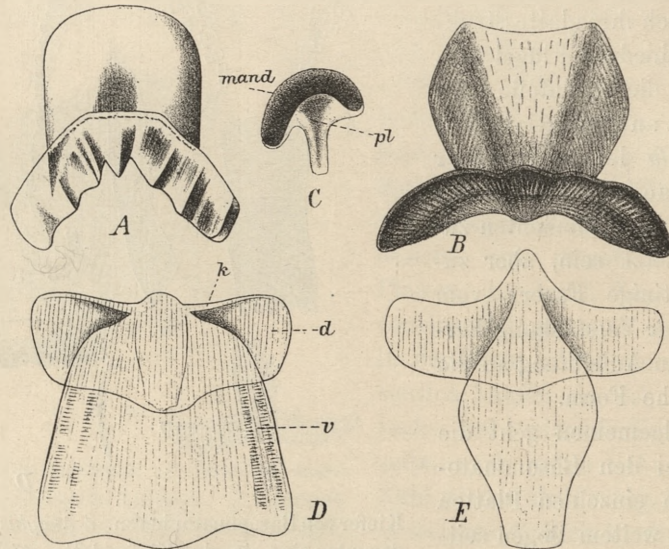
Die Elasmognathen stehen mit einer gewissen Berechtigung für sich isoliert, wenn auch der Kiefer die Abtrennung am wenigsten scharf zum Ausdruck bringen mag, da ähnliche Formen auch bei anderen vorkommen. Unter ihnen haben die Succineen den typischen elasmognathen Kiefer mit breiter Gaumenplatte und gebogenem, oxygnathem vorderen Stück. In der Regel springt nur ein medianer Zahn vor, bei *Succinea putris* dazu noch seitliche Rippen, die sich ebenfalls zahnartig verlängern. *Neohyalimax* hat ebenso die normale Form, wobei die Gaumenplatte



Kiefer von Basommatophoren. A *Ancylus lacustris*, darunter eine einzelne Kieferplatte, stärker vergr. B *Acroloxus* (*Vellelia*) *lacustris*, daneben eine einzelne Platte, stärker vergr. C *Physa acuta*. D *Limnaea peregra*. (A und B nach Uliöny. C nach Fischer. D nach Taylor.)

noch durch zwei Seitenstücke verbreitert ist. Bei *Hyalimax* hat der Kieferbogen jederseits nahe am Ende eine Einfaltung, durch welche kurze Seitenstücke abgegliedert werden, so daß er an den dreiteiligen Kiefer der Limnaeen erinnert. Bei den Janelliden herrscht bei gleichem Grundplan einiger Wechsel. *Aneitea* hat den typischen elasmognathen Kiefer mit breiter Gaumenplatte und verstärktem Mittelzahn nach Glamann, ähnlich *Aneitella* nach Glamann und Plate (Textfig. 96 D), wobei indes der Mittelzahn vorhanden sein oder fehlen kann; bei *Janella* mit starkem Mittelzahn verschmälert sich die Gaumenplatte nach hinten, noch mehr

Fig. 96.



Kiefer von Elasmognathen. A *Succinea putris*. B *Neohyalimax brasiliensis*. C *Triboniophorus brisbanensis*. D *Aneitella Berghi*. E *Janella Schauinslandi*. D und E von unten. A und mand eigentlicher Kiefer. k dessen freier Rand. pl und v Gaumenplatte. (A nach Taylor. B nach Simroth. C nach Pfeffer. D und E nach Plate.)

nach Pfeffer bei *Triboniophorus*, wo außerdem an dem unsymmetrischen Bogen jede Spur eines Mittelzahnes ausbleibt (Textfig. 96 C). —

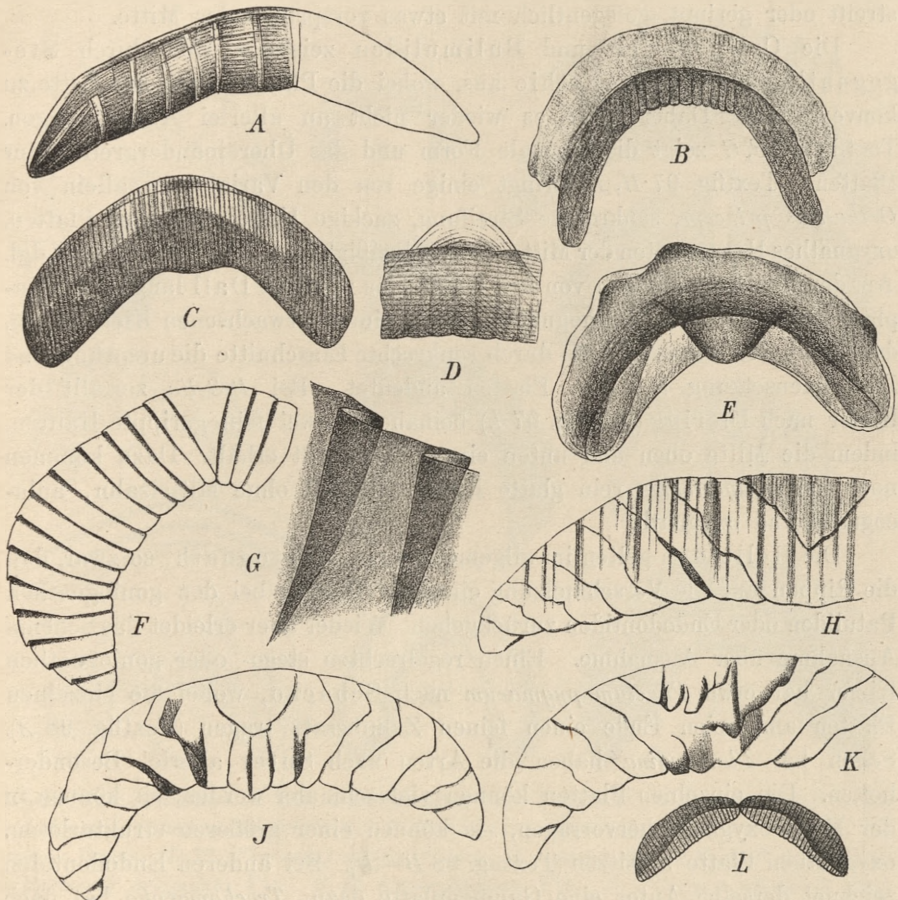
Die Achatinellen haben einen fein gestreiften oder gerippten aulacognathen Kiefer.

Ähnlich ist er bei *Stenogyra*. Bei *Achatina panthera* ist er nach Wiegmann oben und unten gleichmäßig bogenförmig begrenzt, dazu fein senkrecht gestreift. Nach der Darstellung von Cook ist er bei *A. fulica* (Textfig. 97 A) weiter differenziert, so daß man sowohl an die odontognathe wie an die oxygnathe Form Anklänge erkennt.

Von der großen Familie der Pupiden greifen wir zunächst *Eucalodium* heraus, wo nach Pfeffers Darstellung auf gleichmäßiger Grundlage sich

verschiedene Richtungen der Bildung anlegen. *Eu. edwardsianum* (Textfig. 97 C) zeigt gleichmäßige senkrechte Streifung über die ganze Fläche, bei *Eu. mexicanum* (Textfig. 97 B) gruppieren sich nach der Mitte zu die Streifen zu Platten, wiewohl die untere Grenzlinie ein einfacher Bogen bleibt, während

Fig. 97.



Kiefer von A *Achatina fulica*. B *Eucalodium mexicanum*. C *Eu. edwardsianum*. D *Eu. Martensi*, Mitte. E *Coelocentrum arctispirum*. F *Bulimulus palpalensis*. G Stück desselben Kiefers, stärker vergr. H—K *Orthalicus princeps*. L *Peltella palliohum*. (A nach Cook. B—K nach Strebel und Pfeffer. L nach v. Ihering.)

Eu. edwardsianum fast oxygnath wird. *Eu. Martensi* (Textfig. 97 D) zeigt in der Mitte eine andere Versteifung, indem über die Platten eine schräge Kreuzstreifung hinwegzieht. Dazu entwickelt sich für stärkere Muskelinsertion ebenfalls über der Mitte eine vorspringende hintere Platte, die bei *Eu. mexicanum* fast um den ganzen Kieferbogen herumgreift, bei *Eu. edwardsianum* aber kaum über den Rand des eigentlichen Kieferbogens hervortritt. *Coelocentrum* (Textfig. 97 E) zeigt diese Versteifung der Mitte

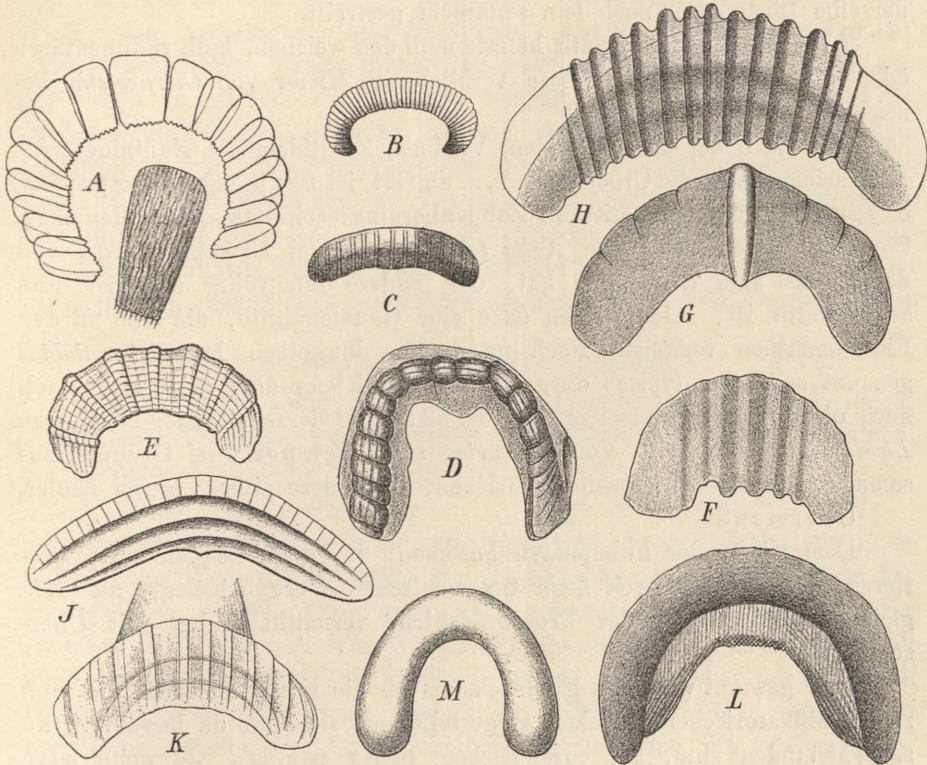
noch besser; die Bogen des oberen welligen Randes folgen wohl den einzelnen Muskelbündeln, unten hat sich eine zweite dünnere (auch schärfere?) Schneide angelegt, die bei der Nahrungsaufnahme allein in Betracht kommt. Wie man sieht, will sich ein solcher Kiefer schlecht in das oben aufgestellte Schema schicken. Die kleinen Pupen, Buliminen, Clausilien stellen etwa vereinfachte Formen dar, ganz glatt oder fein gestreift oder gerippt, gelegentlich mit etwas vorspringender Mitte.

Die Cylindrellen und Bulimuliden zeichnen sich durch Stegognathie und Goniognathie aus, wobei die Platten nach der Mitte zu konvergieren. Dabei fehlt es wieder nicht an allerlei Abweichungen. Textfig. 97 *F, G* zeigt die normale Form und das Übereinandergreifen der Platten. Textfig. 97 *H, K* bringt einige von den Variationen allein von *Orthalicus princeps*, senkrechte Streifung, zackige Umrandung der Platten, oxygnathes Hervortreten der Mitte, Unregelmäßigkeiten der Mittelplatte u. dgl. An den kleinen *Bulimulus* von den Galapagos zeichnet Dall lange Gaumenplatten wie bei den Elasmognathen, dazu einen verwachsenen Kieferbogen, der nur in der unteren Hälfte durch senkrechte Einschnitte die ursprüngliche Zusammensetzung aus den Platten andeutet. Bei *Peltella* zerfällt der Kiefer nach Ihering (Textfig. 97 *L*) beinahe in zwei fein gerippte Hälften, indem die Mitte oben und unten einen Ausschnitt erhält. Dazu kommen noch bei *Gonyostomus* rein glatte Kiefer mit und ohne Mittelzahn, aulacognath und oxygnath.

Die Heliciden gelten im allgemeinen als odontognath, so zwar, daß die Rippen auf die Verschmelzung einzelner Platten bei den goniognathen Patuliden oder Endodontiden zurückgehen. Wieder aber erleidet das Schema Ausnahme über Ausnahme. Einen regelrechten stego- oder goniognathen Kiefer hat etwa *Punctum pygmaeum* nach Schacko, wobei die einzelnen Platten am freien Ende einen feinen Zahnbesatz tragen (Textfig. 98 *A*). Schon bei *Flammulina* haben die Arten nach Suter allerlei Besonderheiten. Die einzelnen Platten können viel schmaler werden, sie können in der Mitte oxygnath hervorragen, sie können einer größeren strukturlosen, oxygnathen Platte aufsitzen (Textfig. 98 *B—D*). Bei anderen Endodontiden zeichnet derselbe Autor eine Gaumenplatte dazu. *Trochomorpha* hat nach Pilsbry und Wiegmann einen oxygnathen, fast strukturlosen Kiefer. Bei *Charopa* sind die Platten noch deutlich markiert, doch nicht mehr gegen den vorspringenden Mittelzahn, wo sie verschmelzen. Dann wieder werden die Rippen stärker und treten nicht nur aus der Fläche des Kieferbogens hervor, sondern auch bald über den oberen, bald über den unteren Rand heraus, bald über beide, wo dann die typischen Bilder unseren großen *Helix* herauskommen. Abwechslung entsteht dadurch, daß die Seitenfelder gleichmäßig verschmelzen und die Rippen bloß gegen die Mitte hin sich entwickeln zu besserer Versteifung, dabei kann die Mitte unten ausgeschnitten sein oder umgekehrt zahnartig hervortreten; und wenn die Rippen sich sämtlich ausglätten bis auf eine, dann ist die stärkste

Oxygnathie gegeben. Solche Übergänge s. Textfig. 98 *E—H*. Einen typisch oxygnathen Kiefer hat *Panda atomata* nach Hedley; er verrät seine Entstehung dadurch, daß ein Streifen am oberen Rande entlang noch strahlig abgeteilt ist. *Planispira surrecta* hat nach Wiegmann einen oxygnathen

Fig. 98.



Kiefer von Heliciden s. lat., Philomyziden und Pupiden. *A* *Punctum pygmaeum*, nebst einer einzelnen Kieferplatte. *B* *Flammulina (Phacussa) hypopolia* Pfr. *C* *Fl. chiron* Gray. *D* *Fl. (Therasia) decidua* Gray. *E* *Lysinoe exigua* Pfr. *F* *Pleurodonte (Caprinus) orbiculata* Fis. *G* *Pl. nuzdenticulata* Fis. *H* *Polygyra albolabris* Say. *J* *Panda atomata* Gray. *K* *Pseudobba Quoyi* Gay. *L* *Philomyces crosseanus* Str. et Pf. *M* *Pupa cylindracea* Da Costa. (*A* nach Schacko. *B—D* nach Suter. *E* nach Fischer. *F* nach Pilsbry. *G* und *H* nach Binney. *J* nach Hedley. *K* nach Wiegmann. *L* nach Strebel und Pfeffer. *M* nach Taylor.)

Kiefer mit einem oder zwei Mittelzähnen, dazu mit einer Gaumenplatte, und nach demselben haben wir in *Pseudobba Quoyi* Desh. eine Form mit typisch geripptem Kieferbogen und Gaumenplatte, also eine Kombination von Odontognathie und Elasmognathie (Textfig. 98 *K*).

Die Arioniden, die vielfach an die Heliciden angegliedert werden wechseln abermals stark genug. Die europäischen Formen, in erster Linie *Arion*, sind ausgeprägt odontognath, die afrikanische *Oopelta* typisch

oxygnath. Einen japanischen *Philomycus* finde ich schwach oxygnath, ebenso werden die nordamerikanischen geschildert, während Pfeffer dem mexikanischen *Ph. crosseanus* einen Kiefer zuschreibt, der aus zwei konzentrischen Bogen besteht (Textfig. 98 L). Der schwächere innere Bogen, der die Schneide bildet, ist in parallelen Schräglinien fein gezähnt; die Linien kreuzen sich in der Mitte, die dadurch verstärkt wird; dazu ist derselbe Innenbogen noch fein senkrecht gestreift.

Als schwach odontognath könnte man den weichen, halb rudimentären oder auf unvollkommener Stufe verbliebenen Kiefer von *Ostracolethe* bezeichnen.

Der Rest, der die Limaciden, Vitrienen, Zonitiden, die Naniniden, die Parmariongruppe, die Urocycliden u. a. umfaßt, ist fast immer ausgesprochen oxygnath, wobei der mittlere Zahn allerdings sehr stumpf werden mag. So führt Wiegmann von *Xesta talmaherica* zwei Exemplare vor, von denen das eine den Zahn hat, das andere ihn völlig entbehrt und aulacognath ist; beide zeigen dazu eine Gaumenplatte, die sie zu den Elasmognathen verweist. Noch mag nach demselben *Parmarion dubius* genannt sein, der typisch oxygnath ist; ein Kiefer aber zeigt individuell noch die doppelte Zahnspitze (Textfig. 92 C), die derselbe Autor bei jungen *Limax* nachwies (s. o.). Von *Helicarion* stellt Semper zwei Gruppen zusammen, die eine hat einen oxygnathen, die andere einen glatten Kiefer.

Übersicht.

Dem Kiefer der Pulmonaten hat man, da er ein bequem zu präparierendes Stück ist, weit mehr taxonomischen Wert beigelegt, als dem gleichnamigen Organ der Prosobranchien, vermutlich aber mit Überschätzung,

Man gewinnt wohl den Eindruck, als ob die Kieferschemata, die man zu klassifikatorischen Zwecken aufgestellt hat, sich nur da bewähren, wo sie entstanden sind, auf europäischem Boden nämlich. Je weiter man sich von unserem Erdteil entfernt, desto mehr verschwimmen die Grenzen, die reinen Formen verlieren sich, es treten allerlei Kombinationen und Übergänge auf, die man kaum fehl gehen wird, als altertümliche Stufen zu bezeichnen.

Die Form und Skulptur des Kiefers werden wohl bedingt durch den Umfang des Mundes, Wachstumsverhältnisse und mechanische Momente, die sich wieder in zwei zerlegen, Muskelzug und Druck von seiten der Nahrung. Die Gestalt des Mundes bedingt den Bogen, senkrechte Streifung erklärt sich aus der Bildung, insofern die Chitinisierung von längsgestreiften Epithelzellen ausgeht, welche einzelne Stäbchen absondern, bogenförmige Querlinien, parallel zu den Rändern, haben wohl in periodisch stärkerem Wachstum ihren Grund, die Zerlegung in einzelne Platten hängt vermutlich mit der Ordnung der Muskelansätze zusammen, so gut wie manche Ränder, die namentlich am oberen Bogen sich den Muskeln darbieten. Die schräge Richtung der Platten, wie bei *Bulimulus* etwa, ist

wohl eine Folge des Druckes, den die Nahrung namentlich auf die Mitte ausübt, ebenso die Richtung der schrägen Streifen, die von rechts und links der Mitte zustreben.

Der Gaumenkiefer der Oncidiiden.

Wie oben erwähnt, kommen bei Oncidien als Verdickungen der Cuticula, welche den Pharynx auskleidet, kieferähnliche Bildungen vor hinter der Einmündung des Ösophagus. Bergh hat sie als Gaumenplatten beschrieben, Plate findet, daß es sich gelegentlich außerdem um vier verdickte Streifen oder Leisten handelt. Seine Annahme, daß ein solcher postösophagealer Kiefer wie ein echter Kiefer zum Abschneiden des Bissens dient, stößt wohl auf die Schwierigkeit, daß dann der Bissen hinter den Schlundeingang zu liegen käme. Sollte die Aufgabe nicht vielmehr darin bestehen, der von der Radula hereingezogenen Nahrung den Eintritt in den hinteren Teil des Pharynx zu wehren und sie in den Ösophagus zu leiten? Ein besonderer Muskel scheint dafür vorhanden zu sein (s. u.).

c) Der Schlundkopf oder Pharynx.

Der Pulmonatenpharynx ist im allgemeinen übereinstimmend gebaut, soweit nicht Übergänge zur Carnivorie sekundäre Umbildungen veranlassen. Sie bedürfen besonderer Berücksichtigung (s. u.).

1. Der normale Pharynx

hat etwa die Form einer Birne oder Spitzkugel, deren abgeplattetes Ende hinten liegt. Hier treten seitlich die Hinterbacken hervor, muskulöse Anschwellungen, welche die nach unten umgebogene Radulascheide zwischen sich nehmen. Die verbreiterte Radula läuft im Innern vorn über den „knorpeligen“ Stützbalken hinweg, dessen Struktur besondere Beachtung erheischt. Seine Gestalt ist löffelartig. Oben neben dem Ösophagus münden die Gänge der Speicheldrüsen ein, die wiederum von sekundären Drüsenmassen umgeben sein können. Weitere Drüsen kommen nicht in Frage, so wenig als gesonderte Geschmacksorgane bekannt geworden sind.

Unterschiede beruhen zunächst auf der Größe der Radulascheide, die sie verschieden stark hervortreten läßt; unter den Basommatophoren verlängert sie sich bei *Amphibola*, *Ancylus fluviatilis* und *Siphonaria*, so daß sie aber höchstens die Länge des Pharynx selbst erreicht, weit stärker bei den Urocoptiden (s. u.). Sodann kommt die Größe in Betracht, so haben *Latia* und *Gadinia* einen vergrößerten Pharynx. Namentlich aber ist

2. der Schlundkopf der Agnathen

vielfach umgebildet; im einfachsten Falle erhält er die normale Form, nimmt aber an Umfang zu. Die Veränderung geht fast stets mit einer Umwandlung der äußeren Muskulatur Hand in Hand, wenigstens wo genauer untersucht ist. Die gewaltigste Vergrößerung hat vielleicht *Trigonochlamys*, wo der Pharynx wohl die Hälfte der Leibeshöhle ausfüllen

mag, dabei ohne weitere Veränderung der Form und dadurch um so robuster. Wenn er bei *Daudebardia* die gleiche relative Länge erreicht, so vollzieht sich das doch auf Kosten einseitiger Ausdehnung der hinteren Hälfte, der Ösophagus mündet nicht mehr hinten, sondern genau in der Mitte ein; damit rückt die Radulapapille gerade an das Hinterende und mehr nach oben, als daß sie sich nach unten umschlägt; die Form des Schlundkopfes wird nahezu zylindrisch. Noch stärker wird die Verlängerung nach hinten bei *Testacella*, so zwar, daß die Radulascheide von der Pharynxwand ganz umschlossen wird und bei manchen Arten selbst vom Hinterrande wegrückt weiter ins Innere hinein, so daß dann der Schlußteil des Pharynx zu einem leeren muskulösen Blindsack wird, wobei vielleicht die Frage gerechtfertigt ist, ob diese von Plate beschriebene Verlängerung dauernd oder nur von zufälligen Zuständen bedingt ist.

Während die Verlängerung des Pharynx bei den Testacellen sich mit einer Drehung von rechts oben nach links unten verbindet, hat *Selenochlamys* einen äußerlich ähnlichen, aber ganz symmetrischen Pharynx, da er auf dem Boden der Leibeshöhle bleibt und von den Genitalien usw. nicht in seiner Lage beeinträchtigt wird. Die Radulascheide tritt in der Mittellinie noch deutlich hervor (S. 171 Textfig. 50 G).

Bei *Testacella* geht entweder die Buccalhöhle ohne Unterbrechung in die Mundhöhle über, oder es wird — bei anderen Arten —, durch eine muskulöse Verdickung an der Ventralseite ein deutlicher Absatz gebildet. Bei *Atopos* verzüngt sich der Pharynx nach vorn zu einem Rohr von der Form und Weite des Ösophagus, mit dem er sich verbindet, um ein ebenso gestaltetes Mundrohr zu bilden, das nur durch seine Richtung in der Verlängerung des Pharynx die ursprünglichen Verhältnisse noch andeutet. Hier ist der Ösophagus am weitesten nach vorn verschoben.

Die weiteren Einzelheiten erklären sich am besten aus der Muskulatur.

3. Die histologische Zusammensetzung des Pharynx.

Der Pharynx besteht aus dem Epithel mit der Cuticula, zu der die Radula gehört, aus Bindegewebe und aus Muskeln.

Mit dieser Feststellung wird die namentlich früher verbreitete Annahme, als wäre der Zungenbalken auch der Pulmonaten aus Knorpelgewebe aufgebaut, als „Stützknorpel“ zurückgewiesen. Rein bindegewebiger Natur ist lediglich die Verdickung der Decke, die sich als Pfropf von oben her in die hintere Hälfte der rinnenförmigen Radula hineinlegt.

4. Die Muskeln des Pharynx.

Wiewohl einzelne von den äußeren Muskeln bei der einen Form unmittelbar einer Gruppe von inneren bei einer anderen zu entsprechen scheinen, ist es doch angezeigt, die beiden Kategorien auseinanderzuhalten.

a) Die äußeren Muskeln.

Bei Basommatophoren treten einzelne Muskeln seltener heraus. Pelseneer beschreibt bei *Amphibola* einen kräftigen Protractor pharyngis,

der vorn zur Haut zieht, bei *Gadinia* zwei lange Retraktoren, die bis zur Schale hinaufreichen. Letztere hat nach Plate drei Retraktoren, zwei seitliche, die neben dem Ösophagus anfassen, und einen ventralen. Sie vereinigen sich hinten mit dem hufeisenförmigen Adduktor.

Chilina hat nach Plate zahlreiche ventrale Retraktoren, die nach vorn zur Haut, und drei Retraktoren, zwei seitliche und einen ventralen, die zur Fußfläche ziehen.

Bei den Styломmatophoren fassen zunächst die beiden zum Spindel-muskel gehörigen Retraktoren seitlich unten vor dem Hinterbacken an. Bei manchen, wie *Amphidromus*, verschmelzen sie unmittelbar hinter dem Pharynx zu einem Platysma, das nun, wieder in drei Haupt- und feinere sekundäre Bündel gespalten, an gleicher Stelle im ganzen unteren Umfange sich inseriert. Bei *Natalina* wird nach M. Woodward eine dicke einheitliche Muskelmasse daraus, welche das ganze Hinterende des Schlundkopfes umhüllt. Bei Nacktschnecken können diese Muskeln ganz schwinden. Die Janelliden lassen nur vereinzelt noch schwache Bündel nach der Schalenengegend aufsteigen, bei manchen fehlen sie völlig, je nach den Gattungen. Bei *Selenochlamys* und *Testacella* sind diese Retraktoren nicht mehr zu unterscheiden; bei manchen Raubschnecken, wie *Trigonochlamys*, erscheinen sie gegenüber dem Umfange des Pharynx von untergeordneter Bedeutung.

Die Soleoliferen zeigen nichts davon.

Von den Oncidiiden haben Plate und Stantschinsky die übrigen Muskeln genau geschildert, daher sie als Typus gelten mögen (XVII 1). Es sind jederseits fünf Protraktoren und zwei Retraktoren, nämlich jederseits

1 Protractor dorsalis lateralis, von dem Beginn des Ösophagus über das Mundrohr weg zum Umfange des Mundes,

2 oder mehrere Protractores ventrales posteriores, von den Hinterbacken nach vorn laufend,

1 Protractor dorsalis anterior, von der Dorsalseite des Mundrohres zur Mundgegend,

1 kurzer Protractor ventralis anterior, entsprechend von der Ventralseite des Mundrohres, kürzer wie der vorige,

2 Protractores laterales von der Seite des Mundrohres zum Mundumfang; sie werden nur von Stantschinsky angegeben. Dazu

1 Retractor dorsalis von der Übergangsstelle des Mundrohres in den Pharynx zum Nacken,

1 Retraktor lateralis vom Beginn des Ösophagus zwischen den vorderen und hinteren ventralen Protraktoren nach Stantschinsky zum Mundrand, nach Plate zur Fußfläche. Die letztere Angabe macht allein ihre Wirkung als Retraktoren verständlich, während sie nach Stantschinskys Beschreibung als Protraktoren gelten müßten. Und so scheint es überhaupt, daß einzelne von den Muskeln verschiedenen Effekt haben, je nach der Stellung, die gerade der Schlundkopf einnimmt. Die

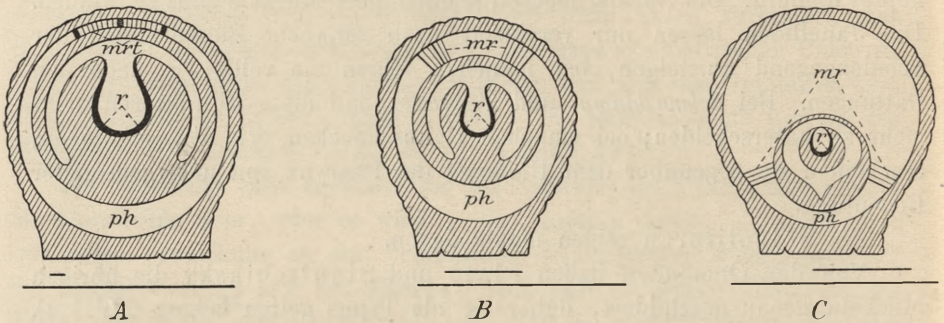
Muskeln werden vielfach zusammenwirken, um namentlich den Pharynx beim Fressen zu fixieren; denn die *Radula* wird durch die innere Muskulatur des Schlundkopfs bewegt (s. u.). Das gegenseitige Stärkeverhältnis wird verschieden angegeben, so gut wie einzelne der Zahl nach bei verschiedenen Arten desselben Genus schwanken können. Kurzum, hier herrscht noch wenig Bestimmtheit.

Am konstantesten sind jedenfalls die langen ventralen hinteren Protraktoren, die wohl selten fehlen, oft dagegen zu breiten Bändern entwickelt sind.

Die äußeren Muskeln, die bei Agnathen noch hinzukommen, sind im wesentlichen die folgenden:

Bei *Testacella* entspringen auf der hinteren Hälfte des Schlundkopfs von der dorsalen Mittellinie dicht nebeneinander zwei Reihen von Muskel-

Fig. 99.



Querschnitte durch *A* *Trigonochlamys*, *B* *Pseudomilax*, *C* *Selenochlamys*. *ph* Pharynx. *mr* Pharynxretractor. *mrt* Pharynxretentor. *r* Radula. Von den darunterstehenden Längslinien bedeutet die untere die Längsachse des Körpers, die obere die Gegend der Pharynxmuskeln. (Nach Simroth.)

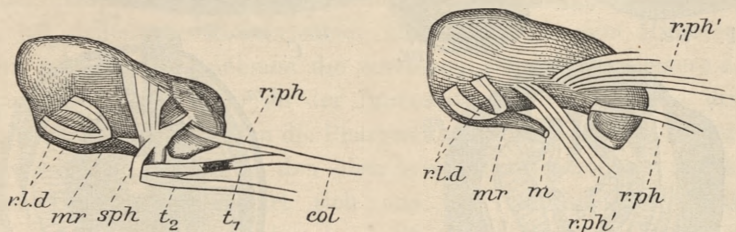
bändern, die schräg nach hinten zur Haut ziehen, aber nicht nach der Mediane des Integuments, sondern unter einer Drehung bis 90° nach links bis zur Seite des Fußes hinunter. Ihre Entstehung s. u.

Bei *Selenochlamys* (Textfig. 50, S. 171) entspringen entsprechende Muskeln jederseits von den Längsseiten des Pharynx symmetrisch und ziehen nach rechts und links zur Haut hinüber dicht über der Sohle, so daß sie die Leibeshöhle in eine obere und untere Kammer trennen, von denen die untere die Fußdrüse und die unteren Schlundganglien mit den Pedalnerven einschließt.

Ähnliche, aber längere Muskelbänder nehmen bei *Pseudomilax*, *Phrixolestes*, *Hyrcanolestes* und *Chrysalidomilax* weiter oben jederseits ihren Ursprung. Am regelmäßigsten ziehen sie bei *Pseudomilax* nach dem Integument hinüber, wodurch dieses äußerlich segmentär geringelt wird. Bei den übrigen laufen die Ursprungsstellen etwas schräg in Bogenlinien am Pharynx hin, immer vor den Hinterbacken; die Muskeln strahlen auseinander und heften sich, oft in dichten Zügen und in mehreren Reihen

jederseits, an der seitlichen Nackenhaut an, so daß die vordersten als Protraktoren wirken können, während die hinteren als Retraktoren sich betätigen. Es wird auf die jeweilige Lage und Ausstülpung des Schlundkopfes ankommen, wie man sie zu deuten habe. Die Hauptaufgabe wird in dem festen Halt liegen, den sie dem Schlundkopf gewähren bei der Bewältigung der Regenwürmer, von denen sie alle sich nähren. Bei *Chrysalidomilax*, einer erst neuerdings von mir beschriebenen Form¹, zerlegen sich die Muskeln in eine vordere und eine hintere Gruppe, und sie sind rechts schwächer und weniger als links. Denn wir haben es mit einem merkwürdigen unsymmetrischen Pharynx zu tun, der wieder aus der eigentümlichen Umwandlung der *Columellaris* und dem dadurch bedingten Habitus sich herleitet. Um den Mund liegt ein starker Sphincter, mit ihm verbinden sich die großen und kleinen Tentakel, von denen die großen ihren Retraktor je als einen Ast des Spindelmuskels erhalten,

Fig. 100.



Schlundkopf von *Chrysalidomilax*, von links: Oben sind die sekundären Retraktoren gezeichnet, unten die Mundmuskulatur *col* Columellarmuskel. *m* Mundöffnung. *mr* Mundrohr. *r.ph* normaler Pharynxretractor (vom Spindelmuskel). *r.ph'* Sekundäre Pharynxretractoren. *sph* Sphincter oris. *t*₁ großer, *t*₂ kleines Tentakel. *r.l.d* die seitlichen Retraktoren zur Erweiterung des Mundrohres. Original.

während die kleinen ihren Muskel, wie bei den meisten limacoiden Raubschnecken, von der Seite der Sohle herleiten. So wird beim Rückzug lediglich der Mund retrahiert, die Nackenhaut aber durch die Eingeweide vorgewölbt, so daß die Schnecke den Habitus einer Schwärmerraupe in Schreckstellung, d. h. mit retrahiertem Kopfe, annimmt. Dabei drücken die rechts gelegenen Genitalien auf den Pharynx, so daß seine rechte Hälfte kleiner wird als die weiter nach vorn vorgewölbte linke. Von der Mundöffnung aus steigt ein Mundrohr schräg nach vorn und oben auf, das von unten und vorn her in den Pharynx eintritt. Die Eingeweide beeinflussen nicht nur die Form des Pharynx, sondern auch die Protraktoren der rechten Seite, die, wie erwähnt, spärlicher bleiben.

Ganz anders endlich ist das Prinzip, nach dem bei *Trigonochlams* der Schlundkopf den Regenwurm bewältigt. Hier entspringen oben vorn,

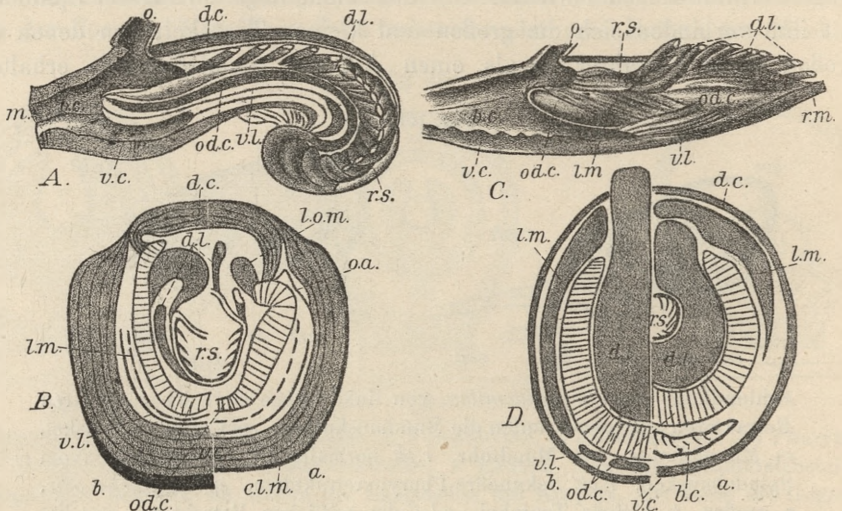
¹ Simroth, Neue Beiträge zur kaukasischen Nacktschneckenfauna, erscheinen in dem Ber. des Kaukasus-Museums in Tiflis.

nicht weit vom Beginn, in einer Querlinie derbe kurze Muskeln, die unmittelbar darüber an der Nackenhaut sich befestigen (Textfig. 99 A). Sie wirken als Retentoren und lassen im übrigen den großen Pharynx unbehelligt, daher er trotz der Größenzunahme seine Form behält (s. o.).

β. Die innere Muskulatur.

Durch genaueren Vergleich des Pharynx von *Natalina* und *Testacella* hat Martin Woodward eine klare Anschauung von der verschiedenen Ausbildung und Funktion der Muskeln gewonnen. Er unterscheidet bei *Natalina* eine äußere und innere Lage und zwischen beiden eine Quer-

Fig. 101.



A. und B. Längs- und Querschnitt von *Natalina caffra*, die linke Hälfte von B hinten, die rechte vorn. C und D. ebenso von *Testacella*. b.c. Buccalhöhle. d.c. Dorsaler Ringmuskel (*Constrictor*). d.l. Dorsaler Längsmuskel. c.l.m. Äußerer Längsmuskel. l.m. Seitenmuskel. l.o.m. Seitliche Muskulatur des Zungengerüsts. o. Ösophagus. o.d.c. Zungengerüst. r.m. Pharynxretraktor. r.s. Radula-Scheide. v.c. Ventraler Ringmuskel (*Constrictor*). v.l. Ventraler Längsmuskel. Nach Martin Woodward.

muskulatur, von denen die innere Längsmuskulatur in zwei Antagonisten zerfällt. Dazu kommt noch das muskuläre Gewebe des Zungenbalkens, also außen ein dünnes Lager von Längsmuskeln, am stärksten an der Ventralseite, wo durch ihre Wirkung oft eine Beugung des Schlundkopfes hervorgerufen wird,

darunter der große *Constrictor*, aus Querfasern bestehend; er zerfällt namentlich hinten in eine schwächere dorsale und eine stärkere ventrale Portion, von denen die erstere die lokale Befestigung an dem Stützbalken der Radula übernimmt,

dazu noch eine Längsmuskulatur, die man sich als ursprünglich kontinuierlich, nachher aber durch den Stützbalken durchbrochen vor-

stellen kann, so daß ein antero-ventraler und ein postero-dorsaler Längsmuskel entsteht.

Der schwache postero-ventrale Muskel entspringt an der Außenseite des Balkens und heftet sich vorn an der Basalmembran der Radula an, die er nach vorn zieht und ausbreitet, und deren Zähne er aufrichtet; eine Anzahl sekundärer Bänder strahlen etwas mehr nach dem seitlichen Umfange der Membran aus.

Der postero-dorsale Längsmuskel ist weit stärker und entspringt in vielen, namentlich hinten kräftigen Bündeln auf der Innenseite des Balkens und zieht zur Radula herüber. Als Antagonist des vorigen besorgt er die Retraktion der Radula, und damit fällt ihm die Hauptaufgabe bei der Bewältigung der Beute zu.

Testacella hat einige wesentliche Unterschiede. Sowohl die äußere Längsmuskulatur ist dünn, so gut wie die zirkuläre oder der Constrictor. Dagegen sind die inneren Längsmuskeln sehr stark ausgebildet, und zwar mit einer bemerkenswerten Verlagerung der Insertion, wenigstens bei den Arten, bei denen die Radulascheide nicht mehr bis zum Hinterende des Pharynx reicht. Hier nehmen die einzelnen Bündel des postero-dorsalen Längsmuskels nicht mehr an der Innenseite des Stützbalkens ihren Ursprung, sondern durchbrechen die Pharynxwand, inserieren sich an der linken Körperwand und werden zu den oben beschriebenen äußeren Retraktoren.

Der Unterschied erklärt sich aus der verschiedenen Ernährung, *Natalina* lebt von Gehäuseschnecken, die sie in einzelnen Bissen aus der Schale herausreißen muß, *Testacella* nährt sich von Lumbriciden, die sie lebend verschlingt. Jene preßt daher durch den starken Constrictor die Radula fast gegen ihre Beute, während *Testacella* namentlich der Längsmuskulatur bedarf, um den Wurm in den Mund zu ziehen.

Auf die äußere Längsmuskulatur möchte ich den von Stantschinsky beschriebenen

Retractor dorsalis lateralis posterior von *Oncidium* beziehen, der von der Radulapapille jederseits über die Dorsalfäche des Pharynx nach vorn verläuft und sich an der Muskulatur der Ösophagusbasis inseriert. Er hat wohl die Aufgabe, den Ösophagus gegen den Pseudokiefer (s. o.) zu drücken und damit den Bissen in den Schlund zu schieben.

Andere Sonderbildungen betreffen *Chrysalidomilax*. Hier haben sich jederseits vorn und oben zwei Längsmuskeln losgelöst, welche vom Rücken des Pharynx zu der Einmündung des Schlundrohrs in denselben ziehen (Textfig. 100 r.l.d.). Diese

Retractores laterales dorsales haben vermutlich den Zweck, das Mundrohr zu erweitern, um dem Wurm den Eintritt in den Schlundkopf zu gestatten. Der Constrictor ist nicht nur, im Zusammenhange mit derselben Funktion, im unteren vorderen Umfange des Pharynx besonders entwickelt und selbständig geworden,

sondern es treten auch etwas weiter hinten Bündel von ihm weg und werden zu äußeren Muskeln, welche zum Sphincter oris verlaufen und in ihn eintreten.

Bei solchen Raubschnecken, deren Radulascheide im Inneren des Schlundkopfes liegt und nach vorn gerückt ist, wird sie durch einen unpaaren

Retractor papillae radulae

mit dem Hinterende verbunden, zum mindesten bei *Parmacellula*. Er liegt frei im Inneren des Pharynx. Wieweit er verbreitet ist, bleibt noch nachzuweisen, ebenso, ob der Retraktor, den Collinge außen am Hinterende des Schlundkopfes von *Atopos* zeichnet, dazu gehört.

5. Der Stützbalken der Radula.

Sempers richtige Angabe, daß er bei den Pulmonaten rein muskulös sei, wurde von Claparède, Sicard, Lacaze-Duthiers, Joyeux-Laffuie u. a. wieder durch die Behauptung der knorpeligen Beschaffenheit getrübt. Diese ist durch die neueren Untersuchungen, namentlich von Plate widerlegt, wenn auch über die Natur der Elemente noch keine völlige Einigkeit herrscht. Echtes Knorpelgewebe ist jedenfalls ausgeschlossen. Im einzelnen herrscht mancherlei Verschiedenheit.

Außen ist der Balken von einer Faserschicht überzogen, welche den Muskeln zum Ansatz dient, oft von verschiedener Dicke an der Innen- und Außenseite. Die Fibrillen sind sehr dicht und enthalten meist keine Kerne mehr. Sie laufen parallel zur Oberfläche (Plate).

Das eigentliche Gewebe des Balkens ist wohl bei den Oncidien noch am reichsten an Bindegewebe. Große Zellen mit blassem Inhalt bilden die Grundlage, zwischen denen normale Muskelfasern, mit dem Sarcoplasma und Kern in der Mitte, hindurchziehen. Die Muskelfasern nehmen nach dem Vorderende zu überhand (Plate).

Für *Daudebardia* gibt Plate in der Hauptsache radiale Muskelfasern an, die indessen von Längsbündeln unterbrochen werden. Die Längsmuskeln nehmen nach vorn, oben und außen zu und stehen durch Schrägfasern gelegentlich in Verbindung; auch fehlen vereinzelt Bündel in der dritten Raumdimension nicht. Dazwischen liegt spärliches Bindegewebe. Ganz ähnlich verhält sich *Testacella* nach demselben Autor. Für *Paryphanta* macht Beutler wesentlich andere Angaben. Außer dem spärlichen Bindegewebe, das sich an Bluträume anschließt, kommen nur radiäre Fasern in Betracht, dichtgestellt, prismatisch, an beiden Enden zugespitzt, mit körnigem, nicht fibrillärem Protoplasma, nicht Muskelfasern, eher elastische. Eine Schicht Längsfasern bildet eine scharf getrennte, oberflächliche Lage; sie fehlt nur da, wo der Balken vom Constrictor gefaßt wird. Ähnlich lautet die Schilderung M. Woodwards für *Natalina* und *Testacella*, nur daß die radialen Fasern als muskulär genommen werden. Ihre Kontraktion verlängert den Stützbalken nach vorn und schiebt somit die Radula vor; Längsmuskeln, die sich am vorderen oberen Rande darauf legen, spannen sie weiter an.

d) Die Radulascheide und Radula (XVII 2—4).

Die Radulascheide, Radulatasche oder Radulapapille ragt in der Regel oben hinten und unten aus dem Pharynx heraus. Bei manchen Raublungenschnecken, *Testacella*, *Parmacellilla*, *Atopos*, ist sie in das Innere des Schlundkopfes gerückt, bei anderen auf die Oberseite (s. o.). Nur selten verlängert sie sich weiter über den Pharynx hinaus, eine Strecke weit bei *Ancylus fluviatilis*, namentlich aber bei den Urocoptiden, wo sie den Schlundkopf um mehr als das Zehnfache an Länge übertrifft und sich frei in der Leibeshöhle aufrollt. Sie weist zwei verschiedene Typen auf, die mit der Breite der Raspel zusammenzuhängen scheinen. Entweder ist die Radula einfach zu einer Rinne eingefaltet und liegt in einem Blindsack von rundlichem Querschnitt, — oder gleich die erste Zahnreihe bildet gewissermaßen eine entgegengesetzte Linie, bei der der mittelste Zahn am höchsten liegt, die Seiten nach unten abfallen und sich schließlich unten einrollen nach der Mitte zu. Der zweite, evolutive Typus scheint vorwiegend bei sehr breiter Radula mit hoher Zahnzahl in der Querreihe vorzukommen. Der erste Typus ist der verbreitete, der zweite tritt namentlich bei *Hyalimax* und den Janelliden auf, wobei *Hyalimax* als Ausgangspunkt genommen werden kann. Hier hat die Radulapapille einen umgekehrt herzförmigen Abschluß, der indes durch seine schiefe Stellung die Wirkung der Torsion zum Ausdruck zu bringen scheint, ein Verhältnis, das auch in der Radula selbst noch seinen Ausdruck findet (s. u.).

Die Radula bildet, wie erwähnt, die übliche Rinne, die sich vorn verbreitert und schließlich über den Stützbalken hinweglegt. Losgelöst läßt sie sich in eine Fläche ausbreiten. Anders jedoch bei *Ostracolethe* mit sehr hoher Zellenzahl (s. u.). Hier ist sie der Länge nach tief und gleichmäßig gefurcht, so daß Erhöhungen und Vertiefungen von gleicher Breite regelrecht miteinander abwechseln, ähnlich wie bei *Pleurotomaria*.

Entstehung und Gliederung der Radula.

Soweit im hinteren Teil die Raspel die schmale Rinne darstellt, wird diese durch das hereinwuchernde Gewebe der Decke oder den Pfropf ausgefüllt. Er besteht lediglich aus Bindegewebe, bei *Paryphanta* mit einer Höhlung nach Beutler. In den Epithelüberzug des Pfropfs oder Kieles greifen die Zähne mit ihren freien Spitzen ein; doch wird vielleicht die frühere, durch Roeßler zuerst vertretene und oft, z. B. von Plate, wiederholte Anschauung, als ob das Epithel des Pfropfs durch eine cuticulare Schmelzabsonderung die Zahnspitzen verstärkte, so gut wie bei den Prosobranchien (s. o.) aufzugeben sein. Die Zähne werden danach vielmehr, ebenso wie die Basalmembran, lediglich von den Odontoblasten erzeugt. Allerdings ist neuerdings Miss Sollas wieder geneigt, dem Epithel des Pfropfs eine Mitwirkung bei der Bildung des Schmelzüberzugs zuzusprechen. Von Interesse ist ihre Feststellung, daß die Radula von *Helix aspersa* im

Winterschlaf einen Gehalt von Kieselsäure zeigt, nicht dagegen im wachen Zustande (s. u. Verdauung). Phosphorsäure fehlt stets.

Die Odontoblasten bestehen nach Roeßler aus mehreren Querreihen großer Zellen, von denen die vorderste die Basalmembran, die übrigen die Zähne absondern. Doch scheinen die Verhältnisse zu wechseln, denn Plate meldet für die Oncidien an ihrer Stelle viele kleine, dicht gedrängte Odontoblasten, während v. Wissel die Zahl der Odontoblasten der der Zähne gleich setzt. Es fehlt an der genauen Feststellung einer numerischen Beziehung zwischen den Odontoblasten und den einzelnen Zahnelementen. Denn selbst die naheliegende Annahme, daß wenigstens die einfachsten äußersten Marginalzähne oder die kleinsten Spitzen komplizierterer Zahnplatten auf eine einzige Zelle zurückgehen, entbehrt bis jetzt der histologischen Stütze. Für die allmähliche Entstehung der Zahnzahlen gibt Sterki an, daß die Pulmonatenradula beim jungen Tiere mit 3 Längsreihen, vielleicht selbst mit einer einzigen beginne. Mit dem Wachstum der Schnecken kommen immer mehr Reihen hinzu, während die Zähne sich sondern in zentrale, laterale und marginale, welche letzteren immer weiter nach außen rücken.

Maßgebend zur Entscheidung der verschiedenen, wenn auch nicht aller Fragen ist die Arbeit von Schnabel, der von unseren Pulmonaten *Limnaea*, *Planorbis*, *Helix* und *Succinea* genauer untersucht hat. Die Radulascheide ist eine ektodermale Tasche, deren terminale Zellen sich frühzeitig, noch ohne zu fungieren, zu Odontoblasten umwandeln, während ihre Wände sich einander nähern bis zu völligem Schluß des Lumens. Schon vorher wird die Basalmembran angelegt, die Zähne aber erst später, nachdem sie durch Wucherung der hinteren oberen Zellen etwas nach vorn und unten verschoben wird. Wenn etwa 5 Querreihen von Odontoblasten hintereinander da sind, bildet die vorderste, von den anderen durch eine Spalte geschiedene die Basalmembran weiter, die andern sondern gemeinschaftlich den Zahn ab. Die Basalmembran kann später noch in toto verstärkt werden, die Zähne werden nicht weiter verändert, so wie auch die Zellen der Decke in keiner Weise sich an ihrer Bildung beteiligen. Die Odontoblasten dienen nur zur Absonderung eines einzigen Zahnes. Nachher werden sie zu gewöhnlichen Epithelzellen, welche nach vorn rücken, während ein Nachschub neuer Zellen von hinten her neue Odontoblasten an der Stelle der alten liefert. Zuerst entsteht nicht, im Gegensatz zu Sterkis Angabe, der Mittelzahn, sondern immer mindestens zwei, d. h. zunächst der erste Seitenzahn jederseits, noch nicht in der definitiven Form, sondern als stumpfer Höcker. Aus Schnabels Figuren folgt, daß zur Herstellung eines Zahnes eine Anzahl von Odontoblasten nicht nur hinter, sondern auch nebeneinander gebraucht werden. Beide Ergebnisse halte ich kaum für allgemein gültig. Die Radula von *Ostracolethe* würde wahrscheinlich von je einer Zelle einen Zahn entstehen lassen, und bei *Physa* (s. u.) wird vermutlich zuerst nur der Mittelzahn

angelegt. Die letztere Annahme ist wenigstens der Kontrolle durch Beobachtung leicht zugänglich.

Die Zähne bestehen auch hier aus der Grund-, Fuß- oder Basalplatte und der Schneide mit den Spitzen, Haupt- und Nebenzacken oder Dentikeln. Die Schneide oder das Epithem mit den Spitzen, von denen sich bei regelmäßiger Ausbildung Meso-, Ecto- und Entoconus, bzw. Mes-Ect- und Entodont unterscheiden lassen, ruht bisweilen erst noch auf einer als Sockel bezeichneten Verdickung. Die Ausdrücke werden verschieden gebraucht, worauf nichts ankommt. Im höchsten Falle lassen sich Rhachiszahn, Lateral- und Marginalzähne voneinander unterscheiden, manchmal in scharfer Trennung der verschiedenen Kategorien, noch häufiger aber in allmählichem Übergang. Bisweilen lassen sich überhaupt kaum Differenzen ausfindig machen, außer in der Größe und in der asymmetrischen Gestalt aller Zähne mit Ausnahme des mittleren Rhachiszahnes. So vermutlich bei allen Raublungenschnecken, bei denen meist der Rhachiszahn klein bleibt und nicht selten ganz schwindet, so daß man bei der gleichmäßigen Form der einzelnen Elemente nur von Lateralzähnen reden kann oder die gemeinsame Bezeichnung „Pleuralzähne“ für beide Kategorien verwendet.

Jede Querreihe bildet im allgemeinen eine in der Mitte gebrochene Linie, wobei indes die Mitte oder der Rhachiszahn ebensogut der vorderste wie der hinterste Punkt sein kann. Zwischen diesen vorn konvexen oder konkaven Winkeln, für die man wohl die bekannten Ausdrücke ‚opisthocoele‘ nach ‚procoele‘ verwenden, oder für die man die entsprechenden Bezeichnungen ‚proscanth‘ und ‚opisthocanth‘ erfinden könnte, bildet die fortlaufende gerade Querlinie, wie wir sie wieder bei *Ostracolethe*, bei *Achatina* u. a. finden, den Übergang und mithin vielleicht den Ausgangspunkt. *Physa* dürfte die Form sein, bei der der Mittelzahn am weitesten vorn liegt*). Die Testacelliden bilden den Gegenpol; bei jener, der sich *Amphibola* wohl zunächst anschließt, ist also der Winkel vorn stark konvex, bei diesen stark konkav und spitz. Im übrigen bilden die beiden Schenkel oft geschweifte Linien von verschiedener Form, für die vorläufig das Verständnis fehlt. Die beiden Extreme wenigstens erklären sich durch verschiedenen Muskelzug (s. u.).

Da sowohl die Anzahl der Querreihen als die der Zähne oder Zahnplatten in einer Querreihe stets eine hohe ist und nicht unter 17 oder 15 herabsinkt, denen andererseits hunderte gegenüberstehen können, eignet sich die Radula der Pulmonaten im allgemeinen weniger zu taxonomischer Verwendung, als bei den Vorderkiemern. Dazu kommt, daß aglosse Formen vollständig fehlen. Man muß daher schon zu größeren Feinheiten, Größe und Gestalt des Rhachiszahnes, allmähliche Umformung

*) Eine Zeichnung Plates, wonach in einem *Oncidienschlundkopf* eine stark proscanthe Radula liegt wie bei *Physa*, beruht wohl auf übertriebener Schematisierung.

und Zahl der einzelnen Spitzen u. dergl. seine Zuflucht nehmen. Trotzdem gelingt es nicht leicht, die natürlichen Gruppen auf Grund der Radula herauszuschälen. Das leuchtet sofort ein bei derjenigen Raspel, die am allerklarsten als einheitlich hervortritt, bei der der Raublungenschnecken nämlich. Sie werden ohne weiteres erkannt an den gleichmäßig pfriemenförmigen Zähnen, die höchstens an der Rückseite einen Ausschnitt haben. An- oder Abwesenheit des Rhachiszahnes, schnellere oder langsamere Zu- und Abnahme der Größe bilden die Hilfsmittel der weiteren Sonderung, die oft genug noch dazu für die Zwecke der Systematik versagen. So zeigen sich in der Gattung *Ennea* alle Übergänge nach Pfeffer. *E. complicata* hat den deutlichsten Mittelzahn innerhalb der Agnathen schlechthin, bei *E. insignis* beschränkt er sich auf die jüngeren Reihen, bei anderen Arten, wie *E. conica* und *E. quadridentata* fehlt er völlig. Und doch beruht dieses gleichmäßige Testacellidengebiß lediglich auf Konvergenz von den verschiedensten Familien aus, woraus sich ohne weiteres das allmähliche Verfließen der einzelnen Zahnformen ergibt.

Wie bei den Testacelliden der Rhachiszahn oft bis zum Schwunde verkümmert, so bleibt er bei sehr vielen anderen an Größe gegen den ersten Lateralzahn zurück. Nur ausnahmsweise übertrifft er ihn bedeutend, bei *Physa* nämlich, sonst, wie bei *Limax*, nur um ein geringes während der umgekehrte Fall, daß er neben einem großen ersten Seitenzahn fast verschwindet, sehr häufig ist. Meist ist der Rhachiszahn dreispitzig mit hervorragendem Mesoconus. Seltener ist er nur zweispitzig, bisweilen mit Andeutung von Verschmelzung aus zwei Zähnen. Dann nimmt seitwärts der Mesoconus an Größe zu und die mediale Spitze oder der Entoconus ab. Weiter nach außen bleibt der Mesoconus allein erhalten, oder aber der Ectoconus verdoppelt, verdreifacht, vervielfacht sich. Dabei kommen oft in derselben Familie wesentliche Unterschiede durch die Form des vergrößerten Mesoconus, d. h. der Hauptschneide zustande, indem sie entweder kurz, plump und abgerundet wird, oder aber indem sie sich verlängert und zuspitzt, bis die Marginalzähne schließlich die Pfriemenform des Testacellidengebisses annehmen, das schlechtweg mit dem Ptenoglossengebiß unter den Vorderkiemern zusammenfällt. Pfeffer hat darauf hingewiesen, daß hier wohl mechanische Verhältnisse zugrunde liegen, insofern den einzelnen Zähnen je nach der Form der rinnenförmigen Raspel verschiedener Raum zur Verfügung steht. Auf Taylors Einteilung der verschiedenen Gebisse komme ich erst später zurück (s. u.).

Primitivste Radulaformen.

Versuchen wir, das Einzelne zu ordnen, so können wir vielleicht von einer längsgefurchten Radula ausgehen, wie sie

Ostracolethe

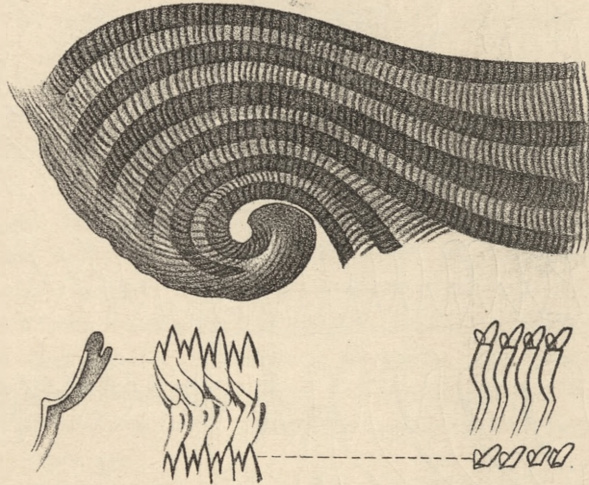
aufweist. Hier sind etwa 180 Querreihen vorhanden, und in jeder Querreihe gegen 700 Zähne. Sämtliche Zähne sind gleichartig mit zwei

Spitzen versehen. Hier liegt die Annahme nahe genug, daß jeder Zahn von zwei nebeneinander liegenden Odontoblasten oder je zwei Gruppen hintereinander liegender Odontoblasten sich herleitet; denn man wird kaum mehr als 1400 Odontoblasten auf eine Querreihe rechnen können. Eine ähnliche Einfachheit sieht man in den Lateral- und Marginalzähnen von *Hyalimax*. Die äußersten bestehen

nur aus je einem schmalen Stäbchen, und meist sind, namentlich nach der Mitte zu, je zwei Stäbchen an ihrem freien Ende klammerartig verbunden, also ein ganz

ähnlicher Aufbau. Aber schon bei *Hyalimax* weisen die mittleren Zähne die übliche Schneide mit mehreren Spitzen und die gewöhnliche Umformung unter Verdrängung des Ento- und Zunahme des Mesoconus auf.

Fig. 102.



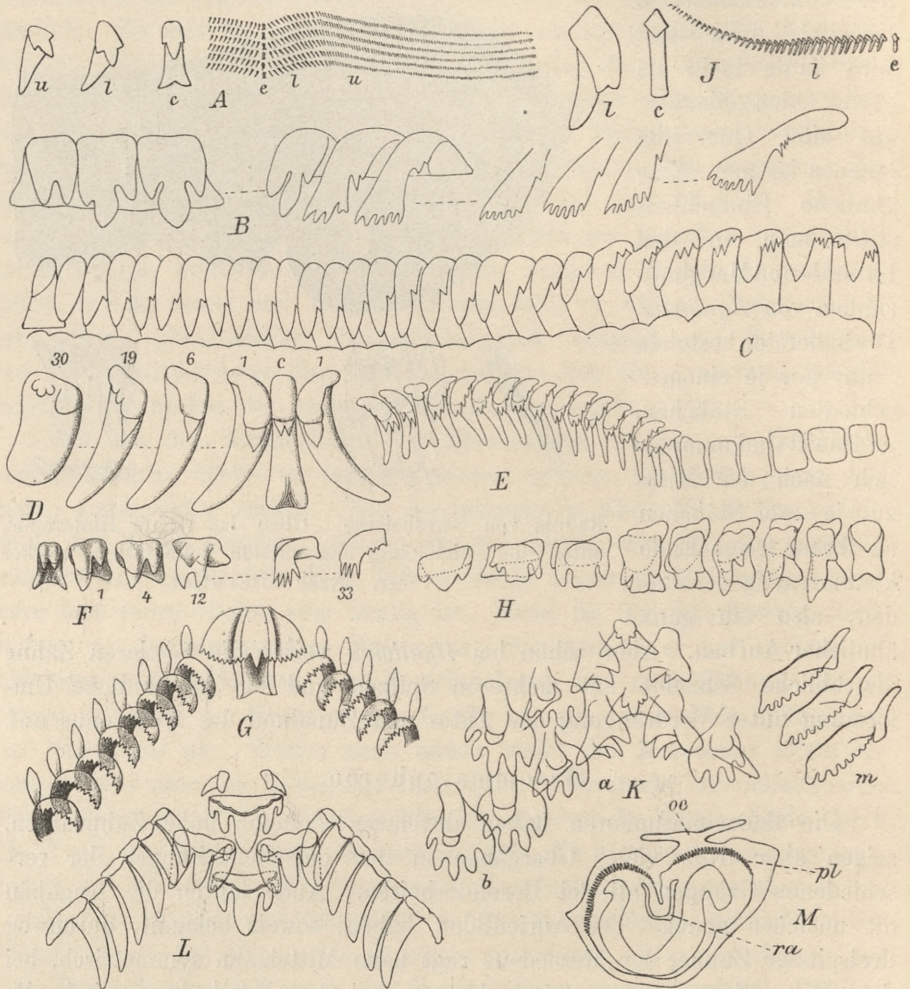
Radula von *Ostracolethe*. Oben das rechte Hinterende, unten die gleichmäßig zugespitzten Zahnplatten, stärker vergr. (Nach Simroth.)

Basommatophoren.

Die Basommatophoren haben durchweg ziemlich hohe Zahnzahlen, zeigen aber trotz vieler Übergänge in den einzelnen Zähnen der verschiedenen Gruppen allerlei Besonderheiten. Auch lauten die Angaben oft unsicher genug. Die Auriculiden haben, soweit bekannt, durchweg dreispitzige Zähne, der Mesoconus ragt beim Mittelzahn symmetrisch, bei den Seitenzähnen asymmetrisch hervor, bei den Randzähnen sind alle Spitzen gleich, und die Zähne somit sägeförmig. Die Limnaeiden *Limnaea*, *Planorbis*, *Isidora-Bulinus*, *Miratesta* haben ähnliche dreispitzige Lateralzähne, aber der Mittelzahn trägt nur zwei gleiche Zacken, bei *Limnaea javanica* ist er nach Sarasins sogar nur einspitzig und besonders klein, und auch kleinere europäische Arten von *Limnaea* wie *Planorbis* haben nach Lehmann vielfach nur die einfache Spitze; die Randzähne werden viel stärker gesägt, so zwar, daß Ento- und Mesoconus eine gleichmäßige Säge liefern, und der Ectoconus noch als ein äußeres, oft weiter abstehendes Zähnchen sich unterscheidet. Die Ancyliciden sollen sich anschließen und nach Fischer *Otina*. Doch ist der Unterschied unserer gemeinen Formen *Ancyclus fluviatilis* und *Acroloxus* s. *Velletia locustris* nach

Uličny schon ziemlich bedeutend, einmal in der Zahl, dann in der Form. *A. fluviatilis* hat etwa 140 Zahnreihen und in jeder 51—65 Zähne,

Fig. 103.



Raspeln von Basommatophoren. *A* Auricula. *B* Miratesta. *C* und *D* *Ancyclus fluviatilis*. *E* *Ancyclus (Acroloxus) lacustris*. *F* *Planorbis corneus*. *G* *Physa fontinalis*. *H* *Siphonaria tristensis*. *J* *Siphonaria* vom Kap. *K* *Chilina*. *L* *Amphibola solida*. *M* Querschnitt durch den Pharynx von *Gadimia*. *c* Rhachiszahn. *a*, *b*, *l* Lateralzahn. *m* Marginalzahn. *u* Übergang zwischen Lateral- und Marginalzähnen. *oe* Ösophagus. *pl* Längsfalten. *ra* Radula. (*A*, *H*—*L* nach Fischer [Wilton, Heynemann, Schacko]. *B* und *C* nach P. und Fr. Sarasin. *D* und *E* nach Uličny. *F* und *G* nach Taylor. *M* nach Pelseneer.)

A. lacustris hat nur ca. 84 Querreihen und in jeder 35—37 Zähne. Die einzelne Reihe bildet bei *A. fluviatilis* einen nach vorn konkaven, die von *A. lacustris* einen konvexen Bogen. *A. fluviatilis* hat einen zweispitzigen, *A. lacustris* einen stumpf-dreispitzigen Rhachiszahn. Bei jenem sind die

nächsten Lateralzähne asymmetrisch einspitzig, nach außen stellen sich allmählich mehrere Dentikeln ein, bis endlich die letzten Marginalzähne die Hauptspitze abstumpfen. Der Übergang erfolgt so allmählich, daß man zwischen Lateral- und Marginalzähnen keine Grenze ziehen kann. Umgekehrt haben die Lateralzähne bei *A. lacustris* drei scharfe Spitzen und dazu außen mehrere Adventivdentikeln, so daß sie stark gesägt erscheinen; die Marginalzähne dagegen erscheinen nur als breite Basalplatten ohne deutliche Schneide. Dazu will das Bild von *Otina* und *Camptonyx* mit einspitzigen Lateral- und zweispitzigen Marginalzähnen allerdings weniger passen, als Fischer meint. *Gundlachia* hat nach Hedley einen zweispitzigen Rhachiszahn, die Lateralzähne haben einen starken Mesoconus, an die sich eine Anzahl Ectoconen sägeartig anschließen. Wenn die ganze Gruppe wenigstens einigermaßen klar liegt, so bildet doch die Radula, welche Sarasins von *Ancylus fluviatilis* zeichnen, einen Widerspruch; denn hier ist der Mittelzahn einspitzig, die Seitenzähne haben einen langen Mesoconus mit äußerer Nebenspitze, diese vermehrt sich nach außen, bis endlich auch innere Nebenspitzen auftreten. Liegen hier verschiedene Arten vor?

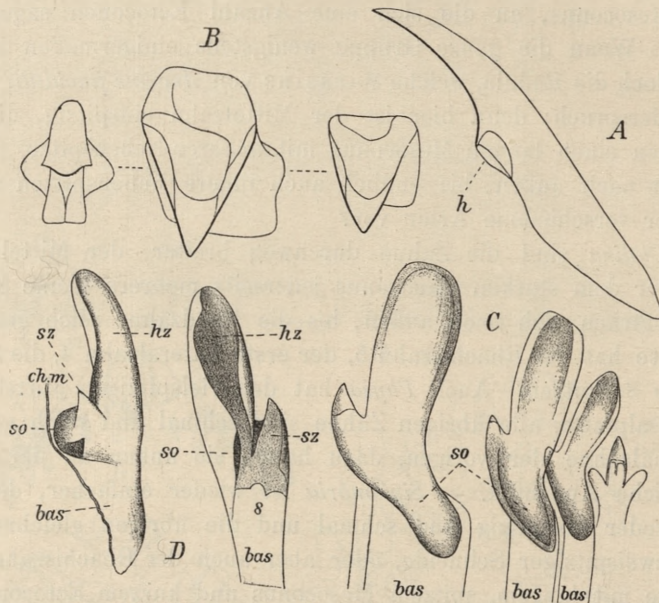
Bei *Chilina* sind die Zähne durchweg breiter, der Mittelzahn hat schon außer dem starken Mesoconus jederseits mehrere kleine Dentikeln. Diese verstärken sich nach außen, bis die Randzähne reich gesägt sind. Nach Plate hat der Rhachiszahn 5, der erste Lateralzahn 4, die äußersten Randzähne 8 Spitzen. Auch *Physa* hat den vielspitzigen Mittelzahn mit breiter Basalplatte, alle übrigen Zähne sind schmal und reich gesägt wie die Marginalzähne der vorigen, dazu haben sie außen an der Schneide eine längliche Appendix. — *Siphonaria* ist wieder einfacher, der Mittelzahn entweder einspitzig und schmal und die übrigen gleichmäßig mit längerer, zweispitziger Schneide, oder aber auch der Rhachiszahn breiter, der nächste mit langem, spitzem Mesoconus und kurzem Ectoconus, wozu sich unter allmählicher Abnahme der Länge noch ein Ectoconus gesellt. Dem letzteren ähnelt die winzige Radula von *Gadinia* mit einspitzigem Mittelzahn, dreispitzigen Seitenzähnen mit langem Mesoconus und kurzen, zweispitzigen Randzähnen. — *Amphibola* endlich hat die stärkste Differenzierung mit der Formel $6 + 2 + 1 + 2 + 6$, wobei die beiden Lateralzähne noch auffallend verschieden sind; der Rhachiszahn fünfspitzig, ähnlich, doch nur dreispitzig der äußere Lateralzahn, alle übrigen einfach messerförmig, der innere Lateralzahn am kleinsten.

Ganz außerhalb des gewohnten Rahmens stellt sich nach Pelseneer *Gadinia*. Die Radula ist fast verkümmert (s. o.), schmal und kurz. Dafür hat die Zungenmembran, d. h. wohl die Basalplatte, jederseits eine feine Längsfältelung, die vermutlich bei der Nahrungsaufnahme mitwirkt (Textfig. 103 M). — Es dürfte schwer halten, diese verschiedenen Radulae in ein übersichtliches System zu bringen, die Differenzen haben oft kaum generischen Wert.

Soleoliferen.

Von den Soleoliferen hat *Atopos* die typische Testacellidenradula mit schwachem Mittelzahn. Die Seitenzähne haben am Beginn eine kleine Höhlung (Sarasin), die wohl dem Ausschnitt vieler anderen Raublungenschneckenzähne entspricht. *Vaginula* s. *Veronicella* hat einen schwachen Rhachiszahn mit meist dreispitziger, doch auch einspitziger oder stumpfer Schneide (Sarasin), die Seitenzähne sind lang und einspitzig, nach außen abnehmend. Die Schneide bleibt dabei immer im Bereich der oblongen Basalplatte, so daß sie ein annähernd gleichschenkliges Dreieck bildet.

Fig. 104.



Radulazähne von Soleoliferen. A Seitenzahn von *Atopos*. *h* Höhlung. B Mittel-, Seiten- und Randzahn von *Vaginula boviceps*. C *Oncidiella celtica*. D *Oncidium verruculatum*, Seitenzahn von oben und von der Seite. *bas* Basalplatte. *ch.m* Basalmembran. *hz* Hauptzahn. *so* Sockel. *sz* Seitenzahn. (A und B nach Fr. und P. Sarasin. C und D nach Plate.)

Die Abweichungen sind unbedeutend, gelegentlich eine zweispitzige Schneide u. dergl. (Fischer und Crosse). Bei den Oncidien ist der Rhachiszahn dreispitzig, bisweilen mit ausgezogenem und eingekerbtem Mesoconus. Die nächsten Zahnplatten entwickeln eine lange, meist stumpfe Schneide, die auf einem besonders ausgebildeten Sockel ruht und einen kurzen Neben- oder Seitenzacken trägt. Doch kann ebensogut der erste Seitenzahn eine kurze Schneide haben, mit Zunahme nach außen, so gut wie der Nebenzacken seine Form mit der Art ändert (Semper). *Oncidiella* hat nach von Wissel eine äußere und eine innere Nebenspitze an jedem Zahn.

In dieser Gruppe ist es somit leicht, die Kette Oncidiiden-Vaginuliden-Atopiden auseinander abzuleiten, indem man von den ersten ausgeht oder auch die Vaginuliden als Mittelform ansieht, von der die anderen Gruppen divergieren. Bei 3 Vaginulaarten konnte ich eine bestimmte Funktion zwischen der Zahl und Größe der Zähne und der Körperform feststellen.

	<i>V. Hennigi</i>	<i>Leidigi</i>	<i>Hedleyi</i>
Körperlänge von . . .	3,3	6	5
Verhältnis der Zahnlänge	3,3	6	5,4

Die Zahnlänge entspricht also der Körperlänge. Die Anzahl der Zähne in einer Querreihe wechselte proportional dem Körperquerschnitt. Wenigstens hatte die flachste Art, *V. Hennigi* 85, die dickste, *V. Hedleyi*, dagegen 115 Zähne in der Reihe. Es scheint also, daß bei gleicher Ernährung hier je 1 Zahn auf dieselbe Gewichtseinheit oder Masse des gesamten Körpers fällt*).

Lissopode Stylommatophoren.

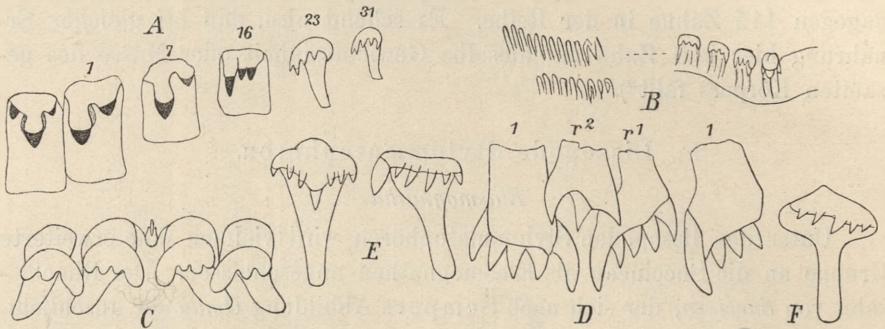
Elasmognatha.

Unter den lissopoden Stylommatophoren wird vielfach eine erweiterte Gruppe an die Succineen als Elasmognathen angeschlossen. Der Rhachiszahn von *Succinea*, der sich nach Sempers Abbildung *Omalonyx* anschließt, ist dreispitzig mit vorragendem Mesoconus. Dann verschwindet der Entoconus, und der Mesoconus verlängert sich, weiterhin wird der Ectoconus vervielfältigt, bis die Lateralzähne gesägt sind, unter Verschmälerung der Basalplatte. Diese letztere Form wird charakteristisch für die Athoracophoriden s. Janelliden. So hat schon der Rhachiszahn mancher Athoracophorusarten 7 Dentikeln (Suter), bei anderen wird er kleiner und 3-spitzig, fast bis zum Verschwinden. Bei *Aneitea* ist er drei- auch wohl vierspitzig (Glamann), bis zum Verkümmern (Plate), bei *Triboniophorus* ist er noch entwickelt, aber schmal. Alle übrigen Zähne sind gesägt, meist mit Abnahme der Dentikeln an den äußersten. Dabei sind die Basalplatten durchweg schmal. Nur *Triboniophorus* setzt zunächst mit breiter Basalplatte und einem nahezu dreispitzigen ersten Seitenzahn ein, von ähnlicher Form und Länge der Schneide, wie bei *Helix*; nach außen verschmälern sich die Basalplatten, die Schneide verkürzt sich und wird dentikuliert (Pfeiffer). Dazu kommt bei *Aneitella* nach Plate eine Verlagerung der Schneide nach rückwärts, so daß außer der hinteren Basalplatte noch eine vordere auftritt. Und dabei stellt sich ein neues Verhältnis ein. Der Rhachiszahn entsteht, vermutlich unter Schwund des ursprünglichen, aus der Verschmelzung der beiden ersten Seitenzähne, so daß er

*) Derartige Rechnungen scheinen weiter nicht aufgestellt zu sein, wohl aber die entgegengesetzten, welche beweisen, daß Schnecken von gleicher Größe verschieden viele Zähne haben, z. B. *B. Hyalina lucida* 945, *Helix obvoluta* 15300 (Taylor). Für Ostracolethe von annähernd derselben Größe würde ich auf ca. 126000 kommen.

sowohl zwei vordere, wie zwei hintere Basalplatten hat. Diese sind aber asymmetrisch, so gut wie die Schneide, wahrscheinlich eine Folge der Torsion oder Detorsion, die sich ebenso in der schiefen Stellung der Radulapapille ausdrückt. Die mancherlei Abweichungen gerade in dieser Gruppe finden einen merkwürdigen Ausdruck in einer von Bergh abgebildeten Radula eines *Triboniophorus*, wo der Rhachiszahn in aufeinander folgenden Reihen abwechselnd drei- und fünfspitzig ist. *Hyalimax* hat, wie *Neohyalimax*, die Radula ähnlich der von *Succinea*, doch bleiben die äußersten Marginalzähne ganz schmal, so daß der einzelne Zahn einem

Fig. 105.



Radula von Elasmognathen. *A* *Succinea Mortilleti* Stab. *B* *Hyalimax*. *C* *Janella* von Neu-Caledonien. *D* *Aneitella Berghi*. *E* *Athoracophorus bitentaculatus*. *F* *Athoracophorus dubius*. Rhachiszahn. r^1 und r^2 Verschmelzung der ersten Seitenzähne zum Rhachiszahn. (*A* nach Pollonera. *B* nach Simroth *C* nach Fischer. *D* nach Plate. *E* und *F* nach Suter.)

Dentikel entspricht. Bei den nächsten verschmelzen je zwei an der Schneide miteinander usw., selbst bei den Mittelzähnen läßt sich in der Basalplatte an ihrer Längsstreifung die Verschmelzung aus den einzelnen Elementen noch erkennen.

Das Gros der Stylommatophoren.

Die sämtlichen Landlungenschnecken mit Ausnahme der Elasmognathen und Agnathen würden eine fortlaufende Reihe bilden, wenn nicht die Urocoptiden sich eigenartig heraushöben. Da sie indes nicht ohne Übergang dastehen, lasse ich sie in der Reihe.

Die Achatinellen schließen sich an *Hyalimax* an mit zwei Typen. Der eine zeigt gerade Querreihen, Rhachiszahn und Lateralzähne sind einfach wie bei *Achatina* (s. u.), die Marginalzähne sind gesägt — vielspitzig. Im anderen Falle ist die Querreihe eine gebrochene, nach vorn konvexe Linie, und alle Zähne sind gesägt, wie bei den Janelliden.

Die Stenogyriden sind durch die geraden Querreihen gekennzeichnet. Damit hängt wohl das Gleichmaß der Zahnplatten zusammen. Der Rhachiszahn bleibt schmal, meist dreispitzig. Die Seitenzähne werden

ausgesprochen dreispitzig mit langem Mesoconus, mehr ausgeglichen die Randzähne; so bei *Rumina decollata* (Fischer), *Caecilinella* (Lehmann). Bei *Cionella* sind die Seitenzähne nur zweispitzig unter Schwund des Entoconus, aber mit langen Spitzen. Diese werden kurz und stumpfer bei *Achatina*.

Die Pupiden und Clausiliiden haben eine ähnliche Radula wie etwa *Rumina* oder *Helix*, der Mittelzahn dreispitzig oder unter Verschwinden der Seitenzacken einspitzig bei *Bulimus*. Die Randzähne mit einigen gleichmäßigen Spitzen. Etwas stärkere Unterschiede bringt Pilsbry von den Megaspiriden. *Megaspira* selbst hat einen dreispitzigen Rhachiszahn, dann verschwindet der Entoconus und am Ende auch der Ectoconus und zuletzt alle Zacken. Bei *Perrieria* ist der Mittelzahn nur einspitzig, dann kommen zweispitzige Zähne, und nach außen wird der Ectoconus vervielfacht. Die Differenzen sind gering. Die Basalplatten behalten im allgemeinen die ursprüngliche Breite.

Auf dieser Grundlage entstehen wesentliche Differenzierungen bei den

Urocoptiden (Textfig. 106)

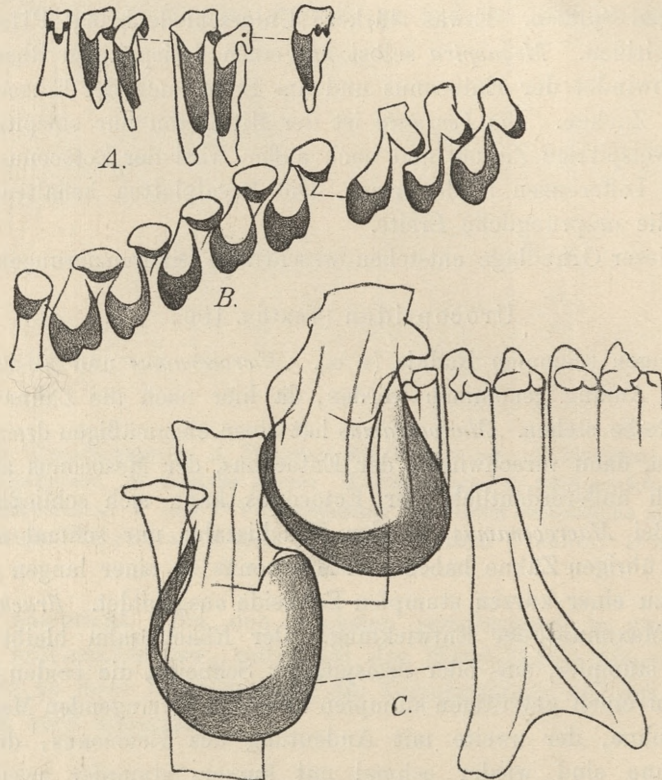
mit der langen schmalen Radula (s. o.). *Microceramus* und *Macroceramus* können als Anfang genommen werden, da hier noch die Zähne in fortlaufender Reihe stehen. *Microceramus* hat einen ebenmäßigen dreispitzigen Rhachiszahn, dann verewindet der Entoconus, der Mesoconus aber verlängert sich außerordentlich, der Ectoconus kann sich schließlich verdoppeln. Bei *Macroceramus* ist der Rhachiszahn nur schmal und einspitzig, die übrigen Zähne haben den Mesoconus zu einer langen und den Ectoconus zu einer kurzen stumpfen Schneide ausgebildet. *Brachypodella* zeigt das Maximum der Entwicklung. Der Rhachiszahn bleibt schmal mit kurzer stumpfer, ein- oder dreispitziger Schneide, die beiden Lateralzähne haben einen gewaltigen stumpfen und weit überragenden Mesoconus, der erste ohne, der zweite mit Andeutung des Ectoconus, die sechs Marginalzähne sind wieder schmal mit kurzer, stumpfer zweilappiger Schneide. Die Lateralzähne allein funktionieren noch. Die Formel lautet $6 + 2 + 1 + 2 + 6 = 17$.

Unter den Heliciden im weiteren Sinne scheint sich die hinterindische *Chalepotaxis* unmittelbar den Urocoptiden anzuschließen (Textfig. 107 G). Die Zahnplatten haben dieselbe lange, stumpfe, erhobene Schneide in fortlaufender Reihe, so zwar, daß am Rhachiszahn an ihrer Wurzel die Seitenepitheme noch eben sichtbar bleiben, und nach außen hin der Ectoconus sich verlängert, bis die äußersten Lateralzähne sich verkleinern und verkümmern. Vielleicht kann man Formen anreihen, bei denen die Schneiden zwar kurz, aber ähnlich einheitlich und stumpf bleiben, wie *Papuina* und *Panda*. *Papuina* läßt an den Seitenzähnen den Entoconus und erst weiter außen auch den Ectoconus noch als Abgliederung der stumpfen Schneide erkennen, bei *Panda* ist die Schneide spitzer, und die Nebeuzacken gehen

fast unkenntlich in ihr auf; die Marginalzähne haben sich kräftig, aber stumpf verlängert. Auch *Planispira* u. a. können in diese Gruppe genommen werden (s. u.).

Damit aber sind wir in das Gros der Heliciden und Zonitiden eingetreten, die sich nach der Radula kaum sondern lassen und ebenso die Pupiden einschließen (s. o.). Ja man kann zu den genannten stumpf-

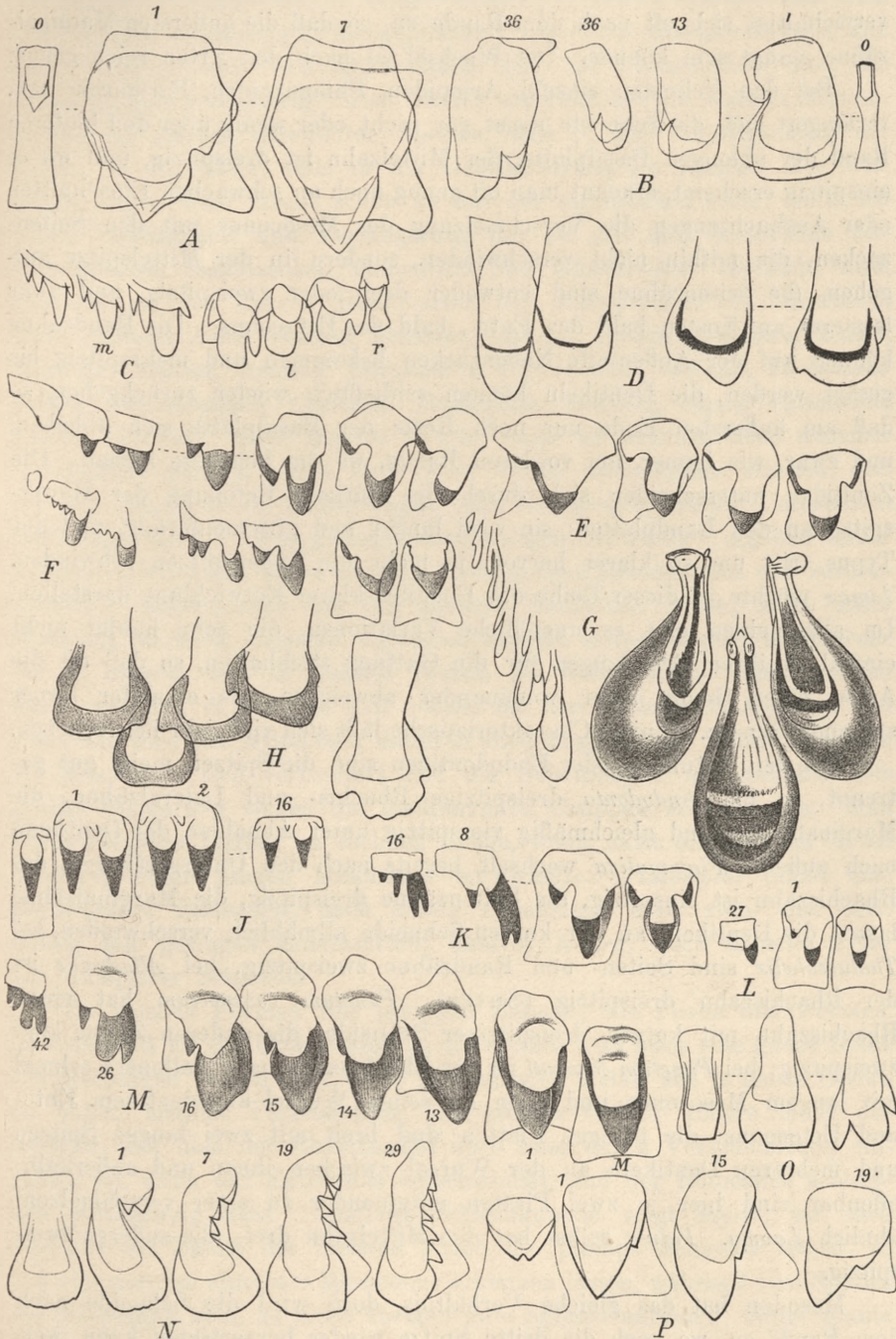
Fig. 106.



Radula von Urocoptiden. Links der Rhachiszahn. *A* *Microceramus Gossei*. *B* *Macroceramus tenuiplicatus*. *C* *Brachopodella agneriana*, daneben der erste Lateralzahn von der Seite. *D* *Brachypodella*. *f* Fuß. *ph* Pharynx. *r* Radulaschneide. (Nach Binney und Pilsbry.)

zähnigen Formen recht wohl die Orthaliciden und Bulimuliden einbeziehen. Namentlich für *Orthalicus* ist die Übereinstimmung nach Pfeffers Zeichnungen groß, der Rhachiszahn ist einspitzig und noch leidlich spitz, darauf folgen entweder noch ein Paar ähnliche oder gleich ganz stumpfe Seitenzähne, die nach außen Ento- und Ectoconus unsymmetrisch und schwach abgliedern. Nach Fischer und Crosse hat *O. longus* gleich am Rhachiszahn noch neben der Basis eines stumpfen Mesoconus stumpfe Seitenzacken. Bei *Bulimulus* bleibt der Rhachiszahn schmal und klein, bald ein-, bald zwei-, bald dreispitzig. Die nächsten Zähne sind dreispitzig

Fig. 107.



Radula verschiedener Stylommatophoren. A *Achatina granulata*. B *A. (Perideris) alabaster*. C *Bulimulus Delattrei*. D *Orthalions Ferussaci*. E und F *Megaspiron*. E *Megaspira elatior*. F *Perrieria australis*. G *Chalepotaxis*. H *Pappua varillaris*. J *Punctum Massoti*. K *Clausilia ventricosa*. L *Buliminus detritus*. M *Murella hospitans*. N *Rhachis zonata*. O *Amphidromus Kruijti*. P *Philomycus tarmes*. l Lateralzähne. m Marginalzähne. r oder o Rhachiszahn. (A und B nach Semper, C nach Fischer, D nach Strebel und Pfeffer. E-H nach Pilsbry, J-L nach Pollonera, M nach Hesse. N-P nach Fr. und P. Sarasin.)

mit asymmetrisch stumpfem Mesoconus, der Ectoconus verdoppelt und vervielfältigt sich oft nach dem Rande zu, so daß die äußersten Marginalzähne gesägt sein können. Der Wechsel ist nach den Arten reich genug.

Bei den Heliciden einschl. Arioniden, Philomyceiden, Parmarion usw. verlängert sich die Schneide meist gar nicht oder wenig über den hinteren Rand der oblongen Basalplatte, der Mittelzahn ist dreispitzig, und wo er einspitzig erscheint, erkennt man oft genug noch an schwachen Einschnitten oder Ausbuchtungen die Verschmelzung des Mesoconus mit den Seitenzacken, die mithin nicht verschwinden, sondern in der Mittelspitze aufgehen, die Seitenzähne sind entweder drei- oder zweispitzig, und zwar letzteres auf Kosten bald des Ento-, bald des Ectoconus. Die Randzähne können auf der Außenseite Nebenzacken bekommen und mehrspitzig bis gesägt werden, die Dentikeln können schließlich wieder znrückgehen, so daß am äußersten Ende nur noch Reste der Basalplatte sich abheben, und zwar, wie immer, am vorderen Rande, wo die Schneide aufsaß. Die Zonitiden unterscheiden sich durch die stärkere Betonung der Hauptspitze an den Randplatten; sie wird länger und pfriemenförmig, und der Typus tritt um so klarer hervor, je mehr die Nebenspitzen schwinden. *Limax* möchte in dieser Reihe das Endglied klarer Entwicklung darstellen. Im allgemeinen gibt es unendliche Variationen, die sehr häufig nicht einmal in ihren Grundzügen für die Gattung stichhalten, so daß oft die Arten eines Genus mehr voneinander abweichen, als einander ferner stehende Genera. Einiges Charakteristische läßt sich vielleicht herausheben.

Bei den Patuliden oder Endodontiden sind die Spitzen meist gut getrennt, so hat *Endodonta* dreispitzige Rhachis- und Lateralzähne, die Marginalzähne sind gleichmäßig vierspitzig unter Abnahme der Dentikeln nach außen. *Flammulina* wechselt bereits nach den Untergattungen, der Rhachiszahn ist einspitzig, die Seitenzähne dreispitzig, die Marginalzähne lassen die Dentikeln an der kurzen Schneide allmählich verschwinden, bei *Thalassohelix* sind Seiten- und Randzähne zweispitzig, bei *Allodiscus* ist der Rhachiszahn dreispitzig (Suter). *Punctum conspectum* hat einen Rhachiszahn mit kurzer, dreispitziger Schneide, die anderen Zähne sind zweispitzig; bei *Punctum Massoti* ist der Rhachiszahn nach Pollonera schmal mit langem Mesoconus und eben an seiner Wurzel angedeutetem Ento- und Ectoconus, die übrigen Platten sind breit mit zwei langen Spitzen und mehreren Dentikeln an der Wurzel zwischen ihnen und außerhalb; offenbar sind hier je zwei Platten miteinander zu einer verschmolzen; ähnlich *Laoma*. *Patula* selbst hat den Mittelzahn drei-, die anderen zweispitzig.

Mesodon hat das gleiche Verhältnis, doch wird die Schneide nach dem Rande zu, wo noch die dritte Spitze wieder hervortreten kann, weit länger (Binney). *Conulus* hat den normalen dreispitzigen Rhachiszahn, dann fällt bei gleicher Form der Entoconus weg, schließlich werden die Lateralzähne wieder dreispitzig gesägt durch Verdoppelung des Ectoconus

Allerdings so bloß beim *C. tener* (Jacobi). Für *C. fulvus* sind nach Binney die zweispitzigen Marginalzähne besonders charakteristisch, und auch Semper zeigt den Rhachiszahn und die Lateralzähne ein-, die Marginalzähne zweispitzig. Also wieder ein Beispiel von starken Schwankungen bei nächst verwandten Spezies, teils in der Verschmelzung der Zacken in der Mitte, teils in der Dentikulierung am Rande. Das Verhalten von *C. tener* streift schon an das der eigentlichen *Helix*, bei denen durch Verstärkung und Verlängerung der oft mit dem Mesoconus verschmelzenden Seitenzacken namentlich der Rhachiszahn verstärkt wird, während an den kurzen Randplatten die Außenzacken oft zunehmen. Dazu gehören *Helix*, *Tachea*, *Helicella*, *Leptaxis*, *Epiphragmophora*, *Eulota*, *Eulotella*, *Aegista*, *Arianta*, *Dorcasia*, z. T. *Ganesella*, *Murella*, *Tacheocampylaea*, *Thysanophora*, *Camoena*, *Praticolella*, *Chloritis*, *Sagda*, *Camoenella*, *Phania*, *Albersia*, *Arion*, *Oopelta* u. v. a., wobei im einzlnen noch mancher Unterschied auftritt. Man kann wohl darauf aufmerksam machen, daß bei den europäischen *Helix*-gruppen sich ein geographischer Unterschied bemerkbar macht. Die genauen Zeichnungen BOWELLS*) ergeben außer anderen Differenzen einen deutlich dreispitzigen Rhachiszahn mit zurücktretenden Nebenzacken bei den meisten britischen Arten, z. B. *Helix granulata*, *barbara*, *caperata*, *rufescens*, *hispida*, *sericea*, *virgata*, *arbustorum*. Bei *H. aspersa* und *H. pomatia* rücken die Nebenzacken weiter an den Mesoconus, bei *H. obvoluta* und ebenso bei den Tacheen *H. hortensis* und *nemoralis* wird der Mittelzahn dadurch einspitzig, daß die Schmelzschnide des Mesoconus sich verbreitert und die Nebenzacken mit umfaßt. Die gleiche Steigerung zeigen die mediterranen Gruppen *Murella* u. a. Man würde *Polygyra* hierher zu rechnen haben, wenn nicht ein Teil der Arten durchweg einen langen Mesoconus entwickelte. *Placostylus* bildet eine gleichmäßige Zahnreihe, nach außen zunehmend ein-, zwei- und dreispitzig mit geringen Einschnitten; ähnlich *Hadra*, doch manche Arten mit stumpferer Schneide.

Zu solchen Formen mit plumpen Zähnen, wie *Panda* und *Papuina*, im Anschluß an die Urocoptiden (s. o.), könnte man noch eine ganze Reihe von Gattungen stellen, z. T. aber nur einzelne Arten aus je einem Genus. So haben manche Pleurodonten das plumpe Gebiß, andere mehr das normale, bei dem der Rhachiszahn drei- oder durch Verschmelzung einspitzig ist, dann der Entoconus verschwindet, und der Ectoconus schließlich mehrspitzig wird. Ähnliche Schwankungen zeigt *Sagda*, wo nach Semper die Zähne der meisten Arten die plumpe Schneide haben, so daß alle nur den stumpfen Mesoconus erkennen lassen, während eine Spezies am Mittelzahn drei, an allen übrigen zwei Spitzen aufweist. Sonst könnte man noch *Planispira*, *Stylodonta*, *Anoglypta*, *Helicophanta*, *Acavus*, *Polymitra*, *Ampelita xytera*, *Orychona*, *Helicostyla*, *Euhadra* und *Eurycampa* als

*) Proc. mal. soc. London. Letzte Jahrgänge.

Untergattung von *Cepolis* hierherstellen, wenn auch bei letzterer die Randzähne den Grundtypus noch etwas deutlicher zeigen. Auch von *Planispira* fällt noch eine Art, *Pl. zonalis* Fér., durch spitzere Zähne aus dem Rahmen der übrigen mit ihren stumpfen Schneiden heraus.

Die querstumpfe Schneide kehrt wieder bei *Amphidromus*, aber doch mit sehr starkem Wechsel im einzelnen. So ist allein bei den drei von Sarasins beschriebenen Arten der Rhachiszahn entweder ein- oder dreispitzig, die Seitenzähne gliedern den Ento-, die Randzähne auch den Ectoconus ab. *Rhachis zonulata* hat nach denselben die gleiche stumpfe Schneide an allen Zähnen, aber nur der Mittelzahn bleibt so einfach. Bei den Lateralzähnen tritt gleich an der Wurzel ein doppelter Ectoconus auf; er vervielfältigt sich nach außen zu, so daß der Außenrand der langen Marginalzähne grob gesägt wird. Dazu tritt aber ein neues Prinzip, insofern als die stumpfe Schneide namentlich des Rhachiszahnes sehr dicht dentikuliert ist, was wohl auf die Verschmelzung aus feineren Elementen deutet.

Kleine Heliciden scheinen die einzelnen Spitzen seltener zu der stumpfen Schneide verschmelzen zu lassen, so daß sich darin eine Abhängigkeit von der absoluten Größe des Tieres offenbart. *Vallonia pulchella* z. B. hat am Rhachiszahn die kurze, dreispitzige Schneide, dann verlängert sich der Mesoconus, aber die einzelnen Zacken bleiben erhalten, die wiederum verkürzte Schneide wird schließlich vielspitzig.

Arioniden und Philomyciden reihen sich den Heliciden an, meist auch mit Verkürzung der Randzähne. Aber wir stoßen sofort wieder auf Differenzen, insofern als die nordamerikanische Art nach Binney einen einspitzigen Rhachiszahn und im übrigen kurze zweispitzige Zähne hat, während die celebensische Art *Ph. tarmes* nach Sarasins einen symmetrisch zweispitzigen Mittelzahn aufweist (Textfig. 107 P).

Das Wesen der sogenannten

Zonitiden

beruht namentlich auf der Verlängerung und Vereinfachung der Marginalzähne, doch ohne durchgreifende Regel. *Ariophanta*, *Microdon*, *Rhysota*, *Medula*, *Everettia* u. a. haben den Mittelzahn drei-, die Lateralzähne und Marginalzähne zweispitzig. Ähnlich *Parmarion*, doch meist noch mit dreispitzigen Lateralzähnen; und bei anderen *Rhysota*-Arten werden alle Zähne einspitzig. Einspitzig und lang werden die Marginalzähne bei *Zonites*, *Hyalina*, *Vitrina*, *Martensia* u. a. *Trochomorpha* hat wieder den Mittel- und die Seitenzähne ein-, die langen, pfriemenförmigen Randzähne zweispitzig. *Limax* beginnt mit regelrecht dreispitzigem Mittelzahn, die Randzähne sind schließlich pfriemenförmig mit oder ohne Nebenzacken; die schärfere oder stumpfere Schneide des Rhachiszahnes bedingt weiter die Gliederung in *Limax* und *Lehmannia*. Die Urocycliden schließen sich eng an. *Nanina* hat an den mittleren Zähnen eine scharfe lange Schneide,

nach außen zu werden die Zähne schmal und lang und endlich zweispitzig. Wie stark auch innerhalb dieser Gruppen der Wechsel bei verwandten Formen sein kann, zeigt vielleicht am besten *Helicarion*. Das Gebiß ist zunächst typisch, Rhachiszahn mit drei kräftigen Spitzen, dann verschwindet der Entoconus, allmählich werden die Zähne schlank und gleichförmig zweispitzig, die letzten Marginalzähne aber erhalten einen stark dentikulierten,

gesägten Außenrand. Ganz anders das Subgenus *Leptodontarion*: alle Zähne sind schmal und lang und mit stumpfen Spitzen versehen, der Rhachiszahn ein-, alle übrigen zweispitzig (Textfig. 108).

Von Interesse ist, daß auch die so abweichende *Thyrophorella* nach Girard in diese Gruppe gehört. Der Mittelzahn ist normal dreispitzig mit vorspringendem

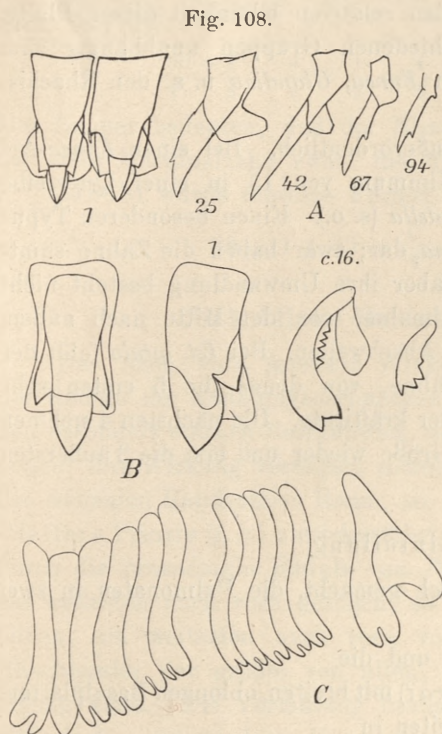
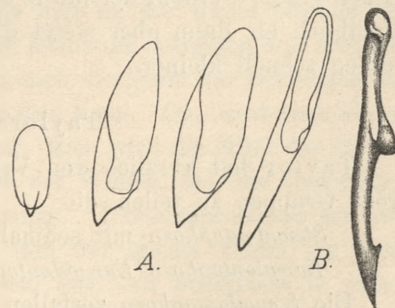


Fig. 109.



Radula von Zonitiden. A *Limax subalpinus*. B *Helicarion Idae*. C *Helicarion (Leptodontarion) albacuminatus*. (A nach Lessona und Pollonera. B und C nach Fr. und P. Sarasin.)

Radulazähne von Raublungenschnecke. A *Streptoxis nautilus*. B *Testacella*. (A nach Fr. und P. Sarasin. B nach Lacuze-Duthiers.)

Mesoconus, bei den Seitenzähnen tritt der Entoconus, bei den Randzähnen auch der Ectoconus gleichwertig neben den Mesoconus.

Wir finden also bei den *Pupiden*, *Buliminiden*, *Achatiniden*, *Heliciden*, *Arioniden*, *Zonitiden*, *Naniniden*, *Urocycliden* usw. einen unendlichen Wechsel auf immerhin ziemlich einförmiger, gleichmäßiger Grundlage. Die Nahrung erklärt nur z. T. die Verschiedenheiten, zum mindesten reichen unsere Kenntnisse nicht aus (s. u.). Auffallend genug bleibt es, daß dieses Gebiß unterschiedslos so vielen Aulacopoden und Lissopoden gemeinsam ist, es entspringt eben der Grundlage einer mit sehr vielen gleichen, kurzen, einfachen Zahnplatten besetzten Radula.

Agnatha (Textfig. 109).

Es bedarf kaum der Erwähnung, daß das Raublungenschneckengebiß sich aus der allgemeinen Wurzel durch die Umbildung aller Zähne zu den pfriemenförmigen Randzähnen der Zonitiden herleitet, wobei nur der Ausschnitt auf der Rückseite der Schneiden bei manchen noch der Erklärung harret. Daß der Mittelzahn bis zum Schwund verkümmert, entspricht nur der beinahe durchgehenden relativen Kleinheit dieser Platte. Die Verkümmerng führt in verschiedenen Gruppen unabhängig zum Schwunde, so daß einzelne Arten von *Ennea*, *Glandina* u. a. den Rhachiszahn haben, andere nicht.

Die Zahl der Zähne wechselt außerordentlich. Bei einer *Ennea*-Art sinkt sie nach Thiele*) bis zum Minimum von 15 in einer Querreihe herab, also so weit wie bei *Brachypodella* (s. o.). Einen besonderen Typus stellt nach demselben Autor *Edentulina* dar; zwar haben die Zähne sämtlich die gewöhnliche Pfriemenform, aber ihre Umwandlung besteht nicht in einer einfachen Zu- und Wiederabnahme von der Mitte nach außen, sondern in einem doppelten An- und Abswellen. Bei *Ed. latula* fehlt der Rhachiszahn; jederseits liegen 20 Zähne, von denen die 5 ersten sehr schnell größer werden; der fünfte ist der kräftigste. Die nächsten 4 nehmen allmählich ab, dann aber steigt die Größe wieder und erst die 3 äußersten werden schnell kleiner.

Taylors Einteilung.

Taylor hat kürzlich den Versuch gemacht, die Pulmonaten in zwei große Gruppen zu teilen, die

Stenodontophora mit schmalen, und die

Euryodontophora (*Euryodontophora*?) mit breiten, oblongen Basalplatten.

Die *Stenodontophora* zerfallen weiter in

Acanthoglossa, die Raublungenschnecken mit Stachelzähnen, dazu etwa die Marginalzähne der Zonitiden,

Beloglossa, das Raubschneckengebiß mit dem Ausschnitt auf der Rückseite, wodurch die Spitze pfeilförmig wird zum besseren Festhalten der lebenden Beute,

Echinoglossa, dazu *Physa* und *Chilina*;

die *Euryodontophora* bilden vier Gruppen:

Pycnoglossa, das allgemeine Gebiß der Pulmonaten, speziell *Helix*,

Zeugoglossa, mit zweispitzigem Rhachiszahn wie bei *Planorbis corneus*; die übrigen Zähne können ebenso zweispitzig sein oder kammförmig nach dem *Acanthoglossentypus*; dazu besonders australische *Bulinus*,

*) Thiele, Mollusken der deutschen Zentralafrika-Expedition. In: Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Zentralafrika-Expedition 1907—1908 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzog zu Mecklenburg. Band III. Zoologie.

Myriaglossa, viele Zähne, in der Mitte drei-, sonst zwei oder dreispitzig wie bei *Helix pygmaea*,

Dichoglossa, mit zweispitzigen Lateralzähnen, der Rhachiszahn dreispitzig, die Marginalzähne einspitzig, acanthoglossat; *Hyalina*, *Limax* etc.

Schon der Umstand, daß bei vielen Limaxarten die Randzähne Nebenspitzen haben, zeigt die Schwierigkeit der Anwendung dieser Klassifikation. Beiläufig gebe ich die Formel einer solchen Radula von *Hyalina alliaria*, nach Taylor,

$$\frac{30 + 1}{1} \frac{1}{2} + \frac{4}{2} + \frac{1}{3} + \frac{4}{2} + \frac{1 + 30}{2} \frac{1}{1} \times 35 = 2485.$$

Die Nenner bedeuten, daß der Rhachiszahn drei-, die Lateralzähne und der erste Marginalzahn zwei-, die übrigen Marginalzähne einspitzig sind.

Jacobi würde dieselbe Formel ausdrücken:

$$35 + 1 + 35 = \frac{C}{3} + \frac{4L}{2} + \frac{1 + 30M}{2} \frac{1}{1}.$$

Ursächliche Beziehungen der Radula.

Der nach vorn konkave Winkel der einzelnen Querreihe, der bei der Radula der Raublungenschnecken am spitzesten wird, erklärt sich aus den besonders starken Retraktoren, welche hier an der Radulascheide anfassend; ihre Wirkung verengt zudem die Rinne am stärksten und läßt nur den schmalen Randzähnen Raum, so daß auch die Form der Schneiden auf Pfeffers Prinzip (s. o.) zurückgeführt werden kann. Das wird noch klarer durch die prosacantho Radula von *Physa*. Hier wird die Mitte der Raspel am weitesten nach vorn gezogen, so daß der Winkel, den die Querreihen bilden, am weitesten nach vorn vorspringt. Dementsprechend ist der Rhachiszahn der größte von allen, da ihm der meiste Raum zur Verfügung steht. Die Vermutung drängt sich auf, daß wenigstens in vielen Fällen die verschiedene Form der Zähne mit der Form der einzelnen Querreihe in Beziehung steht.

Das entgegengesetzte Extrem, die dicken, plumpen Seitenzähne von *Brachypodella*, hängen wohl mit anderer Ernährung zusammen, mit dem Abschaben der Algen und Flechten von Rinde und Fels. Hier erfolgt die Verdickung, wie etwa bei Schwielen, in unmittelbarer Anpassung an den äußeren Druck, wozu die Docoglossen als Parallele gelten können. Die Vergrößerung einzelner Zahnplatten geht also vom Vorderende aus und schiebt mechanisch die Radulapapille, die unter keinem besonderen Muskeldruck steht, mechanisch nach hinten aus dem Pharynx heraus und in die Leibeshöhle hinein.

So lassen sich wenigstens die stärksten Gegensätze dem mechanischen Verständnis nähern. Die unendliche Mannigfaltigkeit im einzelnen, die man nach der Literatur beliebig weiter ausführen könnte, harret noch der Erklärung. Sie scheint von untergeordneter physiologischer Bedeutung und nur geringem Wert für die Systematik.

Unregelmäßigkeiten der Radula.

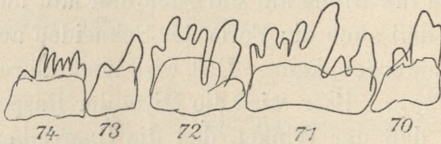
Abweichungen von dem normalen Bild, welches die Zähne streng symmetrisch zur Mittelreihe gruppiert, sind sehr häufig. Man kann sie wohl in vier Kategorien ordnen:

α) Krankhafte Kümmerungen eines Zahnes, die sich natürlich in allen aufeinanderfolgenden Reihen wiederholen, scheinen kaum beschrieben. Oft dagegen geht die Verwachsung zweier Zahnplatten durch die ganze Länge der Raspel durch. Man kann sie als Beweis nehmen für die Leichtigkeit solcher Verschmelzungen und für die Richtigkeit der Deutungen, welche so oft normale Platten aus Verschmelzung mehrerer Elemente erklärt (s. o.). Bei den Janelliden führt Glamann die wechselnde Zahl der Dentikeln an den Schneiden auf Verschmelzung zurück.

β) Als Hemmungsbildung wird man es ansehen dürfen, wenn ein Rhachiszahn statt der starken einfachen Schneide die dreispitzige zeigt mit vorspringendem Mesoconus (s. o.). Solche Fälle, noch wenig verfolgt, sind von phylogenetischem Interesse.

γ) Asymmetrien kommen oft vor, werden aber meist wenig beachtet. Bei Abbildungen, welche den Eindruck größter Genauigkeit machen, ist

Fig. 110.



Aus der Radula eines Riesenexemplares von *Helix pomatia*. (Nach Heynemann.)

häufig genug die Basalplatte des Mittelzahns und seiner Nachbarn nichts weniger als symmetrisch, die eine Ecke ist stumpf, die Gegenecke springt spitz vor und dergl. Erwähnt werden erst die groben Asymmetrien an der Schneide, wie der Rhachiszahn von *Amphidromus*, dem die eine

Nebenspitze fehlt; ebenso von *Dendrolimax leprosus*.*) Und es ist wohl kein Zufall, daß Plate gerade bei Athoracophoriden einen Mittelzahn aus der ganz unsymmetrischen Verschmelzung der beiden ersten Lateralzähne entstehen läßt. Denn hier ragt die Radula schief aus dem *Pharynx* heraus, und es fehlt auch nicht an Asymmetrie in der Kieferbildung. Hier scheinen Folgen der Torsion auf die Mundwerkzeuge vorzuliegen, bei denen indes der genauere Zusammenhang noch klarzulegen bleibt.

δ) Eine Unregelmäßigkeit in der Reibplatte der Weinbergschnecke hing mit Riesenwuchs zusammen. Eine erwachsenes Exemplar hatte offenbar einen Winter überstanden, der die gleichalterigen normalerweise tötete. Der neue Schalenansatz im Frühjahr zeitigte eine Form von Riesenwuchs, die sich sprungweise vollzog und dementsprechenden Ausdruck in der Radula fand. Statt der normalen Größe von 10 mm Länge und 5 mm Breite mit 139 Längs- und 176 Querreihen hatte sie jetzt bei 16 mm Länge ca. 160 Längs- und 250 Querreihen, unter nur geringerer Zunahme

*) C. Pollonera, *Molluschi Stylommatophora. Ruwenzori, Relazioni scientifiche.*

der Breite. Die Vermehrung der Zähne war keine regelmäßige, sondern hier und da war eine Längsreihe eingeschoben von großen und unregelmäßigen Zahnplatten, in Textfig. 110 sind 70 und 73 normale, 71, 72 und 74 interpolierte Riesenplatten.

Gebrauch der Radula. Fraßspur.

Schon die verschiedene Richtung des Winkels, den die Hälften der Radula miteinander bilden, deutet auf Verschiedenheiten in der Bewegung der Raspel. So stoßen die Planorben nach Sterki die Radula in der Richtung von hinten nach vorn vor, *Physa* bewegt die Seiten gegen das Zentrum, *Limnaea* kombiniert beide Bewegungen. Die Spur, welche die Schnecken etwa beim Abschaben des Algenbelags von einer Glaswand hinterlassen, richtet sich danach; sie zeigt außerdem, daß die Schnauze beim Vorwärtskriechen regelrecht hin und her pendelt, je nach den Arten mit wechselndem Ausschlag (B. B. Woodward).

Fig. 111.



Fraßspur von
Helix aspersa.
(Nach B. B.
Woodward.)

e) Die Speicheldrüsen.

(XVII, 5—10, 15, 17, XVIII, 1, 2, 5, XIX, 9, 11.)

Ob man mit neueren Autoren „Buccaldrüsen“ vorziehen will, scheint gleichgültig, da auch die Aufgabe der Speicheldrüsen bei den Wirbeltieren keineswegs lediglich in der Stärkeverdauung liegt. Es sind stets zwei vorhanden oder doch stets zwei Ausführgänge, denn die Drüsen selbst können zu einer verschmelzen.

Die Speichelgänge verlaufen mit dem Ösophagus durch den Schlundring, außer bei den Vaginuliden und Oncidiiden, wohl aber bei *Atopos*, so daß die Soleoliferen in dieser Hinsicht nicht einheitlich dastehen. Daß sie bei Formen, wie *Otina*, wo der Schlundring vor dem Ösophagus liegt, nicht hindurchtreten, fällt selbstverständlich nicht unter die Ausnahmen.

Die Drüsen sind bei den meisten Basommatophoren bandförmig schmal und ziemlich lang, nicht gelappt. Ja im einfachsten Fall, bei *Gadinia*, sind es nur 2 Säcke von halber Pharynxlänge, die hinten neben dem Ösophagus in den Schlundkopf einmünden. Erst bei *Auricula* erhalten sie schwach gelappte Umrisse nach Pelseneer. Plate zeigte, daß die einzelnen Drüsenschläuche in fiederartiger Anordnung einmünden. *Siphonaria* hat sie offenbar schon verbreitert, zwar nicht bei *S. gigas* nach Haller, aber bei anderen Arten nach Köhler, der ihre unsymmetrische Gestalt lediglich aus dem mehr zufälligen Eindringen in leere Räume zwischen den Eingeweiden erklärt, wie sie bei den Limnaeiden mehr in rundlichen Massen auftreten. Bei den Oncidiiden herrschen etwas differierende Typen. *Oncidiella* allein hat einen schmalen langen Gang, dem seitlich in beliebigen Abständen die Drüsenlappen ansitzen; dazu ist das

Hinterende durch Bindegewebe an den Schlundring befestigt (Plate). *Oncidium*, *Oncis*, *Oncidina* und *Peronina* dagegen haben kompakte, rundliche Speicheldrüsen, indem die Endschläuche und -lappen der baumförmig verästelten Drüse eng nebeneinander liegen und höchstens an der Oberfläche faserig auseinanderstehen; sie steigen seitlich vom Ösophagus zur Fußfläche herab und sind nicht am Schlundring befestigt. *Faginula* hat zwei ähnliche Typen, entweder den kompakten, der auch durch die graugelbe Farbe auffällt, oder eine zweite Form, die man auf *Oncidiella* zurückführen möchte, eine reich verzweigte Traube mit getrennten Läppchen, dazu rein weiß (Simroth).

Bei den Stylomatophoren dehnen sich die Organe meist in die Fläche aus, wiewohl sie auch dick genug sein können. Oft senden sie verzweigte Lappen aus, die sich ober- oder unterhalb des Schlundes bis zur Berührung einander nähern und ganz miteinander verschmelzen können. Bei *Paryphanta* verschmelzen sie zu einer länglichen, sattelförmigen Masse über dem Kropf (Beutler), bei den Glandiniden bilden sie oft einen geschlossenen Ring um den Ösophagus (Strebel). Sehr häufig, z. B. bei anderen Agnathen, sind sie asymmetrisch, die linke ragt weiter nach hinten oder liegt in einer anderen Ebene als die rechte und dergl., wobei der Anteil, der auf die Detorsion fällt, von der Verdrängung durch die Geschlechtswerkzeuge schwer zu scheiden ist. Durch Bindegewebe und Gefäße sind sie dem Darm angeheftet.

Die Speichelgänge münden dicht neben oder etwas vor dem Ösophagus in den Pharynx. Bemerkenswert ist, daß sie nach Glaman bei Janeliden nicht in dieselbe Querebene fallen, in Übereinstimmung mit anderen Asymmetrien gerade dieses Schlundkopfs (s. o.). Die Mündung wird nach Nalepa bei *Helix* von einer hirsekorngroßen, in der Wandung des Pharynx eingeschlossenen Drüsenmasse, der Nebenspeicheldrüse, umgeben.

Ferner gibt Nalepa an, daß jede Speicheldrüse vom Buccalganglion einen mächtigen Nerven erhält, der an den Speichelgängen aufsteigt und sich in Zweige auflöst, welche den Ausführungsgängen zweiter und dritter Ordnung folgen. Große sympathische Ganglienzellen sind eingelagert.

Im großen und ganzen glaube ich aus der Durchsicht der Abbildungen den Eindruck zu gewinnen, daß die Speicheldrüsen bei den herbivoren Formen lockerer sind und sich viel häufiger in einzelne Lappen zerteilen, als bei den Agnathen, die durchweg eine schärfer umrissene Form zeigen.

Histologischer Bau. Funktion.

Die Speicheldrüsen bestehen aus großen Drüsenzellen, die sich um die oft bis zu scheinbarem Verschwinden zusammengedrückten Ausführungsgänge gruppieren. Da diese nicht von Epithel eingekleidet sind, so haben die Sekretzellen als solches zu gelten. Erst der einheitliche, freie Speichelgang außerhalb der Drüsenmasse enthält ein kubisches Epithel. Sieboldts

Angabe, daß es wimpere, wird von allen neueren Autoren bestritten. Außer Bindegewebe kann hier noch Muskulatur hinzutreten, bei *Paryphanta* nach Beutler einzelne Längsmuskelzüge, welche das Epithel in Längsfalten emporheben, darum außen ein Filz von Ringfasern. Bei *Helix pomatia* soll der Gang von einer feinen elastischen Membran eingehüllt sein (Pacaut und Vigier). Die Raubschnecken spritzen das Sekret wohl stärker aus. Die Nebenspeicheldrüsen bestehen ebenso aus einzelligen Drüsen, die, phiolenförmig, hier mit verlängerten Hälsen das Epithel durchbrechen, in dicker Lage vor, in geringer Entwicklung hinter dem Ende des Speichelgangs.

Der Bau der Drüsenzellen ist mehrfach untersucht worden, in neuerer Zeit von Bergonzini, Nalepa, Rina Monti u. a., namentlich aber von Pacaut und Vigier, denen wir hier zu folgen haben, wenn auch die Weinbergschnecke das ausschließliche Objekt der Untersuchung bildet. Rina Monti hatte bereits unter Berücksichtigung des aktiven und des Hungerzustandes und der durch Pilocarpin hervorgerufenen Veränderungen drei verschiedene Zellformen nachgewiesen, die am meisten gehäuften Schleimdrüsen, die mehr vereinzelt granulösen Zellen, die wohl das Ferment liefern, und transparente Zellen. Das Pilocarpin bewirkte noch hydropische und nekrotische Zellen. Die Bedeutung der transparenten Zellen blieb danach unklar. Pacaut und Vigier kommen zu einer schärferen Einteilung und bestimmterem Verständnis. Die Histologie lehrt danach in den Speicheldrüsen fünf verschiedene Zellformen kennen, die alle durcheinander gemischt die Ausführgänge umgeben. Die Frage, ob darin verschiedene Ausbildungsstufen eines und derselben Elements vorliegen, oder ob den mikroskopischen Differenzen verschiedene Aufgaben entsprechen, wird dahin beantwortet, daß die fünf Elemente zu zwei verschiedenen Entwicklungsreihen gehören. Die Elemente sind folgende:

- a) punktierte Zellen, deren dichtes Cytoplasma nur kleine Vacuolen und eine sehr feine Punktierung aufweist,
- b) alveoläre Zellen, deren schaumiges Plasma sich nur schwach färben läßt,
- c) granulöse Zellen, mit vielen stark lichtbrechenden und stark färbaren Körnchen beladen,
- d) cystische Zellen mit einer großen Vacuole, die den Kern zur Seite drängt; sie enthält das Produkt der mehr oder weniger aufgelösten Körnchen, und
- e) mucöse Zellen, deren Cytoplasma sich auf Scheidewände zwischen zahlreichen Vacuolen beschränkt und Mucinreaktionen gibt.

Chromophile Substanzen finden sich hauptsächlich in den punktierten und alveolären. Sie umgeben zunächst die exzentrischen Kerne als Kalotte auf der der Zellmitte zugewendeten Seite. Dann lösen sie sich ab und ballen sich kuglig zusammen, so daß konzentrische Schalen oder Bänder einen klareren Innenraum umschließen. Solche Parasomen entsprechen

ganz den Vorgängen bei der Dotterbildung in der wachsenden Oocyte, dem Nebenkörper im Spinnenei u. dergl. Sie können sich zum Teil wieder auflösen, so daß nur einzelne Bänder übrig bleiben. Die Parasomen hängen mit dem Wachstum der Zellen zusammen, gleichgültig, welches das Endprodukt sei, sie kommen bei Schleim- wie bei Fermentzellen vor. Zu den ersteren, den Mucocyten oder Schleimzellen, gehören die punktierten und die mucösen Elemente *a* und *e*, zu den Fermentzellen oder Zymocyten die alveolären, granulösen und cystischen *b*, *c* und *d*. Die Schleimzellen beginnen also mit einem punktierten Stadium. Der Kern hat besonders bei überwinternden Tieren seine Calotte von Ergastoplasma. Die Punkte werden immer dichter in den Maschen des Plasmanetzes, in dessen Knotenpunkten sie sich zu Körnchen vergrößern; das Hyaloplasma in den Maschenräumen geht immer mehr in Schleim über, in jeder Kugel von der Peripherie nach der Mitte zu fortschreitend, die Schleimkugeln wachsen und fließen zusammen. Der Kern wird dabei an die Seite gedrückt und verliert sein Chromatin mehr und mehr, seine Membran faltet sich ein. Endlich wird der Schleim in den Ausführungsgang entleert, entweder direkt oder in Form eines schlanken Fortsatzes, je nachdem die Schleimzelle ihm näher oder ferner liegt. Schließlich verliert sich der Stiel, der Kern schwillt wieder an, bekommt seine Calotte, und das Spiel beginnt von neuem, oder die Zelle ist erschöpft und verschwindet.

Anders die Fermentzellen. Sie entstehen durch amitotische Teilung. Durch ihr mit Calottenbildung verbundenes Wachstum drängen sie Bindegewebe und Muskulatur zurück, die nun eine Scheide bilden. Jene Körnchen wachsen und werden zymogen, bis sie schließlich Wasser aufnehmen und sich auflösen zu dem Ferment, das entleert wird. Da nun die Körner entweichen, bleiben zunächst ihre Stellen erhalten, und die Zelle erscheint alveolär. Der Kern nimmt dann wieder sein gewohntes Aussehen an mit den Nucleolen, die er verloren hatte, bildet eine neue Calotte, die sich als Parasoma ab- und in peripherische Bänder auflöst, und der Vorgang der Exkretion wiederholt sich. Bei gesteigerter Sekretion scheint eine Abänderung vorzukommen, so daß die Körnchen klein bleiben. Hier scheint der Übergang zu liegen zwischen Ferment- und Schleimzellen. Die cystische Zelle entsteht aus der gewöhnlichen Fermentzelle lediglich durch eine veränderte Lage; sie befindet sich in der Tiefe und kann nur durch einen schmalen Fortsatz entleert werden; dadurch wird das Sekret zurückgehalten und bildet die Alveole. Wenn der Fortsatz obliteriert, kann sich die Sekretzelle nicht wieder erholen und wird zu einer Leydig'schen Zelle. Solche Zellen können also auch dem Ectoderm entstammen. Die Zellen in sekundären Speicheldrüsen oder Nalepaschen Drüsen verhalten sich genau wie die in der eigentlichen Speicheldrüse. Schleim und Ferment werden gebildet. Das Ferment hat nur die Aufgabe, Stärke in Zucker zu verwandeln, ist also ein diastatisches. Alle Untersuchungen, ob es auch Eiweiß zu lösen vermöchte, allein oder in Verbindung mit einem

anderen Sekret, ergaben ein negatives Resultat. Auch Cellulose wird nicht angegriffen.

Die Fermentzellen überwiegen im Zustande des Hungers und des Winterschlafs. Winterschlafende Tiere wurden schon deshalb verwendet, um das Glycogen, das dann verbraucht ist, auszuschalten als Fehlerquelle. Die Resultate gelten zunächst nur für Helix.

Es bleibt wohl zu untersuchen, ob das diastatische Ferment auch den Raublungschnecken, bei denen man es weniger vermuten sollte, zukommt.

f) Verlauf und Gliederung des Darmes (Mitteldarmes).

1. Allgemeines.

Vom Darmkanal existieren viele Schilderungen seit Cuviers grundlegenden Monographien. Gleichwohl ist es nicht ganz leicht, eine klare Übersicht zu gewinnen, namentlich in bezug auf die Charakterisierung des Magens. Die Arbeit von Biedermann und Moritz hat gezeigt, daß der Hauptteil der Verdauung, sowohl die chemische Verarbeitung, d. h. die Lösung der Nahrungsstoffe, als die Resorption, innerhalb der Leber stattfindet. Vorläufig gilt diese Bestimmung für die vegetabilische oder höchstens die gemischte Kost, für die reine Carnivorie steht sie noch aus. Aber es scheint aus ihr zu folgen, daß alle die früheren Begriffe Magen, Kropf, Gallengänge, Gallenrinnen hinfällig werden samt allen aus ihrer Struktur abgeleiteten Folgerungen der Histologie. Statt Lebern wird neuerdings wohl der Ausdruck „Darmsäcke“ oder „Mitteldarmsäcke“ vorgezogen. Die Wahrheit liegt wohl auch hier in der Mitte. Wenn diese Erweiterungen die Hauptsache der Arbeit leisten bei der Ausnutzung der Nahrung, so geht doch schon aus dem wenn auch geringen Anteil des Speichels an diastatischem Ferment hervor, daß die Verdauung bereits in der Pharynxhöhle beginnt. Ebenso kommt man wohl kaum um die Annahme herum, daß beträchtliche Verlängerung des Darmrohrs hinter der Leber mit einer vielleicht mäßigen, jedoch vorhandenen Ausnutzung des Chymus ursächlich zusammenhängt. Man wird also wohl gut tun, die eingebürgerten morphologischen Bezeichnungen beizubehalten mit der Reservatio mentalis, daß die physiologische Differenzierung noch nicht so weit gegangen ist, wie bei den gleichnamigen Organen der höheren Wirbeltiere.

Eine andere Schwierigkeit besteht in der Deutung von allerlei Annexen, Blindschläuchen, die sich bald in der Nähe der Lebermündungen, also des Magens, bald gegen den After am Rectum finden. Sie sind zum großen Teil noch problematischer Natur und fordern zu allerlei Vergleichen und Hypothesen heraus, die vorläufig mit Vorsicht ausgesprochen werden müssen. Sie liegen meist, wie bei fast allen Organen, die keine klare physiologische Deutung zulassen, in phylogenetischer Richtung, welche sie als Erbteile früherer Zustände auffassen möchte oder doch nach Vergleichen und Anknüpfungspunkten bei anderen Weichtieren sucht.

Der Darmkanal bewegt sich im wesentlichen zwischen zwei Extremen, die mit der Kost zusammenhängen. Er ist am kürzesten bei den Raubschnecken, so zwar, daß er bei *Atopos* nur eine kurze U-förmige Schlinge bildet, und am längsten bei den Sandfressern, welche mit der aus organischem Detritus, Diatomeen u. dergl. bestehenden Nahrung zugleich Sandkörnchen mit aufnehmen. Sie bedingen gleichzeitig muskulöse Wandverstärkung und teilweise komplizierte Magengliederung. Die Zwischenstufen dürften den einfacheren Magen der meisten Landformen in ähnlicher Weise auf die Hartteile und den damit verbundenen Ballast vegetabilischer Substanzen beziehen lassen.

Weit mehr Schwierigkeiten macht die Leber, die bald in der Ein-, bald in der Zwei-, bald in Dreizahl auftritt. Der Numerus geht im allgemeinen parallel mit der Darmlänge, insofern als bei *Atopos* nur eine vorhanden ist, bei den stärksten Sandfressern, den Oncidiiden, aber drei. Von diesen drei münden zwei nahe beieinander in den Darm und können als Antimere aufgefaßt werden, als eine rechte und linke Vorderleber. Die dritte wird ihrer Lage nach gewöhnlich als Hinterleber bezeichnet, sie mündet in den Fundus des Magens oder in die entsprechende, abgegliederte Magenabteilung, auf unseren Magen bezogen gewissermaßen in die große Curvatur, während die beiden anderen sich mit der kurzen konkaven Seite verbinden. Da könnte man ebensogut die beiden Vorderlebern als eine nehmen und sie der Hinterleber als Antimer gegenüberstellen. In diesem Falle hätte man also die beiden Vorderlebern, aus einer durch nachträgliche Teilung entstanden, entweder als die rechte oder als die linke anzusehen, was bei der Aufwindung des Darmkanals schwer zu entscheiden wäre, und ihre Lagerung zu beiden Seiten des Darms einfach aus bester Ausnutzung des Raumes in der Leibeshöhle zu erklären. Die Frage erhält dadurch erhöhtes Interesse, daß bei der gewöhnlichen Zweizahl der Leber keineswegs immer deutlich hervortritt, ob es sich um zwei Vorderlebern oder um eine Vorder- und eine Hinterleber handelt.

Auffällig genug ist es, daß die stärksten Gegensätze, kürzester Darm mit einfacher, und längster Darm mit dreifacher Mitteldarmdrüse systematisch nebeneinander liegen, bei den Soleoliferen nämlich, von denen *Atopos* den ersten, die Oncidien den zweiten Typus darstellen.

Atopos ist auch die einzige Form, bei welcher der Beginn des Mitteldarms auf Schwierigkeiten stößt, insofern der Ösophagus sich mit dem Mundrohr vor dem Pharynx verbindet (Textfig. 112). Das andere Ende, der After, ist überall mit dem Pneumostom, soweit eine Lunge vorhanden, verbunden, zum mindesten mit der Niere. Allein für *Auricula myosotis* behauptet Pelseneer, daß er noch innerhalb der Lungenhöhle liegt, während ihn Plate bei der Auriculide *Pythia scarabaeus* ins Pneumostom verlegt. Man könnte daran denken, daß sich's um eine Verkürzung des Lungenendes handelt, und daß das Pneumostom somit schon als kurze Kloake aufzufassen wäre, wie das Ende des Rectums sich bei *Vaginula* mit dem

Erklärung von Tafel XV.

Nervensystem von Basommatophoren und Soleoliferen.

Hierzu Taf. XIII Fig. 1.

Blau: Visceralganglien und -nerven. Braun: Pedalganglien und -nerven.

Fig.

1. und 2 Schlundring von *Limnaea stagnalis*:

1. Die Pedalcommissur ist durchschnitten, die Pedalganglien sind zur Seite geschlagen.
2. Die Visceralganglien sind abgetragen.

st Statocyste. *V* Cerebralganglien. *v* dessen Commissurallappen. *X* Pedalganglien. *x* Oberer Lappen der Cerebralganglien. *Y* Buccalganglien. *y* Spezifischer Sinneslappen. *Z* Abdominalganglion. *Zd'* rechtes Pleuralganglion. *Zd''* rechtes Parietal- oder Supraintestinalganglion. *Zg'* linkes Pleuralganglion. *Zg''* linkes Parietalganglion. 1—9 Nerven der Cerebralganglien. 1—5 in Blau Visceralnerven. I—VI Pedalnerven.

3. Schlundring von *Planorbis corneus*. Bezeichnung wie vorher.

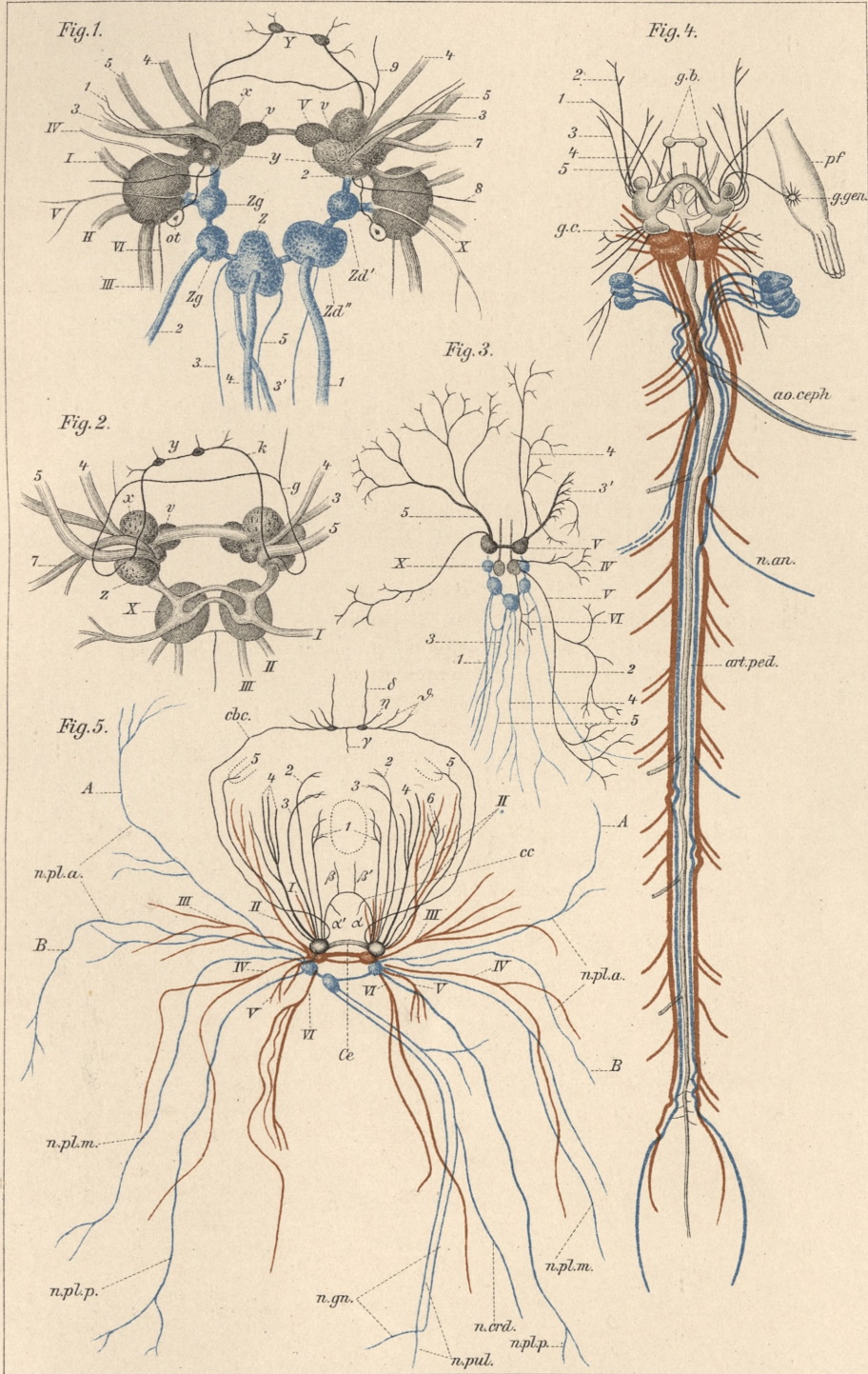
4. Nervensystem von *Vaginula Hedleyi* Srth. Die Visceralkette ist durchgeschnitten und auseinandergelegt.

ao. ceph Kopfaorta. *art. ped.* Fußarterie. *gb* Buccalganglien. *gc* Die oberen Teile der Fußganglien, die mit den Pleuralganglien unkenntlich verschmolzen sind. *g. gen* Genital- oder Penisganglion. *n. an* Analnerv. Mit der Aorta cephalica der Intestinalnerv. 1—5 Cerebralnerven. 1 Ommatophorennerv. 2. Nerv des kleinen Tentakels. 3 Nerv zur Kopfhaut, 4 und 5 zum Mundumfang. Schwarz sind außerdem die Hals- oder Epipodialnerven.

5. *Oncidium Meriakrii* Stantsch. Nervensystem.

cbc Buccalconnectiv. *Cc* Cerebralcommissur. *cc* Subcerebralcommissur. α und β hintere und vordere Nerven der Subcerebralcommissur. γ Nerv zur Radulascheide. δ und η Oesophagusnerven. ζ Pharynxnerven. 1 Nervus oralis. 2 *N. nuchalis*. 3 *N. frontalis*. 4 *N. labialis*. 5 *N. tentacularis*. 6 *N. penis*. I *N. pedalis anterior internus*. II *N. pedalis anterior externus*. III *N. pedalis medius anterior*. IV *N. pedalis medius posterior*. V *N. pedalis posterior externus*. IV *N. pedalis posterior internus*. Aus den Pleuroparietalganglien entspringen jederseits: *n. pl. a.* *N. pleuralis anterior* mit den großen Ästen *A* und *B*. *n. pl. m.* *N. pleuralis medius*. *n. pl. p.* *N. pleuralis posterior*. Aus dem Abdominalganglion entspringen zwei Nerven: *n. pul.* *N. pulmonalis* und Nervus cardio-genitalis, der einen Ast zu den Verdauungswerkzeugen abgibt und sich dann gabelt in den *n. card.* Herznerv und *n. gen.* Genitalnerv.

Fig. 1, 2 und 3 nach Lacaze-Duthiers. 4 nach Simroth.
5. nach Stantschinsky.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XVI.

Schnitte durch den Schlundring.

- ccb* Bipolare Ganglienzellen.
ccp Cerebropedalconnectiv.
ccv Cerebrovisceralconnectiv.
cg Kleine chromatische Ganglienzellen.
ci Ganglienzellen zwischen den Markmassen des Procerebrums.
cm Mittlere Ganglienzellen.
cp Kleine Ganglienzellen.
cs Feste, symmetrische Ganglienzellen.
cv Riesenzellen.
fa Aufsteigendes vorderes Bündel des Ommatophorennerven.
fp Aufsteigendes hinteres Bündel des Ommatophorennerven.
fpd Direktes Pyramidenbündel.
lp Cerebropedallappen.
lv Cerebrovisceralappen.
mc Commissuralmasse des Mediocerebrums.
me Äußere Markmasse.
mi Innere Markmasse.
mt Terminale Markmasse.
nl Äußerer Lippennerv.
nli Innerer Lippennerv.
mln Mittlerer Lippennerv.
nop Opticus.
npe Äußerer Circumtentakelnerv.
npi Innerer Circumtentakelnerv.
nt Ommatophorennerv.
ot Statocyste.
ra, rd, rm, rp vordere, obere, mittlere, untere Wurzel von Visceralnerven.
rmt Centrifugale Wurzel des Buccalconnectivs.
rst Centripetale Wurzel des Buccalconnectivs.
St Buccalconnectiv.
Z Wurzel des Statocystennerven im Hirn.

Fig.

- 1—8. Aus dem Schlundring von *Helix aspersa*.
 1—3 Aus einer Schnittserie durch das obere Schlundganglion.
 4 und 5. Aus anderen Schnittserien durch dasselbe.
 6 und 7. Schnitte durch die Pedalganglien.
 8. Schnitt durch die Visceralganglien.
 9. Schnitt durch die oberen Schlundganglien von *Zonites algirus*.
 10. Schnitt durch das linke obere Schlundganglion von *Arion empiricorum*.

Nach Nabias.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung Leipzig.

Lith Anstr. E. A. Funke, Leipzig.



In der **C. F. Winter'schen** Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's
Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompletten Bänden resp. Abteilungen:

- Erster Band. Protozoa.** Von Dr. **O. Bütschli**, Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.
- Zweiter Band. I. Abteilung. Porifera.** Von Dr. **G. C. J. Vosmaer**. Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltaf.) und 53 Holzschn. Preis 25 Mk.
- Zweiter Band. III. Abteilung. Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen**. Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mk.
- Dritter Band. Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda**. Preis 32 Mk. 50 Pf.
- Vierter Band. Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun**.
Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mk.
- Fünfter Band. Gliederfüßler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker**. Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.
- Sechster Band. II. Abteilung. Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.
- Sechster Band. III. Abteilung. Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.
- Sechster Band. IV. Abteilung. Vögel: Aves.** Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mk. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mk.
- Sechster Band. V. Abteilung. Säugetiere: Mammalia.** Von Dr. **C. G. Giebel**. Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche**. Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mk. 2. Hälfte. Preis 48 Mk.

Ferner in Lieferungen à 1 Mk. 50 Pf.:

- Zweiter Band. II. Abteilung. Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will**. Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1—6.
- Zweiter Band. III. Abteilung. Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne**. Drittes Buch. **Die Schlangensterne**. Viertes Buch. **Die Seeigel**. Lfg. 17—77.
- Dritter Band. Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—115.
- Dritter Band. Supplement. I. Tunicata** (Manteltiere). Von Prof. Dr. **Osw. Seeliger**. Fortgesetzt von Dr. **R. Hartmeyer** in Berlin. Lfg. 1—94.
- Dritter Band. Supplement. II. Tunicata.** Fortgesetzt von Dr. **G. Neumann** in Dresden-Plauen. Lfg. 1—5.
- Vierter Band. Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun**. **Turbellaria**. Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff**. Lfg. 63—117.
- Vierter Band. Supplement. Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger**, Professor in Santiago. Lfg. 1—29.
- Fünfter Band. Gliederfüßler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker**. Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff**. Lfg. 1—82.
- Sechster Band. I. Abteilung. Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg**, Prof. in Stockholm. Fortgesetzt von Dr. med. **G. Favaro** in Padua. Lfg. 1—33.
- Sechster Band. V. Abteilung. Säugetiere: Mammalia.** Von Dr. **C. G. Giebel**. Fortgesetzt von Prof. Dr. **E. Göppert**. Lfg. 61—75.