

944

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

wissenschaftlich dargestellt
in Wort und Bild.

Dritter Band.
Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von
Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

126., 127., 128., 129. u. 130. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1912.



3962

Glykogenzellenüberzüge erhalten die Speicheldrüsen und der Ösophagus, der Pylorusteil des Magens, der Anfang des Dünndarms, nicht dagegen der Kropf. Vereinzelte Gruppen liegen an den Lebergängen, am langen Dünndarm, fehlen ihm dagegen in der Nachbarschaft des Pericards. Ganz frei ist der Darm, wo er mit Leber und Eiweißdrüse zusammenstößt. Die Glykogenzellen verbreiten sich ferner mit den Arterien am Magen und Darm, die feineren Arterien begleiten sie in je zwei Längsreihen. Besonders wichtig werden sie in den Mesenterien. Sie fehlen damit dem Penis, sind aber reich im Gebiet der Arteria uterina, die durch ihr enges, sich gleichbleibendes Lumen ausgezeichnet ist (s. o.). Hier haben wir im Inneren einer Mesenterialplatte die Arterien mit ihren beiden Zellreihen, außerdem aber auf beiden freien Flächen einen dichten Überzug von Glykogenzellen, die sich wie ein Pflasterepithel ausnehmen und bis an die Fenster heranreichen (XXII, 16. 17). Das Mesenterium, das als engere Scheide den geknäuelten Zwittergang einschließt, hat nur auf der Außenseite den endothelartigen Belag.

Die Kranzvene der Lunge mit ihren Zuflüssen, dem kurzen Columellar- und langen Rectalsinus, sind von dicken Lagen von Glykogenzellen begleitet. Sie fehlen nur, wo der Rectalsinus mit der Eiweißdrüse zusammenstößt, denn diese bleibt frei davon, im Gegensatz zum Spermoviduct, dessen Drüsenbesatz überall von Glykogenzellen überzogen ist. Wo sich die Arterien in Capillaren auflösen und durch lacunäre Lücken, die Übergangsgefäße, mit den Venen verbinden, da brechen die feinen Spalträume überall zwischen Lagern von Glykogenzellen durch.

Anders beim Lungenkreislauf. Hier haben die starken Vasa afferentia et efferentia ihre dicken Überzüge. Aber das Capillarsystem, das ebenso gut als ein von Gewebspfählern durchbrochener Sinus aufgefaßt werden kann, ist ganz arm. Die vereinzelt Zellen sind viel kleiner und enthalten nur zerstreute Glykogenpartikel. Besonders deutlich wird die Armut in dem Lungenschwamm von *Arion* und *Limax*. Wo der Blindsack der Lunge keine Atemgefäße entwickelt, sondern nur von der Pericardialvene durchzogen wird, hat auch nur diese ihre Glykogenzellen. Creighton will diese Disposition auffälligerweise mit gelegentlicher Blutentleerung, wie man sie namentlich bei den hämoglobinhaltigen *Planorbis* beobachtet, in Beziehung bringen und hält die Erscheinung für normal, ohne Gefäßzerreißung. Die Nierengefäße haben den gewöhnlichen Glykogenzellenbelag.

Die Ganglien des Schlundrings enthalten in der Neuroglia Reihen von Glykogenkörnern, die Barfurth beschrieb. Typische Glykogenzellen liegen dagegen, relativ spärlich, auf der Oberfläche. Sie stehen im Zusammenhange mit dichten Überzügen, welche den Anfangsteil der großen Nervenstämmen bedecken und sich weiterhin in einzelne Längszüge auflösen, in den Linien, wo Bindegewebssepten ausgehen und den Nervenstamm durchsetzen. Die Muskeln verhalten sich insofern ganz ähnlich,

als an den Bündeln vereinzelte Streifen von Glykogenzellen entlang ziehen; an anderen, am Pharynx z. B., fehlen sie.

Es mag hier eingefügt sein, daß das Glykogen nicht auf die Plasmazellen beschränkt bleiben muß, sondern auch in Epithelien vorkommt, nach Barfurth außer in der Leber, wo es normal überall auftritt, auch in den Speicheldrüsen und in der Fußdrüse. Creighton wies es ebenso nach in den Drüsen des weiblichen Anteils des Spermooviducts bei den Landschnecken, wo es eine zarte halbmondförmige Einlagerung bildet. Es wird geradezu kolossal gehäuft in den Epithelzellen der Oviducterweiterung von *Planorbis*, wo es doch sonst so stark zurücktritt. Creighton schließt daraus, daß es bei der Herstellung der Eier und des Laichs Verwendung findet. Wenn die sonst ähnlich gebaute Eiweißdrüse immer glykogenfrei ist, so liegt das an dem Auftreten eines anderen Körpers, den Hammarsten nachwies und Helicoproteid nannte; es ist ein Glykoprotoid, das sich durch Alkalien in ein Alkalialbuminat und ein dextrinartiges Kohlenhydrat spalten läßt.

Während also das Glykogen bei den Basommatophoren in erster Linie bei der Fortpflanzung Verwendung findet, stellt es bei den Landschnecken einen Speicher dar, der hauptsächlich für die Ruhezustände die Reserve bildet. Entsprechend kann man viel leichter im Frühjahr Schnecken finden, bei denen die Glykogenreaktion mit Jod ausbleibt, als im Sommer und Herbst. Man kann den Gehalt herabdrücken und zum Schwinden bringen durch Fasten, man kann ihn durch reichliche Nahrung erhöhen. Die früheren Versuche von Barfurth, Luchsinger u. a. berücksichtigten fast ausschließlich das in der Leber enthaltene Glykogen. Das sollte durch einige Hungerwochen aufgezehrt werden. Creighton meint indes, daß eine völlige Erschöpfung des Glykogens erst in fünf oder sechs Monaten zu erreichen sei. Über die Art des Verbrauches, des Transports im Blute, Verwendung zu intramolekularer Atmung u. dergl. muß er sich auf allgemeine Andeutungen beschränken; in den Amöbocyten läßt sich Glykogen nur sporadisch und unregelmäßig nachweisen. Das eigentümliche Verhalten in der Lunge, wo die tierische Stärke in den feineren Verzweigungen so sehr zurücktritt oder zum mindesten viel schneller wechselt, als in anderen Körperteilen, weist natürlich auf eine Beziehung zur Respiration hin. Creighton erblickt ein Mißverhältnis zwischen den langsamen Atemzügen einer *Helix*, — etwa einer pro Viertelstunde — und den so sehr viel schnelleren und kräftigeren Herzschlägen. Es ist wohl klar, daß die eintretende Atemluft schwerlich zur vollen Oxydation des durch die Respirationsfläche beschriebenen venösen Blutes genügen kann. Aber ob hier der Glykogenansatz, der doch zur Verbrauchung selbst wieder Sauerstoff verlangen würde, helfend eintritt, oder ob mit der allgemeinen Unvollkommenheit der Respiration gerechnet werden muß, läßt sich wohl vor der Hand nicht entscheiden. Vorläufig muß die Tatsache genügen, daß das Glykogen in erster Linie für die Winterruhe aufgespeichert wird.

Hier möchte endlich noch an die Pigmente zu erinnern sein, namentlich an das Hämoglobin. Daß bei albinen *Planorbis* der Schlundkopf blutrot erscheint, könnte man mit dem Hämoglobingehalt des Blutes in Zusammenhang bringen. Daß aber albine Limnaeen das Gleiche zeigen, deutet wohl erst auf die Gewinnung von Hämoglobin hin. Von hier aber geht eine Kette aus, indem namentlich Wüstenschnecken, z. B. *Parmacellilla*, nicht nur einen lebhaft roten Pharynx haben, sondern namentlich die ganze Muskulatur, zumal im Vorderkörper, orange färben; selbst andere Organe, wie die Speicheldrüsen, sind nicht ausgeschlossen. Hier dürfte die Annahme, daß sich neben dem Hämocyanin sekundär Hämoglobin geltend macht, kaum von der Hand zu weisen sein. Da ist es aber auffallend, daß die Parmacellen vom trockenen Hochasien bald außen und innen gleichmäßig den roten Ton zeigen, bald in ebensolcher Verbreitung einen schiefergrauen oder schwärzlichen, so daß also die beiden Grundpigmente einen deutlichen Übergang aufweisen. Die Tatsache, daß die Pigmente hier nicht an Chromatophoren gebunden sind, sondern diffus die Organe durchsetzen, ordnet sie deutlich dem ganzen Stoffwechsel, der durch die Hämolymphe besorgt wird, unter.

Dastre und Floresco (760) zeigten, daß die Leber der Weinbergschnecke stets während des Sommers wie während der Winterruhe Chlorophyll enthält, und daß dieses aus der Nahrung stammt. Es verschwindet erst, wenn man die Tiere ein halbes Jahr lang mit chlorophyllfreier Nahrung füttert, worauf sich nur Cholechrom nachweisen läßt. Sobald man wieder zur natürlichen Fütterung übergeht, tritt es wieder auf. Das weitere Schicksal des Chlorophylls, das im Kreislauf der Insekten eine so wichtige Bedeutung hat, ist unbekannt.

Nachträge.

Atmung. *Strebelia* hat nach Strebel, ähnlich wie *Testacella*, durch Vertiefung der Mantelhöhle auf der rechten Seite und Aufeinanderlegen der Mantelränder einen Vorraum erzeugt, eine sekundäre Atemkammer. So scheint sie sich den Testacellen stark zu nähern.

Eben hat Baker*) genaue Angaben über die Respiration von *Limnaea palustris* veröffentlicht. Eine ausführliche Beobachtungsreihe, im Juli angestellt, ergab sehr bedeutende individuelle Schwankungen, so daß der Zwischenraum zwischen zwei Atemzügen bei den verschiedenen Individuen im Durchschnitt zwischen 9 und 42 Minuten schwankte, im einzelnen natürlich noch viel stärker. Freilich sind Limnäen mit ihrer gleichzeitigen Hautatmung wenig geeignete Objekte.

Pulsfrequenz. Etwas bestimmter sind die Ergebnisse Bakers bezüglich der Herzschläge. Im allgemeinen steigert sich die Frequenz mit

*) Fr. C. Baker, The *Limnaeidae* of North and Middle America recent and fossil. Chicago ac. of sc. Special publications 3. 1911. 539 S. 58 T.

der Abnahme der Körpergröße der beobachteten Arten. Während *Limnaea stagnalis*, die größte Form, in der Minute 37—48 Herzschläge ausführte, lag das Maximum von 150—155 bei der viel kleineren *L. obrussa*. Allerdings hat das Gesetz selbst innerhalb der engen Gruppe noch keineswegs exakte Gültigkeit.

VII. Die Geschlechtswerkzeuge.

Die Literatur ist außerordentlich umfangreich, namentlich seitdem die Genitalien zu einem wesentlichen, ja vielleicht zum wichtigsten Merkmal der Systematik geworden sind. Für allgemeine Übersichten kommen vielleicht von älteren Arbeiten die von Paasch und A. Schmidt, von neueren die von Semper und Pilsbry (Trydur Manual Bd. 9) in erster Linie in Frage.

Allgemeines.

Gemeinsam ist den Genitalorganen der Pulmonaten einmal die völlige Trennung von allen anderen Organen und Hohlräumen, von Pericard, Niere und Lunge, sodann der Hermaphroditismus, der so durchgreifend ist, daß in der Gonade jeder Acinus Eier und Spermatozoen zeitigt. Es folgt ein gemeinsamer Zwittergang nebst Eiweißdrüse. Das Übrige ist einem reichen Wechsel unterworfen. Wenn äußere sekundäre Geschlechtsmerkmale bei den Hermaphroditen ausgeschlossen sind, so verschwindet jeder lokalisierte äußere Hinweis um so mehr, als die Begattungswerkzeuge völlig retrahiert und nur während der Copula ausgestülpt werden, wo sie dann nicht selten an Größe und Komplikation das Maß aller übrigen Mollusken in den Schatten stellen. Trotzdem die gewaltige Anschwellung der reifenden Genitalien bei den Pulmonaten zweifellos die Hauptursache wird für die Form und die Abweichungen des letzten Schalenumgangs, sieht man doch äußerlich weiter nichts als die Lage der einfachen oder doppelten Geschlechtsöffnung, und im letzteren Falle bisweilen, d. h. bei Auriculiden und Oncidiiden, eine die beiden Pori verbindende Samenrinne. Daß sie ursprünglich allgemein vorhanden war, bezeugt die Genitalfurche aller lissopoden Stylommatophoren zwischen dem Mantel und der rechten vorderen Sohlenecke, der auffälligerweise das Pendant auf der linken Seite nirgends fehlt. Es ist wohl ausgeschlossen, daß diese charakteristischen Rinnen der Landformen als sekundäre Erwerbungen gedeutet werden können, um so mehr, als die einzige bekannte Form, bei der die Verbindung der hermaphroditischen mit der männlichen Öffnung nur durch die äußere Flimmerrinne bewirkt wird, eine Auriculide ist und damit terrestrisch.

Somit wird der Penis zu einer Sondererwerbung des rechten Vorderendes des Fußes. Ursprünglich wohl nur eine Siunesknospe, zu der das Sperma durch die äußere Rinne oder durch ein inneres Vas deferens

innerhalb des Hautmuskelschlauches von der Zwitteröffnung geleitet wird, bleibt er entweder eine selbständige solide Glans, oder er wird von dem Samenleiter durchbohrt. Die Retraktion in die Leibeshöhle bedingt einen Sack, in dessen Grunde die Glans liegt. Der Sack ist die Penisscheide. Da oben das Ende des Samenleiters in vielen Fällen und in sehr verschiedener Weise sich mit der Wand der Scheide verbindet, verwischt sich der Unterschied zwischen der Scheide und dem eigentlichen Penis, was in der Literatur ein starkes Durcheinander im Gebrauche der Bezeichnungen notwendigerweise mit sich gebracht hat. Eine gewöhnliche Sektion, wie sie von den früheren Untersuchern ausgeführt wurde, läßt das verdickte Organ am Ende des Vas deferens einfach als Penis erscheinen, und erst dessen eingehende Zergliederung läßt entscheiden, was als Penis, was als Penisscheide zu gelten hat. Ja im Falle der höchsten Entwicklung, beim *Limax maximus*, fehlt eine eigentliche Glans, und das ganze Kopulationsorgan ist weiter nichts als die durch einen Längskamm komplizierte Penisscheide, der man den Namen Penis schwerlich versagen kann. Die Verwirrung der Begriffe wird noch verstärkt durch die Absonderlichkeit mancher Formen, Teile der weiblichen Endwege als Kopulationsorgan auszustülpen.

Die Vereinigung des Penis mit der Zwitteröffnung erfolgt in verschiedener Richtung. Entweder rückt der Penis zurück, oder die Zwitteröffnung rückt nach vorn, oder beide kommen einander entgegen, so daß der einfache Genitalporus auf wechselnde Punkte fällt, immer im Gebiet der Genitalrinne.

Verfolgen wir den Zwittergang über den Eintritt der Eiweißdrüse weiter! Er zerlegt sich entweder sofort in den Ei- und den Samenleiter, oder beide Gänge verschmelzen zum Spermoviduct, der aus zwei aneinandergelöteten Rinnen besteht. Beide erhalten drüsige Wände, aus denen sich umschriebene Drüsen sondern können, auf der weiblichen Seite die Schalen- und Nidamentaldrüse, oft indifferent als Schleimdrüse bezeichnet, auf der männlichen Seite die Prostata. Bei gleich von Anfang an getrenntem Samenleiter pflegt die Prostata eine gesonderte, umschriebene Drüse zu sein. Eine Komplikation erfährt das distale Ende des Samenleiters in dem Falle, wo das Sperma in einer Spermatophore übertragen wird; es schwillt dann zum Epiphallus an und erhält drüsige Ausstülpungen, Kalksäcke und Flagellen, die sich an der Bildung der Spermatophoren beteiligen und sie oft zu einem mannigfach zusammengesetzten Organ ausgestalten. Der Spermoviduct pflegt sich nach längerem oder kürzeren Verlauf in zwei Röhren zu spalten, den Ei- und Samenleiter; beide können drüsige Wände bekommen, wie am Samenleiter eben gezeigt wurde. Bei *Siphonaria* aber findet das Gegenteil statt, und die beiden Rinnen werden wieder zu einem einheitlichen Schlauche.

Wo der Zwittergang in den Spermoviduct übergeht, gabelt er sich und bildet einen weiteren Schlauch, der meistens in seinem oberen Teile

wieder obliteriert, so daß nur der untere Teil bis zur Geschlechtsöffnung oder zum Eileiter als ein blindgeschlossener Schlauch erhalten bleibt. In ihn wird das Sperma übertragen, entweder in eine seitliche Ausstülpung oder in das erweiterte Blindende des Schlauches selbst. Die Erweiterung ist die Bursa copulatrix, vielfach als Receptaculum seminis bezeichnet, nach Brüels Darstellung mit Unrecht. Die Bursa scheint nur in ganz vereinzelt Fällen zu fehlen. Wo der Gang der Bursa in den Oviduct mündet, wird dessen distales Ende als Scheide oder Vagina bezeichnet. — Die hier gegebene ontogenetische Entstehung der Bursa braucht keineswegs mit der phylogenetischen zusammenzufallen (s. u.).

Als Befruchtungstasche oder Receptaculum seminis, in welchem oder von welchem aus die Befruchtung stattfindet, hat eine Ausstülpung am distalen Ende des Zwitterganges zu gelten, als Vesiculae seminales allerlei Ausstülpungen bald im Verlauf des Zwitterganges, bald weit unten, selbst im Gebiet der weiblichen Wege. Hier herrscht noch viel Unklarheit über die Funktion. Denn die letzt genannte Lage kann unmöglich den Zweck haben, das Sperma vor der Copula aufzuspeichern.

Die tiefere oder flachere Zurückverlegung der einzelnen Mündungen bedingt ein verschiedenes gemeinsames Atrium genitale auch als Geschlechtscloake bezeichnet. Auch deren Wand kann mit diffusen oder lokalisierten Drüsen ausgestattet sein, welche aus ihr selbst hervorgegangen sind.

Einen ganz anderen Ursprung haben vermutlich die Reizorgane, die sekundär zu den Endwegen der eigentlichen Genitalien hinzutreten. Wahrscheinlich durch Funktionswechsel aus einer Lippendrüse hervorgegangen*), hat sich eine große Reizdrüse mit dem Atrium verbunden, ohne daß ihre abgeänderte Bedeutung klar wäre. Häufig aber erfolgt die Entleerung durch ein konchinisiertes und verkalktes Rohr, das zugleich als Stilet wirkt. Unter Verlust der Drüse kann es zum soliden Liebespfeil werden, und der kann sich vervielfältigen. In anderen Fällen verliert die Drüse ihre sekretorische Funktion, bleibt aber als langer Schlauch erhalten, der sich bei der Copula mit ausstülpt und zur Vereinigung der Partner dient. Wie der Pfeil, kann sich auch der proximale Drüsenschlauch vervielfältigen. Das Organ kann sich mit dem Atrium, mit dem Oviduct, mit dem Penis, mit dem Vas deferens verbinden, es kann sich in einen der verschiedenen Wege einschalten, so daß die Geschlechtsprodukte hindurchpassieren müssen. Das allein ergibt eine außerordentliche Vielseitigkeit, deren verschiedene Stufen nur unsicher auseinander abgeleitet werden können.

Nimmt man dazu, daß die auszustülpenden, bald der männlichen, bald der weiblichen Leitung, bald dem Atrium, bald der Reiz- oder Pfeildrüse angehörenden Begattungsorgane wieder zurückgezogen werden

*) Simroth, Über den Ursprung des Liebespfeiles. Verh. d. D. zool. Ges. 1909.

müssen, so ergibt sich eine ganze Reihe verschiedener Genitalretraktoren.

Eine zum Teil noch rätselhafte Kombination wird geschaffen durch verschiedene sekundäre Kommunikationen zwischen den Genitalwegen, für die man eine naheliegende Deutung in ausbleibender Copula und dafür eintretender Selbstbefruchtung gesucht hat. Daß auch hier eine einfache und durchgreifende Interpretation ausgeschlossen ist, lehren die Tatsachen. Denn ein solcher Verbindungsgang kann bald vom Samenleiter in die Bursa führen, bald auch aus dem distalen Teil des Samenleiters in einen höher gelegenen proximalen oder natürlich in umgekehrter Richtung. Für Selbstbefruchtung könnte wohl nur die erste Modifikation in Anspruch genommen werden. Die zweite bleibt fraglich, wie denn gerade hier noch Unklarheiten bestehen.

Wenn aus allen diesen Möglichkeiten unter Hinzunahme unendlicher Abwechslungen im einzelnen sich eine schier unentwirrbare Mannigfaltigkeit ergibt, so entsteht die merkwürdigste Komplikation schließlich auf dem entgegengesetzten Wege, durch Reduktion. Sie vereinfacht namentlich durch Ausfall aller sekundären Erwerbungen die Genitalien zahlreicher Familien in einer Weise, daß sie sekundär fast bis zum Verwechseln konvergieren, in erster Linie bei den Raublungenschnecken. Eine richtige Klassifizierung wird fast zur Unmöglichkeit. Und gerade bei den anscheinend primitivsten Formen, bei denen die Spekulation so gern einsetzt, bedarf die Entscheidung, was primär einfach und was durch sekundäre Reduktion vereinfacht sei, der peinlichsten Prüfung. Vermutlich gibt es gar kein Pulmonat mit ursprünglichen einfachen Genitalien.

Die Richtigstellung der verschiedenen falschen Bezeichnungen spare ich auf die systematische Schilderung, zu der ich mich jetzt wende. Die einzelnen Gruppen geben zu allgemeinen Bemerkungen genügenden Anlaß.

a) Basommatophoren.

Die Regel für die Lage der Genitalöffnungen ist deren Trennung. Sie ist am stärksten bei einer *Auricula* des Landes, insofern als hier die äußere Flimmerrinne noch nicht durch den Samenleiter ersetzt ist. Bei einigen Gattungen sind beide Pori bereits zu einem vereinigt, so daß die breitesten Gegensätze herrschen. Genau so stark sind sie in bezug auf die Trennung der Geschlechtswege. Nur hier liegen die einfachen Fälle vor, in denen ein einheitlicher Zwittergang bis zum hinteren Porus, der in diesem Falle nicht als weibliche, sondern nur als hermaphroditische Öffnung bezeichnet werden kann, herabzieht, worauf sich Flimmerrinne oder Samenleiter anschließen. Das andere Extrem bildet die völlige Sonderung der männlichen und weiblichen Wege von der Stelle an, wo ein Drüsenbesatz einsetzt. Während im ersten Fall auf den eigentlichen

drüsenfreien Zwittergang nur ein einfacher Spermoviduct folgt und ein besonderer Oviduct gar nicht vorhanden ist, fällt im zweiten der Spermoviduct ganz fort, und auf den Zwittergang folgen nur Samen- und Eileiter.

Die Ausprägung im einzelnen ist nicht weniger wechselvoll. Einheitlich ist höchstens die Bursa copulatrix (Receptaculum seminis autt.), die nirgends fehlt. Sonst beginnen die Drüsen, die bei der Ausbildung oder Vollendung von Laich und Sperma beteiligt sind, mit einfacher Verdickung der Wand des Spermoviducts, sie enden mit allerlei Sonderung, auf der weiblichen Seite in Eiweiß- und Nidamentaldrüsen, die nicht überall glatt auseinander zu halten sind, auf der männlichen in verschiedenen Ausstattungen des Samenleiters, die als Prostata zusammengefaßt werden. Unter diesem Namen aber scheinen sich in der Literatur durchaus heterogene Dinge zu verbergen. Besonders sollte man ihn einer kompakten oder schlauchförmigen Drüse, die sich hier und da mit dem Penis verbindet, nicht zuerkennen, da sie ganz anderen Ursprungs und anderer Wirkung zu sein scheint.

Eine Eigenart der Basommatophoren ist die reiche Entwicklung männlicher und weiblicher Samenblasen oder Vesiculae seminales von oft unbekannter Funktion wenigstens der weiblichen.

Schließlich darf das verschiedene Verhalten des Penis vom völligen Fehlen bis zur Ausstattung mit allerlei Reizorganen nicht unerwähnt bleiben.

Aber selbst bei Zwitterdrüse und Zwittergang beginnen die Spekulationen, die, durch Einzelschilderungen hervorgerufen, über die durchschnittlichen Darstellungen hinausgehen. Während im allgemeinen jeder Acinus unterschiedslos männliche und weibliche Zeugungstoffe liefert, macht Pelseneer*) darauf aufmerksam, daß bei *Amphibola* und *Siphonaria* sich eine Trennung anzubahnen scheint, ohne daß es dabei innerhalb der ganzen Drüse schon zu gesonderten männlichen und weiblichen Abschnitten käme. Die Ableitung von den Turbellarien, bei denen Hoden und Ovarien getrennt zu sein pflegen, würde das Verhalten der beiden Basommatophoren in entgegengesetzter Beleuchtung erscheinen lassen, so daß noch keine völlige Vereinigung eingetreten wäre.

Höchst eigenartig erscheint dem gegenüber die Zerlegung des Zwittergangs von *Chilina* in zwei Halbkanäle von verschiedener Struktur (s. u.), die vermutlich in demselben Sinne, d. h. als Folge von Verschmelzung getrennter Wege zu deuten ist.

Und damit zum Einzelnen!

*) Während wir über die borealen oder kosmopolitischen Formen durch eine Reihe von Arbeiten unterrichtet sind, hat sich namentlich Pelseneer um die vergleichende Durcharbeitung auch der seltneren Gattungen in seinen Abhandlungen über Opisthobranchien und Pulmonaten verdient gemacht.

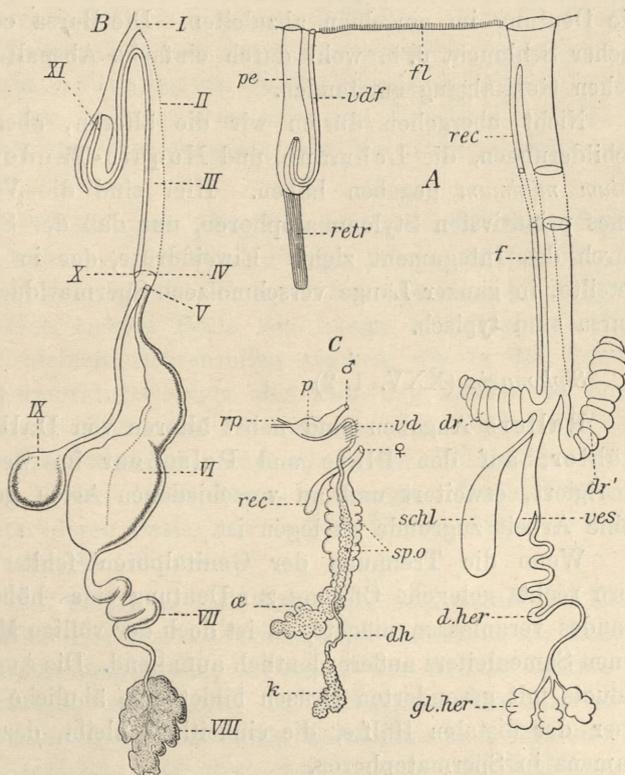
Auriculiden.

Nach den skizzenhaften Abbildungen (Textfig. 158 A u. B), die uns Plate von *Pythia*, Pelseneer von *Auricula* gegeben hat, ist die Ausbildung innerhalb der Familie ungleichmäßig genug.

Pythia hat allein die offene Flimmerrinne, die erst an der Basis des Penis in einen geschlossenen Samenleiter überführt, dafür sind die Anhänge stark differenziert, bei *Auricula* läuft das Spermia von der nahe am Mantel gelegenen hermaphroditischen Öffnung an im geschlossenen, durchweg flimmernden Vas deferens unter der äußeren Rinne, aber die Drüsen sind weniger gesondert, am Zwittergang fehlt die Vesicula seminalis, die besser Receptaculum seminalis heißen sollte, der erweiterte Zwittergang hat die Bestandteile der Eizellen in seine Wand eingelagert, ihm

schmiegt sich eine lange, schlauchförmige Schleim- oder Nidamentaldrüse an, die weit unten einmündet; die kugelige Bursa copulatrix ist lang gestielt. Bei *Pythia* ist der erweiterte Zwittergang durch eine

Fig. 158.



Genitalorgane von Auriculiden. A *Pythia scarabaeus*. d.her Zwittergang. dr, dr' Spermo-viductdrüsen. f Falte im Spermo-viduct. fl Flimmerrinne. gl.her Zwitterdrüse. pe Penis. rec Bursa copulatrix. retr Penisretractor. schl Eizellen. ves Receptaculum seminis oder Befruchtungstasche. — B *Auricula myosotis*. I männliche Öffnung. II Rand der Lateral-furche. III Vas deferens. IV Öffnung der Vagina. V Öffnung des gemeinsamen Genitalgangs in die Vagina. VI Akzessorische Drüsen. VII Zwittergang. VIII Zwitterdrüse. IX Bursa copulatrix. X Beginn des Vas deferens. XI Penis. — C *Carychium minimum*. dh Zwittergang. k Zwitterdrüse. α Eizellen. p Penis. rec Bursa copulatrix. sp.o Spermo-viduct. vd Vas deferens. A nach Plate. B nach Pelseneer. C nach Moquin-Tandon.

innere Falte in zwei Kanäle geteilt und dadurch zum typischen Spermoviduct geworden. Ihm sitzt oben eine sackförmige Drüse (*schl*) an, die Plate nicht zu deuten weiß, und dazu zwei korkzieherartig gewundene Drüsen (*dr* und *dr'*), die er als Eiweißdrüsen ansieht. Es liegt wohl näher, in den drei Anhängen die Prostata, die Eiweiß- und die Nidamentaldrüse zu erblicken, ohne daß es indes möglich wäre, aus den Umrissen die Deutung im einzelnen abzuleiten. Die Bursa copulatrix ist ein einfacher Schlauch, d. h. wohl durch einfache Abspaltung aus dem einheitlichen Genitalgang entstanden.

Nicht übergehen dürfen wir die älteren, aber übereinstimmenden Schilderungen, die Lehmann und Moquin-Tandon von unseren *Carychium minimum* gegeben haben. Hier sind die Verhältnisse ganz die eines primitivsten Stylommatophoren, nur daß der Samenleiter ein Stück durch das Integument zieht. Eiweißdrüse, der in Prostata und Uterus geteilte, in ganzer Länge verschmolzene Spermoviduct und die erweiterte Bursa sind typisch.

Siphonaria (XXV. 1. 2).

Hallers Angaben sind nebst älteren von Dall und Hutton durch Köhler, auf den Plate und Pelseneer im wesentlichen verweisen, korrigiert, erweitert und an verschiedenen Arten geprüft worden, daher seine Arbeit zugrunde zu legen ist.

Wenn die Trennung der Genitalporen fehlt und die einheitliche vorn rechts gelegene Öffnung zur Deutung eines höheren, sekundären Zustandes veranlassen möchte, so ist doch der völlige Mangel eines abgespaltenen Samenleiters außerordentlich auffallend. Die Ausstattung des Spermoviducts mit gesonderten Drüsen bildet eine ähnliche Überraschung gegenüber der distalen Hälfte, die einheitlich bleibt, dazu der Einschluß des Samens in Spermatophoren.

Auf die kompakte Zwitterdrüse folgt ein kurzer, stark erweiterter Zwittergang, von dem, wenn auch nicht überall nachgewiesen, ein Receptaculum gut abgesetzt ist. Der obere Teil des Spermoviducts zerfällt in Ei- und Samenrinne, der untere, mit einer Anzahl von Längsfalten, hat doch ein einheitliches Lumen. Auf jeder Seite sondert sich aus der Wand des oberen Abschnittes eine umschriebene Drüse heraus; in die Ei- oder „Schleimrinne“ soll die Schleimdrüse, in die Samen- oder „Prostatarinne“ soll die Eiweißdrüse münden. Die Auffassung scheint unhaltbar (s. u.). Der einheitliche untere Spermoviduct sitzt einer erweiterten dickwandigen Geschlechtscloake, einem Atrium genitale an, in das neben ihm der lange Gang der kugeligen Bursa copulatrix mündet. Außerdem aber nimmt das Atrium noch das einfache oder doppelte männliche Organ auf, das nach den Arten wechselt. Bei *S. pectinata* wird es von Köhler nur als Prostata bezeichnet, so daß ein Penis fehlen würde. Es ist eine keulenförmige, abgefachte, dickwandige Drüse. Bei anderen streckt sich ihre

Form etwas, und das Lumen setzt sich in ein Flagellum, einen Blindschlauch fort. Dazu kommt als Penis noch ein besonderer, in der unteren Hälfte dickwandiger, muskulöser Blindsack, im Innern mit zwei Längsfalten, die bis in den Grund reichen, dazu mit Andeutung von Retraktoren. Eine Glans wird nicht angegeben. Die Bursa schien überall mit Spermato-phoren gefüllt, deren Zahl nicht festgestellt wurde. Es waren walzige Körper mit bräunlicher Hülle und langen Endfäden. Hier ist vielleicht kein Zufall, daß Köhler allein von der *Siph. aspera* die Spermato-phoren beschreibt, d. h. allein bei der Spezies, die ein Flagellum an der „Prostata“ hat. Fehlte denen der anderen Arten mit dem Flagellum zugleich der Endfaden, daher sie ihm unvollständig und der Beschreibung unwert vorkamen?

Einiges von der Histologie: Die Penisdrüse, die Köhler Prostata nennt, wimpert im Innern. Unter dem niedrigen Flimmerepithel liegt eine verschieden dicke Schicht großer Drüsenzellen. Auch das Flagellum wimpert. Es hat eine lockere Hülle von Längs- und Ringmuskeln, in der ähnliche, aber kleinere Drüsenzellen stecken, wie in der Prostata. Die Wände des Spermoviducts zeigen den Bau, den Thiele als typisch ansieht für Epithelien ectodermaler Herkunft: schmale Stützzellen außer den Drüsenzellen. Die Stützzellen wimpern. In der Schleimrinne bleiben die Drüsenzellen im Niveau des Epithels, in den gesonderten Drüsen erweitern sie sich unter deren Basis, mit einigem Unterschiede der Secrete in der „Schleim“- und „Eiweißdrüse“.

Die Deutung der einzelnen Teile kann bei dem Stand der Kenntnisse nur tastend sein. Die Vesicula seminalis ist vermutlich das Receptaculum oder die Befruchtungstasche, in welche das fremde Sperma aus der Bursa hinaufwandert, um nachher die vorbeigleitenden Eier zu befruchten. Da die Einzelheiten des Laichs unbekannt sind, läßt sich nur die Vermutung aussprechen, daß die „Schleimdrüse“ in Wahrheit die Eiweißdrüse ist, und daß die drüsige Wand der Schleimdrüse als Nidamentaldrüse wirkt. Die „Eiweißdrüse“ ist wohl eine Prostata, welche dem Sperma eine Nährsubstanz beimischt. Die untere „Prostata“ oder Penisdrüse dient wahrscheinlich als Epiphallus, um die Spermato-phoren zu bilden, deren Endfaden aus dem Flagellum stammen mag. Der nur sporadisch auftretende Penisschlauch, in seinem morphologischen Wert ganz unklar, wird vermutlich ausgestülpt, um dann zwischen den auf der Außenfläche hervortretenden Falten die Spermato-phore in den Bursagang des Partners überzuführen; er würde also als Penis funktionieren. Wie gesagt, bleibt die Bestätigung abzuwarten.

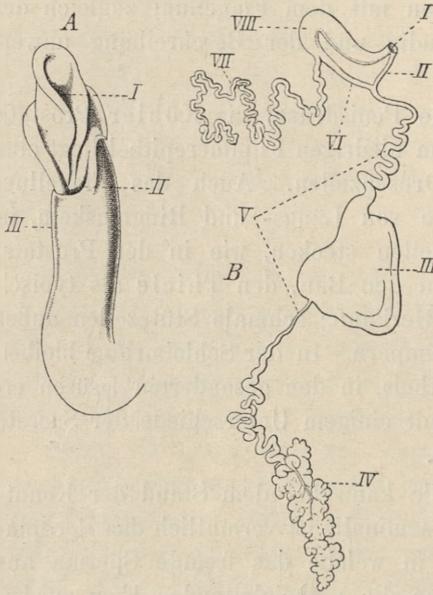
Als wesentliches Ergebnis würde ich außer der Vereinigung der Genitalöffnungen und dem Mangel des Samenleiters die Tatsache betrachten, daß sowohl Penis wie Epiphallus als selbständige Einstülpungen nebeneinander vorhanden sein können.

Amphibola.

Hier sind wir auf die kurze Beschreibung von Pelseneer angewiesen, der die älteren Arbeiten von Lehmann, Hutton und Bouvier berücksichtigt.

An der Zwitterdrüse, die gewöhnlich in der Leber die Spitze der Spira ausfüllt, ist eine gewisse Trennung zwischen männlichen und weiblichen Teilen vorhanden. Die eine Seite jedes Acinus erzeugt das Sperma,

Fig. 159.



Amphibola nux avellana. A Penis. I Öffnung des Samenleiters. II Öffnung der ‚Prostata‘. III Penis-schlauch. — B Genitalorgane. I Atrium genitale. II Oviduct. III weibliche akzessorische Drüsen. IV Zwitterdrüse. V Zwittergang. VI Vas deferens. VII ‚Prostata‘. VIII Penis.

Nach Pelseneer.

die andere die Eier. Letztere ist zu besonderen Follikeln schwach ausgebaucht. Der lange Zwittergang ist stark aufgewunden, wie bei den Gefäßen erörtert, durch einen oben und unten befestigten Blutsinus (s. o.). Der einheitliche Spermoviduct trägt oben gesonderte Drüsen. Unten teilt er sich in einen kurzen Ei- und ebensolchen Samenleiter. Der Oviduct zieht zur einfachen Geschlechtsöffnung, die hinter dem rechten Tentakel liegt. Das Vas deferens tritt in den zylindrischen Penis ein, neben einem langen Drüsenschlauch. Im Innern hat der Penis eine spatelförmige Glans, an deren Spitze sich der enge Samenleiter, an deren Basis sich der Drüsenschlauch öffnet. Es ist also ein echter Penis vorhanden.

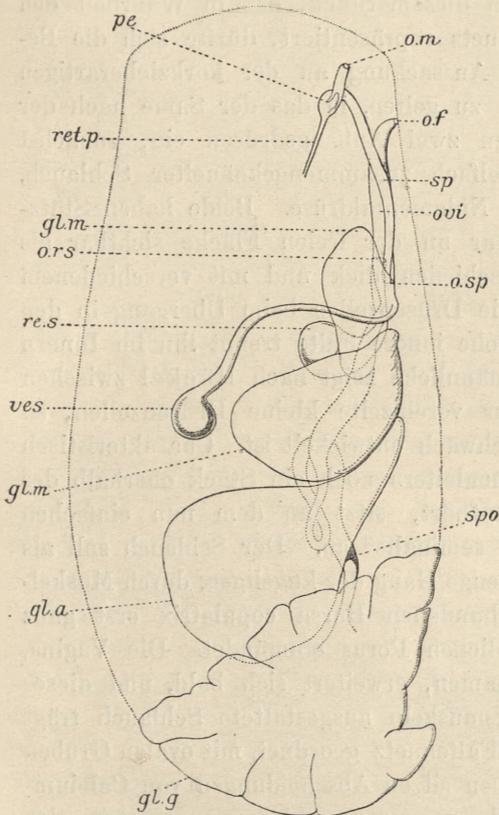
Wesentlich dürfte sein: der Penis, die einheitliche Geschlechtsöffnung, die relativ weite Verlegung des Samenleiters nach innen, dazu aber der auffallende Mangel einer Bursa copulatrix und eines Receptaculum. Der Drüsenschlauch dürfte ein neues Element darstellen. Er hat sicher mit einem Epiphallus und Flagellum nichts zu tun, vermutlich ist er die rechte, auf den Penis übergetretene Lippendrüse.

Chilina (XXV. 3—5) und *Otina*.

Die *Genera* haben eine weibliche Vesicula seminalis gemein und mögen deshalb zusammenstehen. Die Unterschiede bleiben gleichwohl beträchtlich. Äußerlich hat *Chilina* den älteren Habitus, denn die weibliche Öffnung liegt oben am Mantel, während sie bei *Otina* ganz nach

vorn in die Nähe der männlichen gerückt ist. Innerlich hat *Chilina* u. a. zahlreiche männliche Vesiculae seminales und die Ausstattung der Kopulationswerkzeuge mit Reizpapillen voraus. Die Beschreibungen von Plate

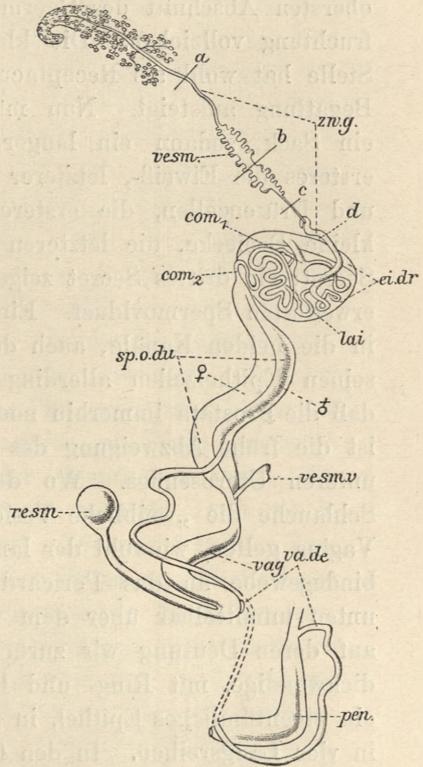
Fig. 160.



Geschlechtswerkzeuge von *Otina otis*, in den Umriß des Tieres eingezeichnet. *gl.a* Eiweißdrüse. *gl.g* Zwitterdrüse. *gl.m* Schleimdrüse. *o.f* weibliche Öffnung. *o.m* männliche Öffnung. *o.rs* Mündung des Bursaganges. *o.sp* Beginn des Vas deferens. *ovi* Oviduct. *pe* Penis. *re.s* Bursa copulatrix („Receptaculum seminis“). *ret.p* Penisretractor. *sp* Vas deferens. *spo* Spermatheca. *ves* Bursa copulatrix? („Vesicula seminalis“).

Nach Pelseneer.

Fig. 161.



Geschlechtsorgane von *Chilina*. *a, b, c, d* Stellen der Querschnitte der Figuren auf Taf. XXV, 3. *com*, Communication von Eiweiß-, Laichdrüse und Zwittergang. *com₂* Communication von Laichdrüse und Spermatheca. *ei.dr* Eiweißdrüse. *lai* Laichdrüse. *pen* Penis. *re.sm* Bursa copulatrix. *sp.o.du* Spermatheca. *va.de* Vas deferens. *vag* Vagina. *ves.sm* Vesiculae seminales. Nach W. Häckel.

und Häckel*) erlauben eine ziemlich genaue Analyse. Höchst auffällig ist der Bau des Anfangs des Zwittergangs (XXV, 3), dessen Epithel auf der einen Seite wimpert, auf der anderen nicht. Handelt es sich hier um einen

*) W. Häckel, Beiträge zur Anatomie der Gattung *Chilina*. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. Bd. IV. 1911.

alten Rest von Verschmelzung eines weiblichen und eines männlichen Weges? Vermutlich. Die Vesiculae seminales als Erweiterungen des Ganges flimmern nicht. Unter ihnen trägt der Gang gleichmäßiges Flimmerepithel. Dann kommt eine korkzieherartige Stelle, unterhalb deren die Wand drüsig wird, die secretorischen Zellen sind durch flimmernde Stützzellen geschieden. In diesem Stück, das in Wahrheit den obersten Abschnitt des Spermoviducts repräsentiert, dürfte sich die Befruchtung vollziehen. Die kleine Aussackung an der korkzieherartigen Stelle hat wohl als Receptaculum zu gelten, in das der Same nach der Begattung aufsteigt. Nun münden zwei Anhangsdrüsen ein, zunächst ein Sack, sodann ein langer, vielfach zusammengeknäuelter Schlauch, ersteres die Eiweiß-, letzterer die Nidamentaldrüse. Beide haben Stütz- und Drüsenzellen, die ersteren nur an der freien Fläche sichtbar als kleine Dreiecke, die letzteren verschieden dick und mit verschiedenem Secret; ein drittes Secret zeigen die Drüsenzellen beim Übergang in den erweiterten Spermoviduct. Eine hohe innere Falte trennt ihn im Innern in die beiden Kanäle, auch der männliche zeigt nach Häckel zwischen seinen Epithelzellen allerdings nur vereinzelte kleine Drüsenzellen, so daß die Prostata immerhin noch schwach entwickelt ist. Charakteristisch ist die frühe Abzweigung des Samenleiters noch ein Stück oberhalb des unteren Uterusendes. Wo der aufhört, sitzt an dem nun einfachen Schlauche die „weibliche Vesicula seminalis“ an. Der Schlauch soll als Vagina gelten, wiewohl der lange, enge Gang der kugeligen, durch Muskelbindegewebe an das Pericard gebundenen Bursa copulatrix erst ganz unten unmittelbar über dem weiblichen Porus einmündet. Die Vagina, auf deren Deutung wir zurückkommen, erweitert sich bald, und dieser dickwandige, mit Ring- und Längsmuskeln ausgestattete Schlauch trägt ein eigentümliches Epithel, in ein Faltennetz geordnet, mit ovalen Gruben in vier Längsreihen. In den Gruben sitzen Abscheidungen von Calciumcarbonat, bei verschiedenen Individuen ganz verschieden ausgeprägt, also wohl vom Zustande der Brunst abhängig. Das Vas deferens verläuft z. T. im Integument, vor und nachher bildet es lange Schlingen, wohl ohne daß Häckels Interpretation, sie ständen zur Ausdehnung des Körpers in Korrelation, begründet sein möchte (s. u.). Der Penis hat einen kräftigen endständigen, vom Nacken entspringenden Hauptretraktor, dazu kommen verschiedene Bündel weiter unten, als Re- und Protraktoren. Der Schlauch oder die Penisscheide hat außen Längs-, innen Ringmuskeln, die Wand bildet innen regelrechte Reizpapillen mit Cuticula und Chondroidgewebe im Innern, ähnlich der eigentliche Penis oder die durchbohrte Glans. Beim ausgestülpten Organ bildet offenbar die Wand der Penisscheide mit der Glans eine einheitliche Rute, ein Zeichen, wie wenig auf die Unterscheidung zwischen Penis und Penisscheide zu geben ist.

Bei *Otina* sind die Anhangsdrüsen schärfer getrennt, zu oberst die Eiweißdrüse, dann eine kompakte in eine obere und eine untere Portion

geteilte Nidamentaldrüse. Wichtiger ist wohl, daß der Bursagang nicht neben dem weiblichen Porus mündet, sondern weit oben in die Vagina, etwa da, wo bei *Chilina* der dicke Teil in den schlanken oberen übergeht.

Das scheint für die Deutung von Belang. Die Bursa fanden Plate und Häckel bei *Chilina* immer frei von Spermatozoen, die umgekehrt in der weiblichen Vesicula fast ständig waren. Für die Annahme der Autoren, daß die Bursa unmittelbar nach der Copula gefüllt sein würde, fehlt die Stütze der Beobachtungen. Ebenso scheint ihre Annahme, daß der Penis beim Vorspiel erst in die Vagina und dann bei der Copula in den Bursagang eindringt, unbegründet, denn der Bursagang ist zu eng. Für die Zusammengehörigkeit von Penis und Vagina spricht die Skulptur der Wand, wenn auch die Deutung der harten Penispapillen als Reizorgane wenig anspricht. Es sind wohl Haftwerkzeuge, die zwischen den Kalkschuppen der Vagina festgehalten werden. Damit wird auch die Deutung der weiblichen Vesicula seminalis hinfällig. Sie soll Sperma desselben Individuums enthalten, das zur Selbstbefruchtung dient bei ausbleibender Begattung. Dazu ist aber die Lage der Tasche durchaus ungeeignet, da die Eier schon mit Eiweiß und Schale versehen und zum Laichband vereinigt vorbeikommen würden. Viel wahrscheinlicher ist wohl die Deutung der Vesicula als einer sekundären, als Bursa dienenden Ausstülpung. Unklar bleibt nur der Wert der eigentlichen Bursa, die bloß noch Secret, aber keine Spermatozoen mehr enthält. Doch ist ja auf dem vorliegenden Gebiet noch vieles dunkel. Für nachträgliche Verschiebung des Bursaganges bis an den weiblichen Porus spricht die Lage oberhalb der Vagina bei *Otina*, welche das ursprüngliche Verhalten festgehalten zu haben scheint. Man gewinnt den Eindruck, als handle es sich um eine ältere, nicht mehr funktionierende und eine neuerworbene, sekundäre Bursa. Das führt weiter zu der Annahme, als ob die Neuerwerbung mit einer durch weitere Einstülpung erzeugten Vertiefung der Vagina zusammenhinge. Danach wäre der untere Teil erst sekundär gebildet. Die Bezeichnung der Vagina hat nur Geltung für die obere Bursa, der unteren gegenüber müßte sie „Oviduct“ heißen.

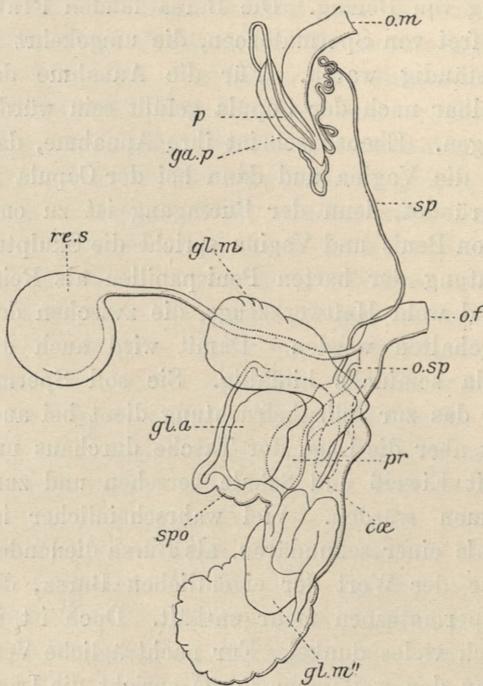
Nicht genügend geklärt scheint das gegenseitige Verhältnis der weiblichen Drüsen von *Chilina*, der Eiweißdrüse, des aufgewundenen Schlauches (Spiralgang s. u.) und der Uteruswand. Letztere beiden haben wohl zusammen als Nidamentaldrüse zu gelten, mit verschiedener Leistung bei der Ablage des Laichs.

Latia.

Die Form, von der wir Pelsener die Beschreibung verdanken, mag hier stehen, weil auch sie die Anlage einer weiblichen Vesicula zeigt. Sonst sind Eigenheiten genug vorhanden. Die Genitalöffnungen sind weit getrennt, wie bei den Limnäen, *Chilina* usw. Aus der kompakten Zwitterdrüse kommt ein auffallend erweiterter, in mehrere Schlingen gelegter,

langer Zwittergang, der sich distal verjüngt und die Anhangsdrüsen aufnimmt, die Eiweißdrüse und zwei Nidamentaldrüsen; die erste sitzt ihm

Fig. 162.



Genitalorgane von *Latia neritoides*. Bezeichnungen wie in Fig. 160. Dazu cae Blindsäckchen. pr Prostata. Nach Pelseneer.

seitlich an, das Lumen der letzteren durchzieht er als Spermoviduct in langgewundenem Verlauf. Ein enges Coecum als „Vesicula“ findet sich gegen das untere Ende. Bald darauf erfolgt die Abzweigung des Samenleiters, der eine umschlossene Prostata von ovalem Umriß trägt. Fast unmittelbar darauf folgt der Gang der kugligen Bursa; der Rest des weiblichen Ganges ist eine ziemlich kurze Vagina. Der Samenleiter, im Integument gestreckt, knäuelnd sich nachher lang auf und durchbohrt die einfache Glans, die als Penis im Grunde einer schlauchförmigen Penis-scheide liegt. Als besonders charakteristisch hat wohl die Beschränkung der Prostata auf das Vas deferens und

die rein weibliche Natur der Spermoviductdrüsen zu gelten.

Gadinia (XXV. 6—11).

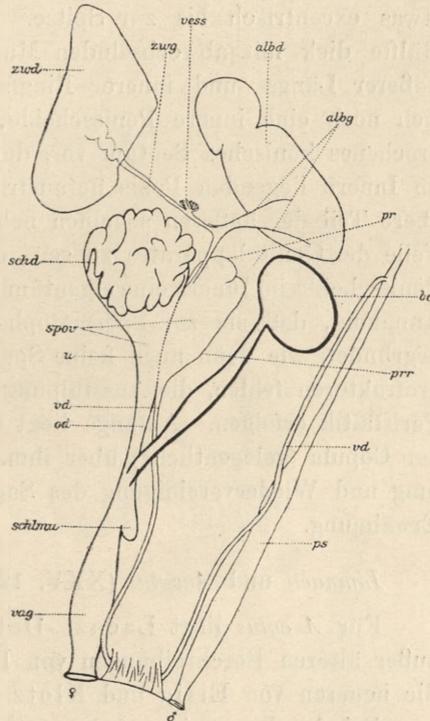
Ältere Angaben von Hutton, Lacaze-Duthiers, Pelseneer und Plate sind durch die eben erschienene Arbeit von Schumann*) überholt.

Die Genitalöffnungen liegen einander nahe, die männliche am Kopf die weibliche noch vor dem vorderen Sohlenrand. In der Zwitterdrüse sind anfangs Eier und Sperma, später nur Eier. Von den Eiern sind manche dotterfrei, vermutlich werden sie als Nährzellen der Eier an diese ihren Vorrat abgegeben haben. Ein Paar Windungen des Zwittergangs liegen noch innerhalb der Zwitterdrüse, nachher verläuft er gerade und trägt unten einseitig gehäufte und gewundene Aussackungen als Vesiculae seminales. Sie sitzen voller Sperma und haben Wimperepithel, zum

*) W. Schumann, Über die Anatomie und die systematische Stellung von *Gadinia peruviana*, Sowerby und *Gadinia Garnoti*, Payraudeau. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. Bd. IV. 1911.

Unterschied von *Siphonaria* (s. o.). Dann folgt der Ausführungsgang der Eiweißdrüse. Daß aber bereits der enge Gang zwischen der Vesicula und der Eiweißdrüse zum Spermoviduct und nicht, wie bisher angenommen, zum Zwittergange zu rechnen ist, beweist wohl das Übergreifen der ersten Divertikel der Nidamentaldrüse bis auf ihn hinauf, wie es Schumann von der einen Art meldet. Der Spermoviduct, aus zwei Rinnen gebildet, trägt also auf der weiblichen Seite außer den Drüsen in seiner Wand eine gesonderte Schleim- oder Nidamentaldrüse, der männliche entsprechend eine wenig scharf umschriebene Prostata. Auf eine kurze Strecke im oberen Teil scheint noch eine besondere histologische Differenzierung eine kleine Schleimdrüse erzeugt zu haben, deren Zugehörigkeit zur weiblichen oder männlichen Seite zweifelhaft ist. Wechselnd an den Drüsen ist die Häufung der secretorischen Zellen unter den Stützzellen und ihre Zusammenfassung zu besonderen Follikeln durch Bindegewebsüberzüge. Doch erweitern sich alle Drüsenzellen stark unter dem Epithel, das zu schmalen Stützzellen herabgedrückt ist. Das Secret ist in den verschiedenen Abschnitten verschieden körnig oder gleichmäßig. Nach Abspaltung des Vas deferens folgt ein kurzer Oviduct, der nach Aufnahme des Bursagangs zur weiteren Vagina wird. Diese ist bei *G. Garnoti* beträchtlich kürzer als bei *G. peruviana*, welche nach Schumann die höhere Stufe darstellt. Die Verlängerung ihrer Vagina hat Oviduct und Bursagang nach oben geschoben und zu charakteristischer Umbiegung veranlaßt, die bei *G. Garnoti* fehlt. Damit hängt eine weitere Differenzierung zusammen. Aus den wechselnden Ring- und Längsmuskelschichten der Vagina entwickelt sich in deren oberem Ende bei *G. peruviana* ein einseitiger, aus Ringfasern gebildeter Schließmuskel, der wahrscheinlich bei der Copula in Tätigkeit tritt. Plate hielt ihn für eine Spermatocyste. Die Ring-

Fig. 163.



Schematische Übersicht des Genitalapparates von *Gadina Garnoti*. *albd* Eiweißdrüse. *albg* deren Ausführungsgang. *bc* Bursa copulatrix. *od* Oviduct. *pr* Prostata. *prr* Prostatarinne am Spermoviduct. *ps* Penis. *schd* Schalendrüse. *schlm* Schließmuskel. *spor* Spermoviduct. *u* Uterus. *vag* Vagina. *vess* Vesiculae seminales. *zwd* Zwitterdrüse. *zug* Zwittergang. Nach W. Schumann.

beträchtlich kürzer als bei *G. peruviana*, welche nach Schumann die höhere Stufe darstellt. Die Verlängerung ihrer Vagina hat Oviduct und Bursagang nach oben geschoben und zu charakteristischer Umbiegung veranlaßt, die bei *G. Garnoti* fehlt. Damit hängt eine weitere Differenzierung zusammen. Aus den wechselnden Ring- und Längsmuskelschichten der Vagina entwickelt sich in deren oberem Ende bei *G. peruviana* ein einseitiger, aus Ringfasern gebildeter Schließmuskel, der wahrscheinlich bei der Copula in Tätigkeit tritt. Plate hielt ihn für eine Spermatocyste. Die Ring-

fasern der Vagina bilden keine fortlaufenden Kreise, vielmehr treffen sie an der Ventralseite von beiden Seiten zusammen und durchflechten sich. Vereinzelte Radialfasern, Schleimdrüsen und Falten kommen dazu. Der Samenleiter, mit nur kurzem Verlauf im Integument, verengert sein Lumen auf Kosten des zunehmenden Muskelbelags. Er durchsetzt den Penis oder die Glans, die durch ein dichtes Muskelgeflecht versteift wird, etwas excentrisch bis zur Spitze. Die Penisscheide ist in der unteren Hälfte dick mit abwechselnden Muskellagen, nach oben zu dünner mit äußerer Längs- und innerer Ringfaserschicht. Von ihr aus entwickelt sich noch eine innere Penisscheide, d. h. es springt ein central durchbrochenes konisches Septum vor, durch welches die Spitze des viel tiefer im Innern liegenden Penis austritt. Die innere Penisscheide und der obere Teil der äußeren scheinen nebst der Wand der Bursa die einzigen Teile des Genitalapparates zu sein, die nicht wimpern. Übrigens hat die Penisscheide im Innern eine eigentümliche Spiralfalte (XXV. 8). Schumanns Annahme, daß sie zur Spermatophorenbildung Bezug hätte, scheint unbegründet, wie denn auch keine Spermatophoren beobachtet sind. Penisprotraktoren fehlen, die Ausstülpung kann wohl nur durch Blutdruck und Peristaltik erfolgen. Anfangs liegt der Penis rechts vom Pharynx, nach der Copula (gelegentlich?) über ihm. Als Abnormität verdient die Gabelung und Wiedervereinigung des Samenleiters in einem vereinzelt Fall Erwähnung.

Limnaea und *Ancylus* (XXV. 12—14; XXVI. 1. 2).

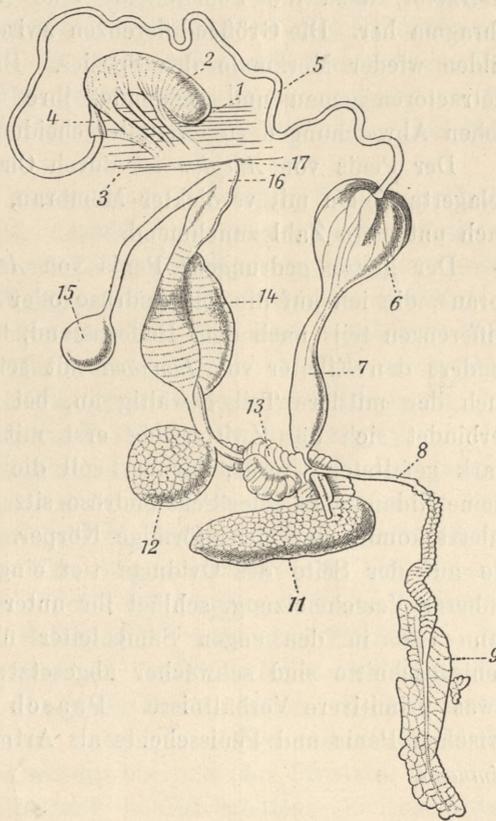
Für *Ancylus* liegt Lacaze-Duthiers letzte Arbeit vor, für *Limnaea* außer älteren Beschreibungen von Paasch, Schumann, Baudelot u. a. die neueren von Eisig und Klotz.

Bei den Limnaeiden kehren nur schon erwähnte Bestandteile wieder, doch mit mancher Steigerung. Die Acini sind an dem Zwittergange bei *Limnaea* auf eine lange Strecke verteilt nach Taylor (Monograph I S. 358), bei *Ancylus fluviatilis* gruppieren sie sich zu einem Kegel und münden gemeinsam (Lacaze-Duthiers). Der Zwittergang erweitert sich beiderseits zu zahlreichen Vesiculae seminales. Unten teilt er sich gleich, ohne ein Receptaculum seminis zu bilden, in die männlichen und weiblichen Wege, so daß kein Spermoviduct zustande kommt. Man müßte denn die erweiterte Tasche von *Ancylus* (XXVI, 1C), die Lacaze-Duthiers auch den Scheideweg nennt, als solchen auffassen. Mit faltigen Wänden, innen wimpernd, enthält dieser Raum die Mündungen des Zwittergangs, des Ei- und des Samenleiters. Vielleicht dient er zugleich als Befruchtungstasche. Für die japanische *Limnaea okinavensis* gibt Jacobi an, daß der männliche Gang dem weiblichen fest aufgelagert sei, und zeichnet entsprechend einen Spermoviduct. Der Oviduct zeigt wohl die höchste Gliederung schlechthin, bei *Ancylus* hat er drei drüsige Erweiterungen, von denen die oberste nach der Eiweißdrüse eine besondere Anhangs-

drüse aufnimmt; eine noch größere sitzt der mittleren an. Hier ist die Gliederung der Nidamentaldrüse vermutlich für verschiedene Schichten und den den Laich bildenden Schleim am weitesten gediehen. Bei *Limnaea* trägt der obere Teil die üblichen Aussackungen der Uterusmanschette, am verengten mittleren Abschnitt sitzt die kugelige Anhangsdrüse, unten folgt noch die Aussackung zum birnenförmigen Körper mit quergestreifter Wand. Baker bezeichnet die kugelige Anhangsdrüse und den birnförmigen Körper als sekundäre Eiweißdrüsen, ‚albuminiparous glands‘, was schwerlich zugänglich ist. Der Bursagang tritt in beiden Fällen erst nahe an der weiblichen Öffnung zum Oviduct, so daß von einer Vagina kaum geredet werden kann. Die Bursa und ihr Gang bilden Artmerkmale. Bei *L. ovata* ist sie oben in einen dreieckigen Zipfel ausgezogen. Die Prostata beginnt bei *Ancylus* mit Aussackungen des proximalen Samenleiterendes, und der Schlauch bleibt noch eine Strecke weit drüsig verdickt. Bei *Limnaea* liegt eine drüsige Anschwellung proximal, und dann folgt noch eine Anschwellung von besonderer Form, die gewöhnlich als Prostata bezeichnet wird. Das Vas deferens erhält im distalen Teil unter dem Epithel

eine dicke Ringmuskellage, zwischen ihr und der äußeren bindegewebigen, mit schwachen Längsfasern ausgestatteten Hülle liegt eine Lage großer Zellen mit kleinem Kern, die von Eisig als Drüsen gedeutet werden, vermutlich aber Leydigsche Bindegewebszellen sind. Da der

Fig. 164.



Genitalorgane von *Limnaea stagnalis*. 1 Männliche Öffnung. 2 Großer Penisschlauch (Penisscheide). 3 Protractoren des Penis. 4 kleiner Penisschlauch. 5 Vas deferens. 6 Prostata. 7 Abgeplattete Erweiterung des Vas deferens. 8 Zwittergang. 9 Zwitterdrüse. 11 Eiweißdrüse. 12 ‚Nidamentaldrüse‘. 13 ‚Uterus‘. 14 ‚Birnförmiger Körper‘. 15 Bursa copulatrix. 16 Vagina. 17 Weibliche Öffnung.

Nach Baudelot. Aus Lang-Hescheler.

weibliche Porus am Mantel, der männliche vorn am Tentakel liegt, tritt der Samenleiter auf eine Strecke ins Integument über. Der Penis ist kompliziert, bei *Limnaea* ein kleiner Penisschlauch, der in den großen Penisschlauch oder die Scheide übertritt. Der kleine Schlauch enthält den eigentlichen Penis als eine lange cylindrische, central durchbohrte Glans, der große ist die Penisscheide, präputiumartig. Beide haben ihren Retractor, dazu die Penisscheide eine Anzahl Protractoren vom Diaphragma her. Die Größendifferenzen zwischen großer und kleiner Scheide bilden wieder Merkmale der Spezies. Baker beschreibt die Pro- und Retractoren genau und verwendet ihre manigfachen, wiewohl unerheblichen Abweichungen zur Artunterscheidung (l. c.).

Der Penis von *Ancylus* ist durch Chondroidelemente versteift, quer-
gelagerte Zellen mit verdickter Membran, unter der Spitze eine einzelne, nach unten an Zahl zunehmend.

Der kurze, gedrungene Penis von *Ancylus* hat eine lange Appendix voraus, die ich auf die Lippendrüse oder den Pfeilsack beziehen möchte. Differenzen teils nach dem Reifezustand, teils nach der Art betreffen besonders den Eileiter von *Limnaea* mit seinen Drüsen. Zuzeiten schwillt auch der mittlere Teil gewaltig an, bei der japanischen *L. okinawensis* verbindet sich der Zwittergang erst mit dem untersten Abschnitt des stark gefalteten Uterus, darüber soll die Eiweißdrüse und zu oberst die kleine Nidamental- oder Schalendrüse sitzen, also in umgekehrter Folge (?); zuletzt kommt der birnenförmige Körper. Das untere Ende der Prostata, die auf der Seite des Oviducts tief eingedrückt ist, wohl ein Zeichen früherer Verschmelzung, schlägt ihr unteres Ende nach oben zurück, um dann erst in den engen Samenleiter überzugehen. Auch die beiden Penisabschnitte sind schwächer abgesetzt; kurz die östliche Form zeigt etwas primitivere Verhältnisse. Paasch nimmt die Größenunterschiede zwischen Penis und Penisscheide als Artmerkmale innerhalb der Gattung *Limnaea*.

Copula.

Über die Begattung sind wir bei dieser Gruppe am besten unterrichtet. Auffallend sind zwei Tatsachen, der Mangel des Vorspiels und der damit verbundenen Erregung, sowie die einseitige, nicht wechselseitige Befruchtung. Das untere Tier dient lediglich als Weibchen, kriecht und frißt ruhig weiter, während das als Männchen wirksame auf seine Schale steigt und den Penis in die Vulva einsenkt (XXV 12, 13). So bekannt als selten beobachtet sind jene Fälle, wo ein drittes Tier das obere besteigt und dieses befruchtet, dazu ein viertes usw. Das unterste Individuum der Kette verhält sich dabei also rein weiblich, die Mittelglieder zugleich männlich und weiblich, das oberste rein männlich.

v. Baer beobachtete zuerst die Selbstbegattung der *Limnaea*, welche den Penis in die eigene Vulva einführte.

Nach Lacaze-Duthiers streckt *Aucylus* bei der Eiablage gelegentlich die weibliche Öffnung in Form einer kleinen Papille vor (XXV 13), wie ich ähnliches von einer kleinen *Janthina* beschrieb.

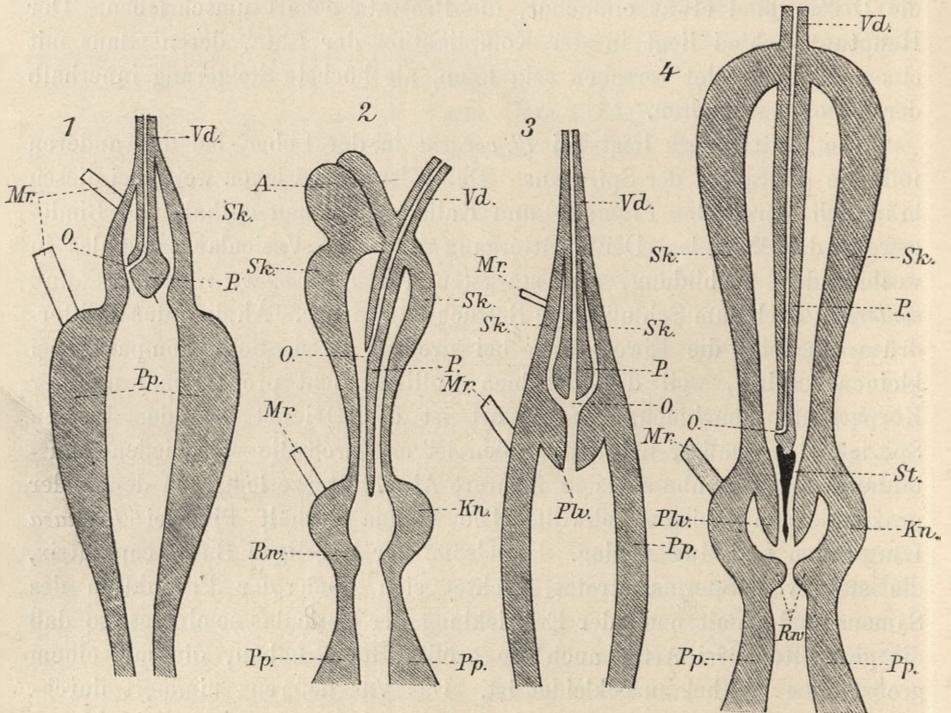
Die Planorbiden (XXVI. 3. 4).

Planorbis, für den wir nebst Baudelot Buchner die genaueste Untersuchung verdanken, schließt sich in der durchgreifenden Trennung des Spermoviducts in gesonderte Genitalwege eng an die Limnaeen an; die Drüsen sind etwas einfacher, die Prostata scharf umschrieben. Der Hauptunterschied liegt in der Komplikation der Rute, deren Glans mit einem soliden Stilet versehen sein kann, als höchste Steigerung innerhalb der Basommatophoren.

Die Zwitterdrüse liegt bei *Pl. corneus* in der Leber, bei den anderen füllt sie die Spitze der Spira aus. Daher ist sie bei jenen weiß, bei diesen bräunlich durch das Pigment- und Kalkkonkretionen enthaltende Bindegewebe des Mantels. Der Zwittergang trägt die Vesiculae seminales in wechselnder Ausbildung, am stärksten bei *Pl. vortex*, *rotundatus* und *contortus*; doch zum Schluß keine Befruchtungstasche. Ähnlich der Zwitterdrüse erscheint die Eiweißdrüse bei großen Arten mehr kompakt, bei kleinen kaulrig, weil die einzelnen Follikel nicht proportional mit der Körpergröße abnehmen. Umgekehrt ist der Oviduct bei den kleinen Spezies gleichmäßig, bei den großen ist er durch die verschiedene Ausbildung des Drüsenbesatzes in mehrere Abschnitte zerlegt, von denen der proximale am meisten schwillt. Die Vagina enthält wie bei *Limnaea* Längsfalten und Muskelbelag. Die Größe der kugeligen Bursa copulatrix, die stets von Sperma strotzt, richtet sich nach der Produktion des Samens und damit nach der Entwicklung der Vesiculae seminales, so daß die genannten drei Arten auch die größte Bursa haben, die mit einem großzelligen Epithel ausgekleidet ist. Das Vas deferens flimmert durchweg, am stärksten aber in dem Abschnitt oberhalb der Prostata, wohl um die Zoospermien aus dem Zwittergang herüberzuleiten. Zwischen den Flimmerzellen stehen Drüsenzellen, die Buchner im unteren Teile, wo sie Eisig für *Limnaea* angibt, vermißt. Die Muskulatur nimmt nach unten zu und ist namentlich zu einer sehr starken Ringfaserlage entwickelt. Die Bindegewebshülle ist pigmentiert. Die Prostata, zu einer seitlich ansitzenden Drüse lokalisiert, zeigt wieder in ihrer Gliederung die Abhängigkeit von der Körpergröße. Bei *Pl. corneus* bildet sie eine kompakte Masse in gemeinsamer Bindegewebshülle, bei den übrigen treten einzelne Follikel hervor, bei *Pl. carinatus* und *Pl. marginatus* über 40, bei *Pl. vortex*, *Pl. rotundatus* und *Pl. contortus* 20 bis 30, bei *Pl. (Segmentina) nitidus* meist nur 12. Die Follikel münden einzeln oder zu Gruppen vereinigt in den Samenleiter. In den tätigen Drüsenzellen sind die Kerne bis zur Unkenntlichkeit degeneriert. Ein Teil des Samenleiters läuft auch hier in der Muskulatur des Integuments.

Die Bewaffnung des Penis, früher nur von Ficinus und Lehmann beachtet, führte letzteren zur Einteilung der Gattung in *armati* und *inermes*. Buchner unterscheidet vier verschiedene Typen, die indes ineinander übergreifen. Als Penis bezeichnet er die durchbohrte Glans, als Schwellkörper deren Scheide, die „kleine Penisscheide“ der Linnaeen, als Praeputium die „große Penisscheide“.

Fig. 165.



Die vier Typen des Penis von *Planorbis*. A Blindsackartige Anhänge. Kn Knopfartige Anschwellung der Penisscheide. Mr Penisretractor. O Mündung des Samenleiters. P Penis. Plw Papillenartiger Vorsprung, Stilettscheide. Pp Unterer Teil der Penisscheide (Praeputium). Rw Ringwulst. Sk Oberer Teil der Penisscheide, Schwellkörper. Vd Samenleiter. Nach Buchner.

Typus I. Praeputium groß, proximal am weitesten, achtmal so lang als der Schwellkörper. Der Samenleiter mündet seitlich unterhalb der Penisspitze, die eichelförmig anschwillt. Praeputium und Schwellkörper scharf abgesetzt: *Pl. corneus*.

Typus II. Praeputium kurz, distal am weitesten. Zwischen ihm und dem Schwellkörper eine kuglige Anschwellung. Penis schlank, an seiner Wurzel mit zwei Blindsäckchen, Mündung des Samenleiters weit hinter der Penisspitze: *Pl. nitidus* und *complanatus*. Sind die Coeca Reste einer Pfeildrüse?

Typus III. Praeputium groß, keulenförmig, vom kurzen Schwellkörper äußerlich nicht abgesetzt. Innen dagegen ein trennender, papillenartiger Ringwulst. Penis an der Spitze durchbohrt. *Pl. marginatus* und *carinatus*.

Typus IV. Praeputium kurz, distal geschwollen. Schwellkörper und Penis sehr lang. Zwischen Praeputium und Schwellkörper eine kuglige Anschwellung, beiderseits durch einen Ringwulst verengert. Penis mit stilettartigem Pfeil, unter dem der Samenleiter seitlich mündet: *Pl. contortus*, *vortex*, *rotundatus*, *albus*, *cristatus*.

Der Penisretractor sitzt an der Grenze zwischen großer und kleiner Scheide, oder Praeputium und Schwellkörper, bei den großen Arten entsendet er einen schwächeren Zweig zum Schwellkörper.

Histologisches: Nur der Samenleiter trägt Wimperepithel. Beim Eintritt in den Penis erleidet seine mächtige Ringmuskulatur eine starke Reduktion zugunsten der Längsfasern. Erst das Praeputium, das im Innern Längswülste zeigen kann, erhält wieder eine schwache subepitheliale Ringfaser-schicht. Sowohl der Penis selbst, als namentlich die Scheiden, enthalten mächtige Längsmuskeln, die sich zum Teil lockern und dann durchflechten. Es lagern sich Schleimzellen ein, so gut wie in der Penisspitze; dazu kommen Blutlacunen. Das gelbbraunliche Stilett, bei *Pl. vortex* unter der Spitze zu Widerhaken erweitert, besteht aus Conchin mit eingelagertem Kalk, mit verstärkter Rindenschicht. Zuerst wird die Spitze, zuletzt die kronenförmig erweiterte Basis gebildet.

Baker (l. c.) gibt neuerdings eine Abbildung der Genitalorgane des amerikanischen *Pl. trivolvus* Say, mit Re- und Protractoren, doch ohne Berücksichtigung der inneren Struktur, so daß ein näherer Vergleich mit den europäischen Formen ausgeschlossen bleibt.

Physa.

Physa fontinalis und *Aplexa hypnorum* unterscheiden sich, wie es scheint, erheblich. *Aplexa* würde sich nach Lehmanns Zeichnung näher an die Limnaeen anschließen, denn der Penis besteht aus einem erweiterten distalen und einem engeren proximalen Abschnitt. Daß der letztere krummstabförmig gebogen ist, ist wohl unerheblich. Bei *Physa fontinalis* ist der Penis viel länger, beginnt mit einem schlank birnförmigen, pigmentierten Schlauch, an dem neben dem Eintritt des Samenleiters zwei Retractoren sitzen; nachdem der Schlauch sich verjüngt hat, kommt ein schwach abgesetzter enger Hals und dann, mit einem Retractor versehen, das cylindrische Endstück, mit Glans an der Spitze und einer Drüse an der Seite. Hier ist nähere Untersuchung erwünscht.

Übersicht.

Wesentlich dürften etwa folgende Punkte sein, die, als bisher meist vernachlässigt, hervorgehoben zu werden verdienen:

1. Die Zusammensetzung des Zwitterganges aus zwei verschiedenen gebauten Rinnen bei *Chilina* deutet auf ursprüngliche Trennung selbst dieses Abschnittes, so gut wie Halbierung der Acini in der Zwitterdrüse bei *Amphibola*. Die Flimmerrinne dürfte dem männlichen Gang entsprechen. Mit der Erweiterung des Zwitterganges zu Samenblasen überwiegt sie so, daß jede Spur der anfänglichen Sonderung sich verwischt.

2. Wo ein oberes Receptaculum als Thalamus oder Befruchtungskammer ausgebildet ist, beginnt bereits hier und nicht erst in dem drüsigen geschwollenen Teil der Spermoviduct.

3. Der weibliche oder hermaphroditische Porus liegt anfangs am Mantel, der männliche am Kopf. Beide sind durch eine Flimmerrinne verbunden.

4. Der Penis hat anfangs noch gar kein Vas deferens, das vielmehr sowohl in seinem distalen, wie in seinem proximalen Teil eine Neuerwerbung darstellt, im proximalen Abschnitt als Abspaltung vom Genitalschlauche, im distalen als centripetale Sprossung.

5. Bei *Siphonaria* sproßt neben dem Penis, der selbst fehlen kann, distal ein Epiphallus zur Spermatophorenbildung heraus, noch vor der Anlage eines Samenleiters.

6. Bei verschiedenen Formen verbindet sich mit dem Penis eine Pfeildrüse, vermutlich von einer Lippendrüse aus durch Funktionswechsel: *Ancylus*.

7. Der Penis kann durch Cuticularisierung ein Stilet (*Planorbis*) oder Haftpapillen erhalten (*Chilina*). Kalkeinlagerung kann bei ihm (*Planorbis*) oder in der Scheide hinzutreten (*Chilina*).

8. Bei der Bursa copulatrix bleibt es fraglich, inwieweit sie durch Einstülpung von dem Atrium genitale aus oder durch Abspaltung vom Genitalschlauch aus entsteht. Die sogenannte weibliche Vesicula seminalis scheint eine sekundäre Bursa zu sein.

Somit verbirgt sich innerhalb der Basommatophoren eine große Summe heterogener Anlagen.

Gemeinsam scheint allen die Eiablage. Viviparität ist nirgends beobachtet.

b) Soleoliferen.

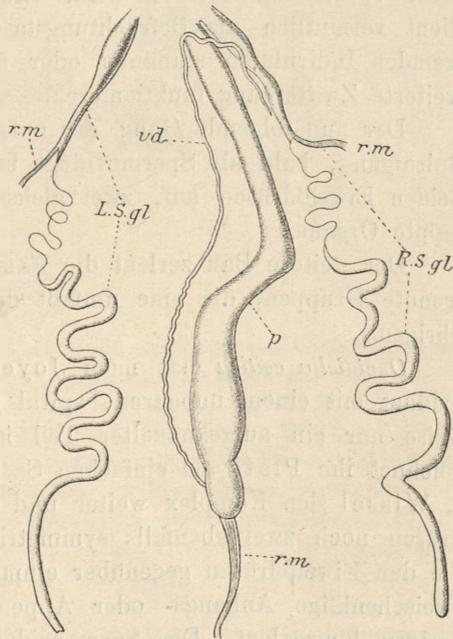
Bezeichnend ist die scharfe Trennung des männlichen Porus vom weiblichen in der Linie Rathousiiden—Vaginuliden—Oncidiiden. Der männliche, in unmittelbarer Nachbarschaft der rechten Tentakel, kann sich verbergen dadurch, daß er in die Fußrinne mündet, also äußerlich gar nicht sichtbar ist. Der weibliche liegt bei *Atopos* weit vorn mit dem After zusammen, bei den Oncidiiden am Hinterende oder nahe am Hinterende, bei den Vaginuliden zwischen dem ersten und letzten Viertel des rechten Hyponotums in wechselndem Abstände von der Fußrinne. Daß bei den Oncidiiden eine äußere Flimmerrinne zwischen beiden Poren entlang zieht, wurde früher erwähnt. Das Vas deferens verläuft immer auf

dieser Linie im Integument. Der Penis ist bei *Atopos* mit der rechten Simrothschen oder Lippendrüse verbunden. Bei den anderen, denen die entsprechenden Lippendrüsen fehlen, ist er entweder ohne jede Drüse, oder er verbindet sich mit einer Pfeildrüse, die nach ihrer Form und Lage auf die rechte Lippendrüse zu beziehen ist. Sie vervielfacht sich bei den meisten Vaginuliden. Die Zwitterorgane zeigen starke Wandlungen. Bei *Atopos* gleicht der Spermoviduct dem der typischen Stylo-matophoren, Anhangsdrüsen fehlen, bei den Vaginuliden ist er kaum ausgebildet, die Trennung der männlichen und weiblichen Wege ist so stark wie bei den Limnaeiden und Planorbiden, die Oncidiiden nehmen in dieser Hinsicht eine mittlere Stellung ein, werden aber durch die besondere Ausbildung der Anhangsdrüsen kompliziert, ja sie erhalten in der paarigen Eiweißdrüse, wie es scheint, einen höchst auffälligen Zug. Für die Vaginuliden ist die sekundäre Verbindung des Vas deferens mit der Bursa oder dem Bursagang bezeichnend. Somit hat jede Familie ihre Eigentümlichkeiten.

Oncidiiden (XXVI. 5—10; XXVII).

Seit Cuvier haben sich namentlich Keferstein, Semper, Bergh, Joyeux-Laffuie, Plate, v. Wissel und Stantschinsky mit der Anatomie beschäftigt. Klarheit wurde zuerst über die männlichen Copulationswerkzeuge erlangt, die Zwitterorgane wurden erst von den beiden letztgenannten völlig erkannt, weil sie, bei der Konservierung meist sehr bröcklig geworden, der Entwirrung besondere Schwierigkeiten bereiten. Es kommt dazu, daß sie nach zwei wesentlich verschiedenen Typen gebaut sind. Einzigartig ist die Verdopplung der Eiweißdrüse, die zu zwei symmetrischen Organen geworden ist. Nicht weniger befremdlich ist die späte Trennung des einheitlichen Genitalschlauches in die männlichen und weiblichen Wege, sie hat in der Literatur Verwirrung angerichtet. Sporadisch tritt an der Vagina eine Oviductdrüse auf als gewundener Blindschlauch. Ebenso ist der Penis bald mit einer

Fig. 166.



Penis und Lippendrüsen von *Atopos maximus*. P Penis. L.S.gl Linke, R.S.gl rechte Simrothsche Drüse. r.m Retractoren. vd Samenleiter. Nach Collinge.

Pfeildrüse ausgestattet, bald ein einfacher Schlauch. Im einzelnen herrschen viele Verschiedenheiten.

Der männliche Porus liegt entweder nach innen vom rechten Tentakel bei *Oncis* und *Oncidium* oder nach außen vom rechten Fühler bei *Peronina*, *Oncidina* und *Oncidiella*. Die weibliche Öffnung liegt hinten neben dem After, aber bei *Oncidium multinotatum* ein Stück vor ihr, was wohl nicht mit Plate als Verschiebung, sondern umgekehrt als primitiver Zustand aufzufassen ist.

In der Zwitterdrüse, die stets am Hinterende liegt, entstehen die Eier mehr an der äußeren, das Sperma mehr an der inneren Hälfte, ein Zustand, der wohl durch das Herausdrängen der wachsenden Ovula bedingt wird. Die Acini gruppieren sich zu einer Anzahl Lappen, mit meist engen Ausführgängen, die dann zum erweiterten, „drüsigen“ und geknäuelten Zwittergange zusammentreten. Bisweilen greift seine Struktur bereits auf die noch getrennten Gänge über. Bei *Oncidina australis* kommt nach Plate eine völlige Halbierung zustande, indem je 4 Lappen mit kürzeren Ausführgängen zusammentreten zu einem Sammelgang, die beiden Sammelgänge verbinden sich erst nach langem, geschlängeltem Verlaufe zum einfachen Zwittergang. Der Zwittergang, wieder verengt, nimmt schließlich eine verschieden große, oft auffallend stattliche Befruchtungstasche (*Vesicula seminalis*) auf, die bisweilen durch eine einfache Verdickung vertreten wird. Die Funktion ist wohl zweifelhaft. Sie dient vermutlich als Befruchtungstasche, mag das Sperma von einem fremden Individuum stammen oder nicht. Als *Vesicula* würde der erweiterte Zwittergang funktionieren.

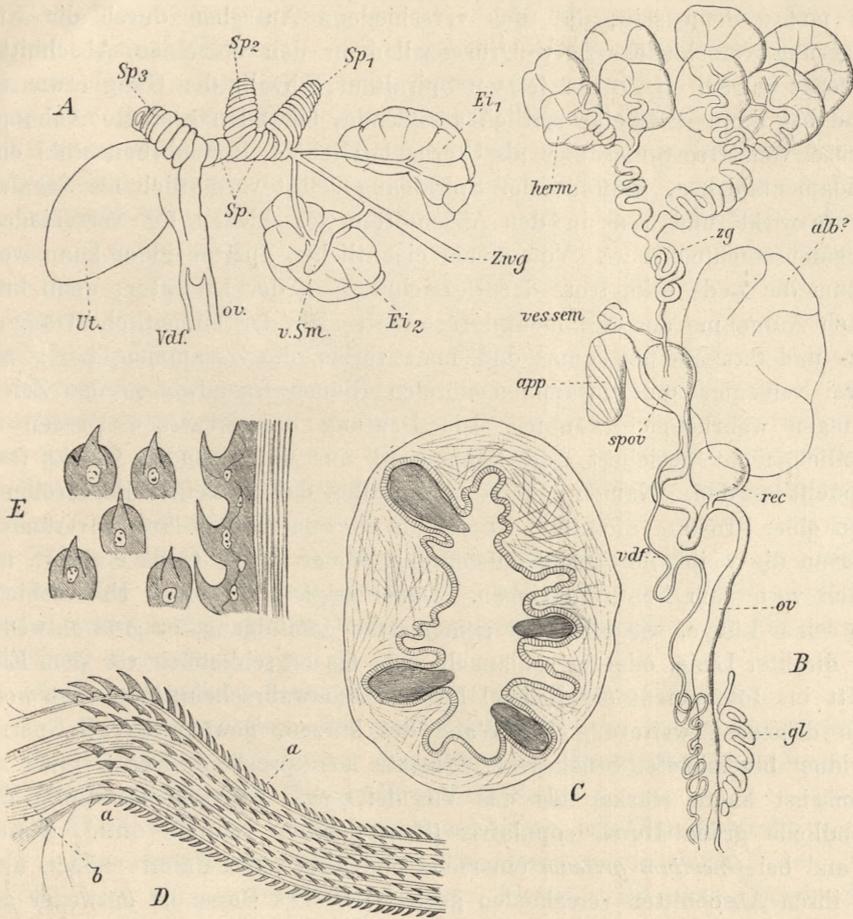
Der nun folgende Gang, der anfangs noch eng bleibt, wird bald als Spiralgang, bald als Spermoviduct bezeichnet. Er nimmt zunächst die beiden Eiweißdrüsen auf, zwei gleichgebaute, sekundär und tertiär gelappte Organe.

Der weitere Bau zerlegt die Familie in zwei anscheinend scharf getrennte Gruppen, die eine umfaßt die *Oncidiella*-Arten, die andere die übrigen.

Oncidiella celtica hat nach Joyeux-Laffuie einen dicken Spermoviduct mit einem unpaaren, spiral gedrehten Anhang, der möglicherweise nur ein aufgeknäuelter Teil ist (s. u.) Für *Oncidiella maculata* zeichnet ihn Plate als einfachen Sack. Bei den anderen Arten zerlegt v. Wissel den Komplex weiter und findet außer den paarigen Eiweißdrüsen noch zwei ebenfalls symmetrisch geordnete Spermoviductdrüsen, die den Eiweißdrüsen gegenüber einmünden, und dazu noch eine breite, zwihschenklige Anhangs- oder Appendixdrüse, die sich quer über die vorigen hinweglegt. Der Spermoviduct bleibt ziemlich eng. Die viel-lappigen Eiweißdrüsen münden durch enge Kanäle, die Spermoviductdrüsen münden weit und sind wenig gelappt, die Anhangsdrüse hat einfache Wände. Dem entspricht der histologische Bau. Die Drüsen

bestehen durchweg aus Drüsen- und Stützzellen, aber nur in der Anhangsdrüse bilden sie eine gleichmäßige Epithelschicht, während sie sich

Fig. 167.



Genitalorgane von Oncidiiden. *A* Oberer Teil der Genitalien von *Oncidium Meriarkii*. *B* Zwitterorgane von *Oncidina australis*. *C* Querschnitt durch den Penis von *Oncidiella reticulata* mit den Kalkabscheidungen. *D* Hinterer Abschnitt des ausgestülpten Penis von *Oncidium verruculatum*. *E* Zähne aus der vorderen Hälfte des Penis von *Oncidium transiferma*. *a* Zähne. *b* Muskeln. *alb* Eiweißdrüse. *app* Appendix (Spiralgang). *Ei* Eiweißdrüse. *gl* Weibliche Anhangsdrüse. *herm* Zwitterdrüse. *ov* Eileiter. *rec* Bursa copulatrix. *Sp* Spiralgang. *spov* Spermoviduct. *Ut* Uterus. *vdf* Vas deferens. *ves sem*, *v.Sm* Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche. *zg*, *Zwg* Zwittergang. *A* nach Stantschinsky. *B—E* nach Plate.

in den übrigen zu mehreren Schichten drängen. Nur der Spermoviduct wimpert.

Die anderen Gattungen haben nach dem Eintritt der Eiweißdrüsen einen langen, nur wenig verdickten, einheitlichen Genitalgang, der seine

Länge durch Zusammenknabeln verkürzt. Die früheren Autoren dachten an spiralig gedrehte Anhänge, aber Stantschinsky zeigte, daß nur der Gang selbst durch zwei- oder dreifache Knebelung scheinbar ebensoviele Anhangsdrüsen vortäuscht. Damit wird auch Plates Annahme hinfällig; es müßte denn sein, daß das verschiedene Aussehen durch die Einlagerung verschiedenartiger Drüsenzellen in den einzelnen Abschnitten erzeugt würde. Nach der letzten Spiraltour schwillt der Gang etwas an, und hat dann noch eine seitlich ansitzende, bisweilen gestielte Anhangsdrüse, von Stantschinsky als Uterus bezeichnet, in Wahrheit wohl eine Nidamentaldrüse, während der Spiralgang selbst vermutlich als Schalendrüse wirkt, und zwar in den Abschnitten verschieden für verschiedene Schalenschichten (s. u.). Von einem eigentlichen Spermoviduct kann wohl kaum die Rede sein, trotz der Bezeichnung in der Literatur; denn kurz nach Aufnahme der Nidamentaldrüse teilt sich der einheitliche Gang in Ei- und Samenleiter, ohne daß man vorher die Zusammensetzung aus zwei verschiedenen, zusammengelöteten Rinnen irgendwo an den Zeichnungen wahrnehmen könnte. Die Deutung der einzelnen Drüsen ist freilich nicht gesichert und kann wohl nur am lebenden Objekt festgestellt werden. Namentlich ist es auffällig, daß in keiner Beschreibung von einer Prostata die Rede ist. Denn der Samenleiter läuft unverändert bis an die weibliche Geschlechtsöffnung, wo er in die Cutis einbiegt, um nach vorn zum Penis zu ziehen. Dabei zeigt er dieselben Unterschiede in seiner Länge, wie oben der gemeinsame Genitalgang, er geht entweder in direkter Linie, oder er schlängelt sich, bis er schließlich vor dem Eintritt ins Integument ein Knäuel bildet. Am wahrscheinlichsten ist wohl die drüsige Erweiterung der Wand des kurzen, gewöhnlich als Spermoviduct bezeichneten Stückes als Prostata anzusprechen. Der Oviduct ist zunächst kaum stärker als das Vas deferens. Er trägt durchweg die rundliche große Bursa copulatrix (Receptaculum seminis autt.), dessen Wand bei *Oncidium griseum* einerseits eine sehr zarte Calotte bildet, also in ihren Abschnitten verschieden gebaut ist. Die Bursa ist entweder gestielt oder sitzend und findet sich in stark wechselnder Entfernung vom Genitalporus. Im ersteren Fall pflegt der distale Teil des Eileiters anzuschwellen und muß dann als Vagina gelten. Bei *Oncidium fungiforme* mit sitzender Bursa behält der Oviduct seinen geringen Durchmesser und bildet eine Schlinge, die durch radiär angeordnete Muskeln am Boden der Leibeshöhle angeheftet ist. Stantschinsky meint, daß die Einrichtung wohl zum Hereinbefördern des Samens bei der Copula diene; in der Tat können die Muskeln durch Erweiterung des Eileiterlumens saugend wirken. Ein Verbindungsgang zwischen Bursa oder Bursagang zu anderen Teilen der Geschlechtswege, den Semper zu finden meinte, fehlt, und damit werden v. Iherings Spekulationen über triale Anlage hinfällig. *Oncidina* und *Oncidiella* allerdings haben nahe am Genitalporus eine schlauchförmige, gewundene Oviductdrüse, gewöhnlich als eine selb-

ständige Erwerbung betrachtet, bald gegenüber dem Bursagange, bald weit unterhalb von ihm. Ob dieser Schlauch vielleicht den Rest irgend einer früheren Verbindung darstellt, muß die Entwicklungsgeschichte entscheiden.

Der Samenleiter verliert, soweit er im Integument verläuft, die Wimpern seines Epithels, wird eng und bewirkt die Fortleitung des Spermas durch seine verstärkte Ringmuskulatur (1029). Vorn, nachdem er an der Basis des Penis wieder in die Leibeshöhle übergetreten ist, entfaltet er wieder eine große Mannigfaltigkeit in bezug auf Kürze und Aufknäuelung, bis er zugleich mit der Insertion des Retractors in das proximale Ende des Penis übergeht. Die Penis- oder Pfeildrüse bleibt, soweit vorhanden, stets ein ungeteilter Schlauch von verschiedener Länge. Aber die Ausstattung ihrer Wand mit ejaculatorischer Muskulatur und die Ausrüstung der Mündungspapille mit einem erhärteten, durchbohrten Stachel schaffen mit entsprechenden Variationen des Penis einen ungemainen Reichtum spezifischer Merkmale, den zuerst Semper am schärfsten taxonomisch verwertete. Die Variationen des Penis beruhen zum großen Teil auf seiner Ausstattung mit erhärtetem „Chondroidgewebe“, das teils in der Wandung der Scheide, teils in der Glans vorhanden ist und ebenso die als Reizorgane wirkenden Zähne aufbaut. Die Zähne gehören dem vorderen Penisscheidenabschnitt an, den man wie bei den Limnaeen als großen Penisschlauch bezeichnen könnte. Plate unterscheidet danach unter geringer Modifikation von Sempers Einteilung folgende Gruppen:

A. Der männliche Porus nach innen vom rechten Tentakel:

Oncidium und *Oncis*, die nach Stantschinsky so eng zusammengehören, daß sie nur den Wert von Untergattungen haben.

I. Mit Pfeildrüse und Chondroidrohr im Penis.

1. Penis vorn mit Chondroidzähnen, hinten mit Chondroidrohr.

Eine Anzahl *Oncidium*-Arten, dazu *Oncis montana* und *glabra*.

2. Penis vorn mit Chondroidzähnen, hinten weich ohne Chondroidelemente.

Eine Anzahl *Oncidium*-Arten.

3. Penis vorn glatt, ungezähnt, hinten mit Chondroidrohr.

Oncidium Amboinae.

II. Mit Pfeildrüse, ohne Chondroidrohr.

Eine Anzahl *Oncidium*-Arten.

III. Ohne Pfeildrüse, mit Chondroidelementen.

1. Nur mit Chondroidzähnen.

Oncidium graniferum.

2. Vorn mit Chondroidzähnen, hinten mit Chondroidrohr.

Oncidium luteum. Eine Anzahl *Oncis*-Arten.

3. Vorn ohne Zähne, hinten mit Chondroidrohr.

Oncis-Arten.

4. Ohne Zähne, ohne Chondroidrohr, aber mit harter Glans.
Oncidium cinereum.
- IV. Ohne Pfeildrüse und ohne Chondroidelemente.
Eine Anzahl *Oncidium*-Arten.
B. Der männliche Penis nach außen vom rechten Tentakel:
Peronina. Oncidina. Oncidiella.
- V. Mit Pfeildrüse, Chondroidzähnen und Chondroidrohr.
Peronina.
- VI. Ohne Pfeildrüse, aber mit Chondroidzähnen und Chondroidrohr.
Oncidina australis.
- VII. Ohne Pfeildrüse und ohne Chondroidrohr.
Alle *Oncidiella*-Arten.

Stantschinsky macht darauf aufmerksam, daß in den Genitalien, wie in den übrigen Organen, Übergangsformen durchweg nicht an der Meeresküste leben, sondern dem Lande angehören, nämlich *Oncis montana*, *Oncidium aberrans*, *Steenstrupi* und *typhae*. So ist *Oncis montana* die einzige Art innerhalb des Genus, welche eine Pfeildrüse besitzt.

Von Einzelheiten etwa folgendes.

Der Penis wechselt in der Länge von wenigen Millimetern bis weit über Körperlänge. Entsprechend schwankt seine Ausdehnung in der Leibeshöhle und der Ursprung seines Retractors, der etwa 4 Stufen erkennen läßt, vorn seitlich — von der Höhe des Pericards — vom Hinterende der Leibeshöhle — von der linken Körperseite. Die letzte auffallende Modifikation bei *Oncidium nangkauriense* besteht darin, daß links am Boden ein Kanal gebildet wird, der sich hinten in die Leibeshöhle öffnet und vorn blind schließt. Im Blindende entspringt der nach rückwärts gerichtete Retractor, von hinten her dringt der Penis ein mit dem Vas deferens, das wie gewöhnlich an der Insertion des Retractors in den Penis übergeht.

Das Chondroidgewebe besteht aus Bindegewebszellen mit reduziertem Plasma, aber verdickter Wand. Eine Differenz kommt dadurch zustande, daß die Wände benachbarter Zellen miteinander lückenlos verschmelzen oder getrennt bleiben. Die Häufung der Zellen zu verschiedenen Lagen in verschiedenen Abschnitten bedingt spezifischen Habitus. Bei *Oncidium Simrothi* bleibt der Penis auf einfachster Stufe, ohne Chondroidelemente, dafür innen wimpernd und mit phiolenförmigen Drüsenzellen. Die Zähne, an Form und Größe wechselnd, bestehen aus einer oder mehreren abgeplatteten Chondroidzellen hintereinander in säulenförmiger Anordnung. Doch kann auch die Cuticularisierung so weit fortschreiten, daß in einer gleichmäßigen Cuticula nur vereinzelte Zellen liegen oder Nester von solchen. Dann scheint das Epithel zu schwinden. Den ausgestülpten Penisschlauch bedecken die Zähne mit nach hinten gerichteten Spitzen. Bei den *Oncidiellen*, wo die Chondroidelemente fehlen, wird nach innen in das Lumen des Rohres nach Joyeux-Laffuies Nachweis harnsaurer

Kalk abgeschieden, unter dem Mikroskop bald schwarz, bald glasig-dicht erscheinend. Er sitzt in saugnapfartigen Gruben (Semper). Nach dem französischen Autor wird er bei der Ausstülpung abgeworfen, nach Plate haftet er fest und vertritt die Stelle der Zähne als Reizapparate. Die Abscheidung scheint erst mit der Geschlechtsreife einzutreten. Eine Glans kann auf doppelte Weise an dem ausgestülpten Penis zustande kommen; entweder sitzt im Innern vor der Mündung des Samenleiters seitlich eine undurchbohrte Penispapille von verschiedener Form und Ausstattung mit Chondroidgewebe, bisweilen selbst an der Spitze schwach verzweigt, oder der Penis trägt an der Stelle, bis zu der die Ausstülpung geht, ein kurzes seitliches blindes Divertikel, das bei der Erektion eine Anschwellung an der Spitze bildet.

Die Penis- oder Pfeildrüse fehlt wohl nur bei den Oncidiellen von Anfang an. Bei den übrigen deutet wohl das sporadische Fehlen auf nachträglichen Verlust. Namentlich ist in dieser Hinsicht die am strengsten terrestrische *Oncis montana* maßgebend, da sie allein von der Gattung die Drüse besitzt. Die Drüse ist meist ein langer, zylindrischer Schlauch, oft von vielfacher Körperlänge, daher entsprechend zusammengeknäuel. Ihre Umwandlung gegen die Mündung läßt verschiedene Kategorien aufstellen. Entweder reicht der Schlauch unverändert bis vorn, wo er mit einer Papille in eine ausstülpbare kurze Pfeildrüsenscheide übergeht, an der Plate gelegentlich einen Retractor zeichnet, oder der Schlauch verjüngt sich, um dann wieder einen spindelförmigen Muskelbelag zu erhalten. Die Muskelspindel dient natürlich zur Ejaculation. Die Papille, mit der die Drüse in die Scheide mündet, bleibt nur bei *Oncis montana*, d. h. auf ursprünglichster Stufe, einfach fleischig. In allen übrigen Fällen trägt sie einen durchbohrten „Penisdrüsenstachel“ oder Liebespfeil, durch den sich das Secret ergießt. Er ist von sehr verschiedener Länge und Form, gerade oder gekrümmt, an der Spitze geöffnet oder mit einer Verlängerung oberhalb der Mündung, glatt oder mit nach vorn gerichteten Zähnen bewehrt. Sie machen es wohl unwahrscheinlich, daß er, wie Plate meint, mit dem Penis in die Vulva eindringt. Wahrscheinlich bildet er das wesentliche Reizorgan, während die Peniszähne ihrer Richtung nach mehr als Haftapparat wirken mögen. Der Pfeil besteht aus einer äußeren und einer inneren Cuticula, die, ähnlich wie manche Peniszähne (s. o.), einzelne Zellen einschließen, oft noch mit Ausläufern wie Knochenkörperchen. Zwischen der äußeren und inneren Cuticula bleibt eine Matrix, in der sich nur noch vereinzelt Epithelreste nachweisen lassen. Nur bei *Peronina* dringen auch Muskelfasern von der fleischigen Papille her bis in die Spitze vor.

Noch mag bemerkt werden, daß die Länge der Pfeildrüse ganz unabhängig ist von der des Penis, sie kann mehr als das Zwölfwache ausmachen, wie denn überhaupt die auffälligen Verlängerungen der Drüse, des Penis, des Samenleiters und des Oviducts mit ihren Aufknäuelungen

in gar keiner Correlation zu stehen scheinen. Von Interesse ist der Fall von Hemmungsbildung, den Plate an einem *Oncidium palaense* beobachtete. Hier fehlte der Penis mit dem distalen Teil des Samenleiters, der in der Leibeshöhle liegt. Das Vas deferens verlief aber im Integument soweit als außen die Samenrinne, d. h. bis vorn, wo es blind endete. Man hat damit eine Bestimmung, wie weit der Penis als unabhängige Erwerbung zu rechnen ist.

Die Vaginuliden (XXVIII. 1—15).

Als Autoren kommen namentlich Semper, Simroth, Plate, Keller in Betracht.

Die Lage der Geschlechtsöffnungen s. o. Der weibliche Porus, in der Regel an den Eintritt des Enddarmes in den Mantel gebunden, entfernt sich nur bei manchen Südamerikanern um einen mäßigen Betrag von der betreffenden Stelle. Die wesentlichste Differenz gegenüber den Oncidiiden liegt wohl in der durchgeführten starken Trennung der Genitalwege, die bis über den Eintritt der Eiweißdrüse hinaus gegen den Zwittergang verlegt ist, sodann in der unpaaren Eiweißdrüse und in der sekundären Verbindung der Bursa mit dem Samenleiter. Alles übrige scheint erst in zweiter Linie aus diesen Faktoren sich zu ergeben, die Ausbildung der Prostata usw.

Die Zwitterdrüse liegt in der Hinterleber, meines Wissens stets unpigmentiert. Die einzelnen Acini sind gut getrennt und gleich groß — ein Muster einer acinösen Drüse. Der Zwittergang, von wechselnder Länge, Weite und Schlingelung, trägt unten eine kleine Befruchtungstasche (*Vesicula seminalis* autt.), verzüngt sich stark und spaltet sich alsbald, ohne weiter einen Spermoviduct zu bilden, in die beiden Wege. Der weibliche nimmt nach ganz kurzem Verlauf, wo er noch ebenso fein bleibt, die Eiweißdrüse auf, die, bei jüngeren Reifestadien aus vielen einzelnen flachen Lappen aufgebaut, nachher als kompaktes Organ die linke Seite der hinteren Leibeshöhle ausfüllt, schwillt dann drüsigen an, schlägt einen Kreis auf der Eiweißdrüse und knebelt sich dann zu einem typischen Spiralgang auf, der die linke Seite der vorderen Leibeshöhle einnimmt und gewöhnlich als Uterus bezeichnet wird, als welcher er in der Tat bei *Vaginula zootoca* dient. Seine drüsigen Wände, in Wasser quellend, dienen als Schleim- oder Nidamentaldrüse. Bei der weiblichen Reife, die der männlichen folgt, schwillt zuerst der proximale Schenkel an, während der distale, der mehr in der Achse der Schraube liegt, erst zuletzt in Funktion tritt. Nachdem er die Knebelungsstelle verlassen hat, zieht er als gerader einfacher Oviduct zum weiblichen Porus. Kurz vorher nimmt er den Gang der Bursa auf, auf dessen weitere Verbindung wir gleich zurückkommen. Die Bursa ist meist kuglig mit einem verschieden langen Gange. Der Samenleiter trägt bald nach seiner Abzweigung eine derbe Prostata, als einen Sack von verschiedenem

Umriß, sitzend oder kurz gestielt, dickwandig, mit labyrinthischem Lumen, wie es scheint, mit außerordentlich zahlreichen feinen Drüsenschläuchen, die in den Hohlraum ihr Secret ergießen. Ehe er neben dem weiblichen Porus in das Integument eintritt, spaltet er sich und schickt den einen Zweig („Canalis receptaculo-deferentinus“ Plate) zur Bursa, mit der er sich in ganz verschiedener Weise verbindet. Bald tritt er von oben her in ihren Fundus, gerade oder geschlängelt, bisweilen mit einer Erweiterung beim Eintritt, bald läuft er von unten her herauf, um in den zipfelig ausgezogenen Fundus zu münden, bald biegt er in eine seitliche Aussackung des Ganges ein, die dickwandig und innen mit Wülsten ausgestattet ist, bald in den kuglig erweiterten Bursagang, bald endlich verbindet er sich mit dem untersten Ende eines gewöhnlichen zylindrischen Bursaganges. Nur bei der abessinischen Gruppe scheint der Verbindungsgang zu fehlen.

Nachdem das Vas deferens vorn die Cutis wieder verlassen hat, setzen die Copulationswerkzeuge mit einem ähnlichen Reichtum von Variationen ein. Der Penis scheint nur in einem Falle, bei *Vaginulopsis*, ohne Pfeildrüse zu sein. Sonst ist sie stets vorhanden, und zwar fast ausnahmslos unter Vervielfältigung der engen, zylindrischen Drüsenschläuche, die durch scharfe Konturen ausgezeichnet sind. Wo nur ein Schlauch da ist, erhielt er unregelmäßig dünne Wände, und es scheint Degeneration des Gewebes mit Verklebung vorzuliegen. Die Anzahl der Schläuche steigt bis auf 30 und mehr. Sie können von verschiedener Länge sein, durch einander oder in Gruppen gesondert, und knäueln sich verschiedentlich zusammen, über oder unter dem Pharynx; bisweilen sind sie gegabelt. Wenn aber Keller den Zusammenfluß ihrer Ausführwege zu einem einzigen angibt, der auf der fleischigen Pfeilpapille münden soll, so finde ich umgekehrt, daß wenigstens eine Anzahl Gänge zusammen bis zur Spitze ziehen, wo sie, stark verschmälert, unmittelbar nebeneinander münden. Ob Kellers Angabe, wonach die Zahl der Schläuche mit der Entwicklung zunimmt, über *V. Gayi* hinaus Geltung hat, muß wohl dahingestellt bleiben. Ich fand den Numerus ziemlich konstant, allerdings die Schläuche anfangs kurz. Die fleischige Pfeilpapille, die in ihre Scheide oder den Pfeilsack hineinragt, wechselt in mäßigen Grenzen, bald schlanker, bald gedrungen, bald die Spitze schwach fernrohrartig eingezogen. Bewaffnung mit Cuticularbildungen fehlt. Eine besondere Komplikation erhält der Drüsenapparat namentlich bei einer sudanesisch-abessinischen Gruppe, welche sich an die *V. pleuroprocta* von Martens von der Guineaküste anschließt, indem sich zwischen die Pfeilpapille und die Schläuche ein elliptischer Körper einschaltet, in dessen hintern Pol die Schläuche eng gedrängt einmünden. Die Spindel besteht aus derber Muskulatur, vorwiegend von Ringfasern. Eine ähnliche Form findet sich bei einer südamerikanischen Gruppe. Hier zeigt sich aber, daß der Körper selbst nur aus den distalen Enden der

nach dem Eintritt wieder erweiterten Schläuche besteht, die in einer mesenchymatösen Muskelbindegewebshülle stecken von mäßiger Dicke, unter teils geschlängelter, teils spiraligem Verlaufe. Die Bedeutung dieser Pfeildrüsenpindel ist noch dunkel. Gelegentlich findet man das Secret im Pfeilsack in Gestalt einer geronnenen Masse, die aus lauter zusammengewirrenen Strähnen besteht und oberflächlich etwa den Anblick einer Großhirnhemisphäre gewährt. Daß der Drüsenapparat in erster Linie den Wert eines Reizorgans hat, dürfte aus der Lage des relativ großen Penisganglions hervorgehen, das immer der Pfeildrüse anliegt, etwa an der Wurzel der Papille. Ihm gegenüber faßt gewöhnlich ein einfacher, auch wohl gespaltener Retractor an, der aber nur ein Zweig des Penisretractors ist. Daraus dürfte folgen, daß Pfeilpapille und Penis zusammen hervorgestreckt werden, wiewohl ich aus dem rechten Winkel der Drüsenpalte nie mehr als die Glans hervortreten sah, außer bei der *V. pleuroprocta*, welche in ihrer Muskelspindel (s. o.) einen besonders ausgebildeten Ejaculationsapparat besitzt.

Das Vas deferens knäuelte sich stets, wenn auch nicht ganz so stark auf wie bei den Oncidiiden. Dann tritt es von hinten in den Penis, bzw. die Penisscheide ein. Die Größenverhältnisse schwanken beträchtlich, das Organ kann weit kleiner sein als der Pfeilsack oder ihn um ein Mehrfaches übertreffen, bald schlank, bald keulenförmig. Dementsprechend entspringt der Penisretractor ganz vorn oder weiter hinten, im äußersten Falle noch etwas hinter dem weiblichen Porus am Boden der Leibeshöhle. Dazu kommt vorn auf der Außenseite ein Protractor. Bisweilen, bei ganz kurzem Penis, verschmelzen Penis-, Pro- und Retractor mit dem rechten Fühlermuskel zu einer einheitlichen Masse. Charakteristisch ist, daß stets als eigentliches Begattungswerkzeug eine Glans vorhanden ist, die vom Samenleiter teilweise oder in ganzer Länge durchbohrt wird. Die hintere Partie dieses eigentlichen Penis kann mit der Scheide auf eine gewisse Distanz verbunden sein, so daß ein hinterer Penisschlauch von einem vorderen zu unterscheiden ist. Meist wird aber, namentlich bei der Keulenform der ganze Penis nach außen vorgestreckt. Bei manchen Arten schlängelt sich der Samenleiter in dichten Windungen innerhalb des Penis, der dann meist keulenförmig entwickelt ist, aber wohl zu größerer Länge schlank ausgestreckt werden kann. Die keulenförmige Rute gehört daher wohl eigentlich zu den zylindrischen. Je nachdem die Öffnung des Vas deferens apical oder lateral liegt, hatte ich *Acrocaulier* und *Pleurocaulier* unterschieden. Je weiter indes die Kenntnis vordringt, um so mehr gehen beide Gruppen ineinander über, indem sich die Öffnung vom Grunde bis zur Spitze verschiebt. Eine wohl umschriebene Abteilung bilden dagegen die neotropischen *Phyllocaulier*, deren gedrungener Penis vom Grunde her einseitig von einem Muskelblatt wie von einer Spatha umhüllt wird.

Die Gestalt des Penis wechselt ebenso wie die Größe. Der Wurmform von mehr als halber Körperlänge stehen ganz kurze gekniete und

geknickte Röhren gegenüber, andere sind pfriemen-, helm-, spatelförmig, dreikantig prismatisch, teleskopartig u. dergl. m. Dazu kommen allerlei Anschwellungen, eine unterhalb der Spitze herumlaufende Kante, verschieden gestaltige Erweiterung der Spitze u. s. f. Dazu tritt mancherlei Reliefbildung auf der Oberfläche, ein Besatz mit Zähnen an den Prismenkanten oder auf deren Flächen ganz oder teilweise ringsherumlaufende feine Cuticularrillen, deren scharfe Ränder nach hinten sehen, unregelmäßige Blätter und Dornen. Eigenartig ist bei der abessinischen Gruppe die Auflösung der Helmspitze in ein dichtes Büschel feinsten, schlanker Keulen, die wohl Tastpapillen darstellen. Bei einigen Arten stehen sie rings um die subapicale Mündung. Chondroidelemente scheinen im Penis zu fehlen. Auch die vorspringenden Leisten und Gesimse sind nur von Muskulatur ausgefüllt, allerdings in der Anordnung, die bei den Oncidien, bei *Ancylus* usw. die Chondroidzellen einnehmen würden. Kleine Penes zeigen auf Schnitten eine so dichte, gleichmäßige Muskulatur, daß beträchtliche Schwellung bei Erection kaum angenommen werden kann, da auch der Lacunenraum um den Samenleiter ziemlich eng bleibt.

Die Schnecken sind eierlegend, zum mindesten aber ist eine Art von Kamerun vivipar.

Noch will es leider nicht gelingen, die große Menge der Variationen in ein natürliches System zu ordnen.

Die Rathouisiiden.

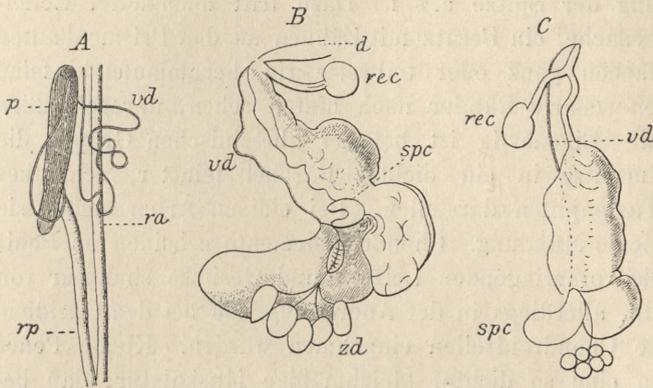
Die Untersuchungen von *Atopos* sind leider nicht bis zu voller Klarheit durchgeführt. Ich habe mich auf meine eigenen Angaben und die von Collinge (1342) zu beschränken, welche in wesentlichen Punkten differieren.

Die weibliche Öffnung liegt so nahe bei der männlichen, daß der Samenleiter nur auf eine ganz kurze Strecke im Integument verlaufen dürfte. Die Zwitterdrüse setzt sich aus getrennten Lappen zusammen, jeder natürlich mit vielen Acini. Weiterhin machten die Organe mehr den Eindruck von einem Stylommatophoren mit Spermoviduct, Oviduct und Vagina. Wenn sich auch bei einer Art der Samenleiter bereits hoch oben loslöste, so bildete doch der Uterus keinen Spiralgang. Die kuglige Bursa saß entweder an der weiblichen Öffnung oder weiter oben am Oviduct, ohne Verbindungsgang mit dem Vas deferens. Dieses schlängelte sich nach dem Durchtritt durch das Integument beträchtlich, ehe es in den Penis eintrat. Die Prostata, die als Sack ausgebildet erschien, erinnerte sehr an Vaginula.

Bei dem riesigen *Atopos maximus* zeichnet Collinge Ei- und Samenleiter nach Art eines Spermoviducts vereinigt, wobei er den weiten weiblichen Teil als Eiweißdrüse bezeichnet. Er sagt aber nicht, daß die Prostata sich nachher als Vas deferens ablöst. Dagegen läßt er dieses in einfachem, nicht geschlängeltem Verlaufe am Penis hinaufziehen, mit

dem es sich zugleich mit dem Retractor verbindet. Sehr charakteristisch ist die Verbindung des Penis mit der rechten Simrothschen oder Lip-

Fig. 168.



Genitalorgane von *Atopos*. A u. B A. Semperi. C A. Leuckarti. A Penis. B und C die Zwitterorgane. d Enddarm. p Penis. ra Rechter Fühlerretractor. rec Bursa copulatrix. rp Penisretractor. spc Befruchtungstasche (Vesicula seminalis). vd Samenleiter. zd Zwitterdrüse. Nach Simroth.

pendrüse (Textfig. 166). Läßt man in der Zeichnung die linke weg, so erscheint die rechte ohne weiteres als die Pfeildrüse der Oncidiiden. Es versteht sich von selbst, daß die Drüsen hier noch in irgendwelcher Beziehung zur Beute stehen, nicht aber im Dienste der Fortpflanzung. Solche

würden hier schon deshalb wegfallen, weil die Schnecken Raubtiere sind (s. u.).

Übersicht.

Es bleibt unklar, inwieweit die Vereinfachungen der Zwitterwege der Rathousiiden ursprünglich sind oder auf Reduktion bei der Raublungenschnecke beruhen. Jedenfalls schließt sich die Gruppe am meisten an die Vaginuliden an, wenn man vom Verbindungsgang absieht. Die Oncidiiden stimmen in diesem Mangel mit *Atopos* überein, ihre Besonderheit liegt in der doppelten Eiweißdrüse und in der späten Trennung des einheitlichen Genitalschlauches oder Spiralganges in Ei- und Samenleiter. Charakteristisch für die Vaginuliden ist die Vervielfältigung der Pfeildrüse, die bei den Oncidiiden einfach bleibt, dafür aber häufig die Papille zu einem harten, durchbohrten Pfeil umwandelt. Der Penis der Oncidiiden zeigt in der Bewaffnung, der der Vaginuliden im Wechsel der Gestalt ein Übergewicht.

c) Die Styломmatophoren.

Bei ihnen ist weitere Gliederung selbstverständlich, so wenig sich Sicherheit erreichen läßt.

1. Die Janelliden und Verwandten.

Nehmen wir bei der Unsicherheit der Abgrenzung zu den echten Janelliden wenigstens noch *Hyalimax*, vielleicht auch *Succinea* hinzu, so haben wir bei letzterer den gewöhnlichen langen Spermoviduct, an dem

höchstens die Prostata bei der Ablösung des Samenleiters diesen noch als selbständige Drüse auf eine kurze Strecke begleitet. Je weiter die Nacktschneckenbildung vorschreitet, um so stärker scheint die Trennung der Geschlechtswege durchzugreifen, so unsicher auch die Angaben der Literatur lauten. Eine Befruchtungskammer als Doppelblindsäckchen (Vesicula seminalis) wies zuerst v. Ihering bei *Succinea* nach, aber auch deren Existenz ist nicht überall sicher. Jacobi nimmt bei der japanischen *Succinea horticola* das kleine Coecum, mit welchem der Spermooviduct beginnt, als Befruchtungstasche und die beiden Säckchen daneben als Vesiculae seminales. Die Arbeiten von Fischer, Macdonald, Keferstein, Bergh, Suter, Hutton, Hedley, Collinge, Plate, Pfeiffer, Glamann und mir haben zwar allmählich immer mehr geklärt, doch bleibt noch manches, namentlich in bezug auf Anhangsdrüsen, unsicher genug. Im einzelnen herrschen sicher viele Besonderheiten. Spermatothoren scheinen nicht gebildet zu werden.

Hyalimax (XXIX. 1—4).

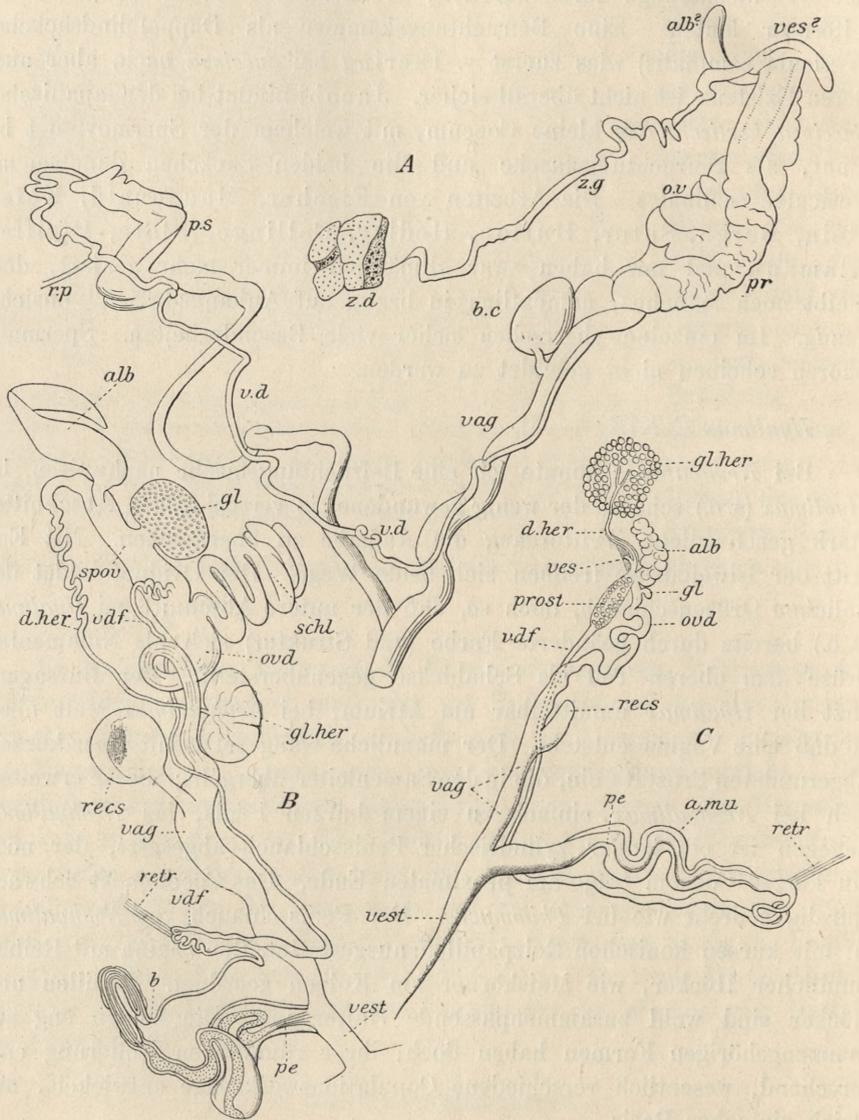
Bei *Neohyalimax* konnte ich eine Befruchtungstasche nachweisen, bei *Hyalimax* (s. o.) scheint der wenig gewundene, in verschiedenen Abschnitten stark geschwollene Zwittergang die Aufgabe zu übernehmen. Mit Eintritt der Eiweißdrüse trennen sich beide Wege. Der Oviduct bildet den üblichen Drüsenschlauch, doch so, daß der untere Abschnitt bei *Hyalimax* (s. o.) bereits durch geänderte Farbe (und Struktur) sich als Nidamentaldrüse dem oberen Teil als Schaldrüse gegenüberstellt. Der Bursengang sitzt bei *Hyalimax* unmittelbar am Atrium, bei *Neohyalimax* weit oben, so daß eine Vagina entsteht. Der männliche Gang setzt mit einer kurzen, abgerundeten Prostata ein, die in den Samenleiter übergeht; dieser erweitert sich bei *Neohyalimax* einfach zu einem kurzen Penis, bei *Neohyalimax* dagegen ist ein langer zylindrischer Penisschlauch abgesetzt, der noch ein kurzes Coecum trägt am proximalen Ende. Das Coecum ist schwach spiralig gedreht wie bei *Philomycus*. Der Penisschlauch von *Neohyalimax* ist mit kurzen konischen Reizpapillen ausgestattet, die Vagina mit Reihen rundlicher Höcker, wie Maiskörner am Kolben geordnet. Papillen und Höcker sind wohl zusammenpassende Haftorgane. Die beiden eng zusammengehörigen Formen haben doch, ihrer räumlichen Isolierung entsprechend, wesentlich verschiedene Copulationswerkzeuge entwickelt, auf gleich einfacher Basis.

Die Janelliden (XXIX. 5—9).

haben zunächst in der Lage der Zwitterdrüse eine Eigenheit, insofern als sie sich nicht hinter dem Magen in der Leber verbirgt, sondern die Stelle vor dem Intestinalsack einnimmt. Im übrigen findet sich innerhalb der einzelnen Genera die scheinbar prinzipielle Differenz zwischen einem typischen, langen Spermooviduct ohne gesonderte Drüsen und fast völliger

Trennung der Leitungswege mit sekundären Drüsenanhängen. Plate nimmt den ersten Modus als den primitiven. Zum mindesten ist er der

Fig. 169.



Geschlechtswerkzeuge von Janelliden. *A Aneitea*. *B Janella Schauinslandi*. *C Aneitella Berghi*. alb Eiweißdrüse. a.mu Äußere Muskelhülle. b Beginn der Penisscheide. b.c Bursa copulatrix. d.her Zwittergang. gl Drüse. gl.her Zwitterdrüse. ov und ovd Oviduct. pe Penis. pr Prostata. p.s Penisscheide. recs Bursa copulatrix. retr und r.p Penisretractor. schl Schleimdrüse. spou Spermoviduct. vag Vagina. vd und vdf Vas deferens. ves Vesicula seminalis (Befruchtungstasche). vest Vestibulum oder Atrium genitale. zd Zwitterdrüse. zg Zwittergang.

A nach Hedley. B und C nach Plate.

bei den Stylommatophoren verbreitete. Vielleicht läßt sich der Zusammenhang noch bei Formen erkennen, bei denen der Oviduct und das mit der Prostata besetzte Vas deferens im unteren Teil so fest zusammenhängen, daß ihre Natur als Röhren, nicht Rinnen, nur an Schnitten festgestellt werden kann.

Die Unterschiede beginnen bereits bei der Zwitterdrüse, insofern sie bald einheitlich ist, bald in mehrere Lappen zerfällt und der Zwittergang entsprechend entspringt. Im allgemeinen wird ihm eine Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche abgesprochen; wenigstens erklärte Plate die älteren Angaben als eine einfache, unbedeutende Anschwellung, und die minimale Blase, die er von *Aneitella Berghi* beschreibt, stammt von einem unreifen Tier. Der Zwittergang verengert sich in seinem unteren Teil, wo er sich beim Übergang in den Spermoviduct in Schlingen zusammenlegt, bei *Triboniophorus* außerordentlich. Leider liegt der Zusammenhang an dieser wichtigen Stelle nicht ganz klar.

Ein gewöhnlicher Spermoviduct kommt etwa der Hälfte der *Janella*-Arten zu, bei allen übrigen Formen sind die Wege getrennt. Höchstens kann bei *Janella* s. *Athoracophorus Schauinslandi* noch von einem kurzen Spermoviduct die Rede sein. Bei den einander ganz nahe stehenden *Aneitea* und *Triboniophorus* ist der Oviduct ähnlich einem Uterus, in der oberen Hälfte mit einer Drüsenkrause, unten mit glatteren Umrissen. Doch kommt auch hier eine obere Ausstülpung zustande. Bei den übrigen gesellen sich dazu weitere Differenzierungen nach unten, so daß wir bald eine, bald zwei accessorische Drüsen haben, auf deren hypothetische Deutung wir zurückkommen.

Die Eiweißdrüse ist gewöhnlich kompakt, bei einigen wird sie als perlschnurförmig beschrieben, mit getrennt in den Ausführgang einmündenden Läppchen.

Die obere accessorische Drüse wird von Plate bei *Janella Schauinslandi* als Knollendrüse, sonst ihrer Gestalt nach als flaschenförmige Drüse bezeichnet. Ich vermute, daß diese Organe, die nahe der Eiweißdrüse in den noch nicht getrennten Geschlechtsgang münden, ganz verschiedene Bedeutung haben. Die Knollendrüse besteht aus zahlreichen verästelten Tubuli, worin sie einer Prostata gleicht. Und da bei dieser Spezies von *Janella* das Vas deferens gar keine drüsigen Anhänge besitzt, so dürfte sie eine Prostata sein. Anders die flaschenförmige Drüse, die zwar an derselben Stelle sitzt, aber einen verschiedenen Bau hat. Die Oberfläche ist glatt, das Lumen eng mit vorspringenden Blättern und gewöhnlichem, nicht flimmerndem Epithel, das nur deshalb für secretorisch angesprochen wird, weil sich etwas Secret findet. Es liegt nahe, in diesem Organ eine Befruchtungstasche zu vermuten, zumal überall neben dieser flaschenförmigen Drüse auch eine Prostata vorhanden ist.

Die Knäueldrüse ist bei *J. Schauinslandi* ein spiralgig gewundener Schlauch, der sich bei der weiblichen Reife mit der vergrößerten Knollen-

drüse oder Prostata — auch diese Zunahme ein Zeichen der Drüsenatur — zu einem Ballen zusammenlegt. Bei *J. marmorata* fand ich die accessorische Oviductdrüse etwas weiter unten als ein kompliziertes Gebilde, wo der Ausführungsgang eine mehrfach gewundene Krause trägt, vom Aussehen eines Uterus oder einer Schleimdrüse. Bei *Aneitella virgata* traf Glamann endlich eine solche accessorische Drüse ganz unten neben der Einmündung des Bursaganges.

Aber auch da, wo der Oviduct einfache Umrandung hat, scheint die Differenzierung der secretorischen Elemente weit vorgeschritten. Bei *Triboniophorus brisbanensis* fand Pfeiffer in dem kurzen, in Schlingen zusammengelegten obersten Abschnitt zwei verschiedene Drüsenarten und weiter unten eine dritte. Jene, die sich verschieden färben mit Tinktionsmitteln, sind die subepithelial in Gruppen gehäuften spindelförmigen und die zwischen die konzentrischen Muskelfasern eingestreuten fingerförmigen Drüsen, die beide das Wimperepithel durchbrechen. Unten sind es große beutelförmige Drüsenzellen. Kerne mit wenig Protoplasma, die zwischen ihnen liegen, dienen zum Ersatz. Der Oviduct hat innen Ring-, außen Längsmuskeln, dazu Längsfalten. Die Struktur des Oviducts geht allmählich in die der Vagina über, ohne daß die Stelle, wo die kurz- oder langgestielte Bursa, bald nahe am Penis, bald weiter oben ansitzt, eine deutliche Grenze bedingte. Auffallend ist die Verschiedenheit des Bursaepithels, soweit es untersucht wurde. Bei *Triboniophorus* fand Pfeiffer unter der Muskelhülle ein niedriges Epithel mit Stäbchencuticula, bei *Janella Schauinslandi* zwei verschiedene Sorten hoher Zylinderzellen, fadenförmige und breitere, mit den Kernen in verschiedener Höhe. Plate hält letztere für Drüsen-, erstere für deren Ersatzzellen. Man könnte an Stützzellen denken. Hängt diese Beschaffenheit mit dem Mangel einer ausgeprägten Befruchtungstasche (s. o.) zusammen, welcher etwa längeren Aufenthalt des Spermas in der Bursa bedingt und damit irgend eine Nährsubstanz verlangt?

Wo ein langer Spermoviduct vorhanden ist, hat die Samenrinne ihren üblichen Prostatabesatz, ebenso der gesonderte Samenleiter bei *Triboniophorus* und *Aneitea*, bald mehr kompakt zusammenhängend, bald mehr in getrennten Tubulis. Bei den Janellen und Aneitellen mit freiem Samenleiter beschränkt sich die Prostata auf den obersten Teil, entweder vermutlich als gesonderte Knollendrüse (s. o.) oder in unmittelbarem Besatz. Bei *Triboniophorus* wimpert das Epithel innerhalb der muskulösen Hülle nur in einer Längslinie.

Der Penis ist durchweg auch hier ein Schlauch ohne jede Spur einer Glans. Bei *Triboniophorus Graeffei* fand ich ihn über die Insertion des Samenleiters hinaus zu einem kurzen Blindsack verlängert, an dem der an der Rückenhaut entspringende Retractor anfaßt. Sonst bildet der Penisschlauch einfach die allmählich erweiterte Verlängerung des Samenleiters. Er knäuelte sich in drei auf- und absteigenden Schenkeln zu-

sammen, die entweder in einer straffen, gemeinsamen, dicht anliegenden Muskelhülle stecken oder wie bei *Janella* im unteren Teile eine weite Hülle haben, die einen Lymphraum einschließt. Sie wird enger im mittleren Abschnitt und fehlt im oberen. Im Inneren haben wir entweder auf Längsfalten eine einfache Cuticula oder Reihen von Cuticularzähnen, die nach unten an Größe zunehmen, in verschiedener Dichte und Länge. Sie werden gewöhnlich als Reizorgane aufgefaßt. Doch fand Bergh abgerissene Teilchen der Zähne in den Rauigkeiten der Vagina, und entsprechend beschreibt Pfeiffer den Ersatz einer Zahnspitze. Sie haben wohl mehr als Haftorgane zu gelten. Im oberen Abschnitt des Penis von *Triboniophorus* sah ich noch krummstabförmige, etwas größere Gebilde, die wohl Reizapparate sind. Sie würden bei dem ausgestülpten Schlauch die Spitze zieren, während die Haftpapillen den basalen Teil bedecken.

Noch endlich ist der sehr wechselnden Insertion des Penis zu gedenken. Bei *Triboniophorus* sitzt er unmittelbar neben der Öffnung des Oviducts oder der Vagina am Genitalporus, bei *Janella* schiebt sich ein langes Atrium oder Vestibulum ein, die anderen bilden Mittelstufen.

Übersicht.

Wir finden einen auffallenden Reichtum von Differenzierung im einzelnen. Man kann wohl annehmen, daß die Janellen mit langem Spermoviduct die orthogenetische gerade Entwicklungsreihe darstellen, von der sich die Genitalien der übrigen abzweigt haben, zunächst *Aneitea-Triboniophorus*, weiter *Aneitella* und die Janellen mit getrennten Geschlechtsgängen; man sollte sie wohl zu einem besonderen Genus zusammenfassen, auch wenn sich es nicht gerade um einfache Verzweigung handelt. *Hyalimax* schließt sich in ähnlicher Weise an. Wesentlich scheint jeglicher Mangel einer Pfeildrüse, sowie einer Glans und eines Epiphallus. Gesonderte Drüsen sind aus dem Oviduct hervorgegangen. Die Prostata zieht sich bei Abtrennung des Samenleiters zu einem kompakten Organe zusammen. Die Befruchtungstasche bildet sich heraus in Parallele zu der der Oncidien. *Succinea* behält den Typus eines einfachen beschalteten Stylommatophors.

Charakteristisch ist wohl der durchgehende Mangel eines Epiphallus, Spermatothoren sind nicht beschrieben und scheinen nirgends gebildet zu werden.

Die Janelliden scheinen durchweg Eier zu legen.

2. Die Arioniden in weiterem Sinne.

Über die Gruppe in weiterem Sinne, d. h. mit *Oopelta*, *Philomyces*, *Anadenus* mitsamt den europäischen und amerikanischen Arioniden wäre eine lange Reihe von Arbeiten zu nennen, etwa von Bergh, Binney, Collinge, Crosse, Fischer, Godwin-Austen, Jourdain, Keferstein,

Lessona, Pilsbry, Pollonera, Scharff, Simroth, Vanatta u. a., außer den Angaben in faunistischen Handbüchern.

Die Geschlechtsöffnung verschiebt sich beträchtlich entlang der Genitalrinne, so daß sie bei *Arion* nahe dem Mantel liegt, bei *Ariunculus* weiter nach vorn, bei den meisten an den üblichen Stellen neben den rechten Tentakeln.

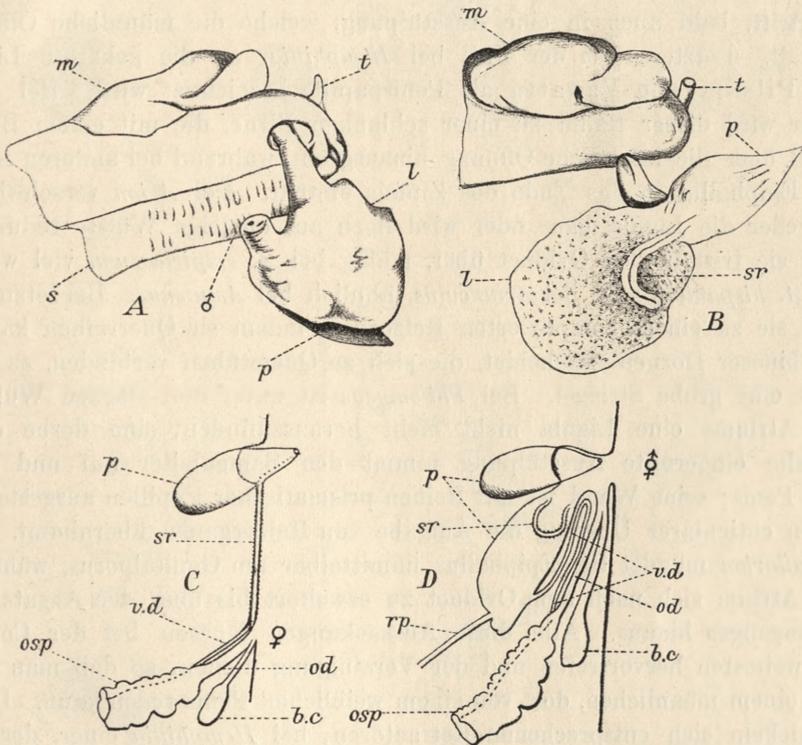
Die Zwitterorgane sind zunächst typisch, von der Gonade bis zum meist sehr langen Spermoviduct. Höchstens ist auffällig, daß, soweit näher beachtet, ein oberes Receptaculum oder eine Befruchtungstasche fehlt und vermutlich durch eine stärkere Schlinge des hier erweiterten Zwittergangs ersetzt wird; die getrennten Endwege aber liefern eine Menge von Abweichungen, die möglicherweise auf eine eigenartige Entstehung zurückgehen. Darüber gibt *Oopelta* vorläufigen Aufschluß. Das merkwürdigste ist, daß vielfach nicht der männliche Gang, sondern Teile der weiblichen Wege als Copulationsorgan dienen und ausgestülpt werden. Prüfen wir zunächst die Einzelheiten!

Oopelta (XXIX. 10. 11).

Die von Collinge und Pollonera untersuchten *Oopelta*-Arten haben ein glattes oder wulstiges Atrium genitale. Maßgebend scheint mir das Verhalten von *O. polypunctata* (Textfig. 170). Hier ist das Atrium zweihörnig, der eine Zipfel nimmt das Vas deferens und den Genital-(Penis-)Retractor auf, der andere trägt einen Blindsack mit stärkster Ringmuskulatur, der mit einem Conus, der Pfeilpapille, ins Atrium hineinragt. Dazu hat dessen Wand eine hohe Falte, auf der zwischen allerlei Runzeln eine Rinne von der Nähe der Samenleitermündung zur Basis der Pfeilpapille verläuft. Beim ausgestülpten Organ tritt das ganze Atrium heraus. Die Rinne verläuft dann auf der jedenfalls blutgeschwellten Falte. Die Deutung scheint klar: Der Blindsack ist der muskulöse Teil einer Pfeildrüse, die zugleich als Penis dient, während der excretorische Teil verloren gegangen ist. Die Rinne ist die wie bei den Oncidien nach Abschnürung des Samenleiters erhaltene, aber nicht mehr gebrauchte Samenrinne. Da sie ursprünglich außen verlief, so sind die Wände des Atriums nebst der Ligula nichts weiter, als ein Teil der äußeren Haut, nämlich das Stück zwischen den beiden Geschlechtsöffnungen, die durch dessen nachträgliche Einstülpung zusammengedrückt sind. Bei der Copula wird der ganze Hautteil bis zu den Genitalöffnungen wieder ausgestülpt. — Andeutungen der merkwürdigen, bis jetzt auf die eine Spezies beschränkten Bildungen zeigen etwa die Abbildungen, die Collinge gibt, in verschiedenen Wülsten. Wenn die Deutung des ganzen Apparates auf Grund der Samenrinne kaum auf Schwierigkeiten stößt, so kann immerhin betont werden, daß die Deutung der Papille mit dem Muskelsack nicht ganz sicher ist. Es wäre noch denkbar, daß die Spindel mit der Papille einen ursprünglichen Epiphallus bedeutet; weniger wahrscheinlich hat, der Form wegen, die

Deutung als Penis. Vielleicht kann eine Untersuchung von Tieren, die in der Copula gefangen sind, Aufschluß geben, ob in der Spindel eine Spermatophore gebildet wird (s. Schluß des Kapitels).

Fig. 170.



Oopelta polypunctata. A und B Vorderende mit ausgestülpten Copulationsorganen. C Hypothetische Vorstufe. D Jetzige Stufe, schematisch. b.c Bursa copulatrix. l Ligula. m Mantel. od Oviduct. osp Spermatheca. p Penis. rp Penisretractor. s Sohle. sr Samenrinne. t Rechter Ommatophor. Nach Simroth.

Echte Arioniden und Philomyciden (XXIX. 12. 13; XXX).

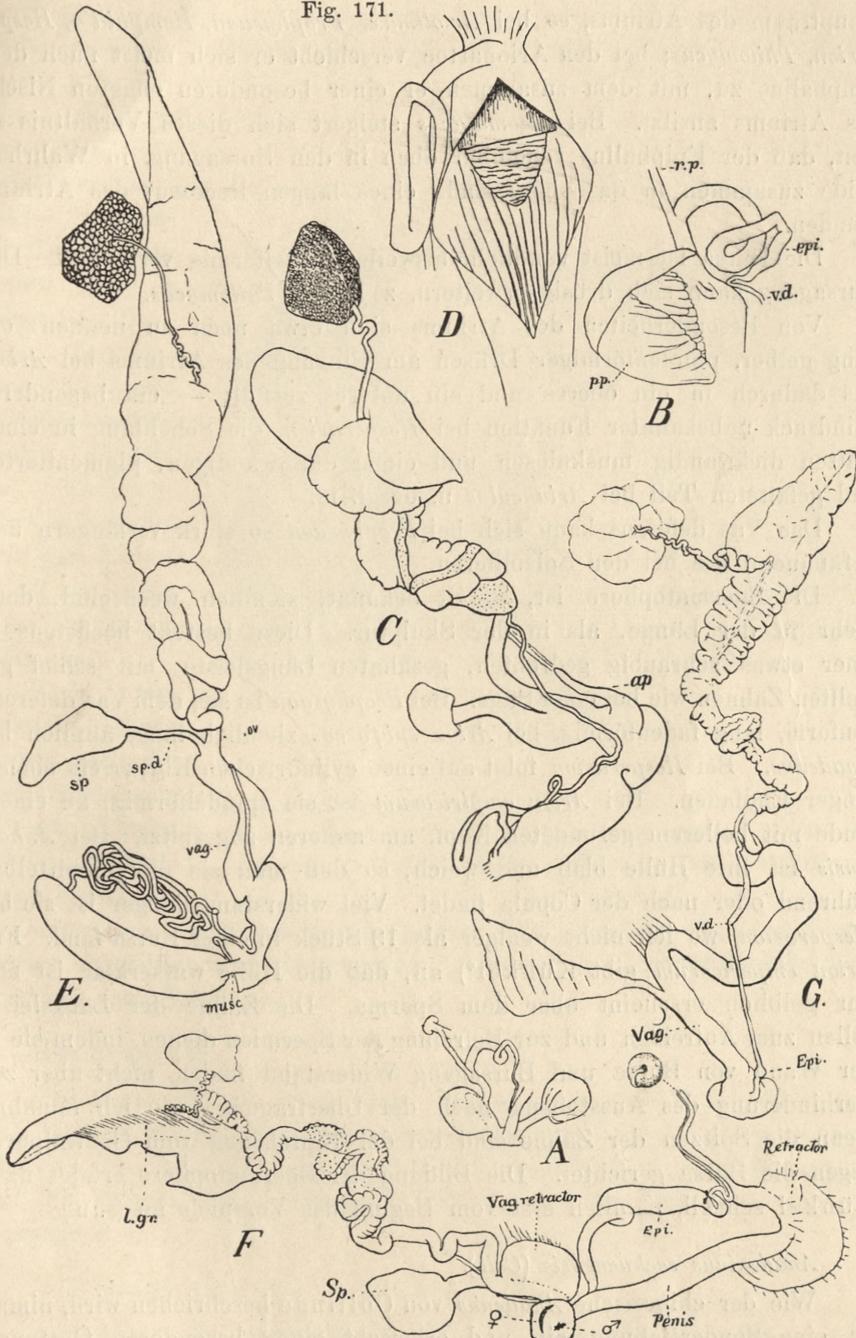
Bei allen übrigen Gattungen, *Arion*, *Ariunculus*, *Geomalacus*, *Anadenus*, *Hesperarion*, *Prophyaon*, *Ariolimax*, *Hemphillia*, *Philomycus*, verbindet sich der Samenleiter mit dem Fundus des Pfeildrüsenblindsacks und wird nun in der Literatur meist als Penis bezeichnet, doch mit Unrecht, denn niemals verbindet sich dieser Teil mit einem Retractor, und an der auf dem ausgestülpten Atrium oder der Ligula gelegenen männlichen Öffnung tritt nur eine kurze Pfeilpapille heraus. Da der distale Teil des Vas deferens als Epiphallus dient, also eine Spermatophore abscheidet, gilt wohl auch die muskulöse Spindel als Epiphallus, scheint aber vorwiegend nur die Spermatophore auszutreiben, nicht zu bilden. Bei *Prophyaon*

tritt sogar der Samenleiter oder Epiphallus als enges Rohr wieder aus der Muskelspindel heraus, um alsbald eine kleinere Endspindel zu durchbohren.

Das Atrium kann sich in sehr verschiedener Richtung ausdehnen, so daß die Ligula bald im gemeinsamen Raume bleibt, bald in den Oviduct übertritt, bald auch in eine Ausstülpung, welche die männliche Öffnung enthält. Letzteres ist der Fall bei *Hemphillia*, wo die gekerbte Ligula von Pilsbry und Vanatta als Penispapille bezeichnet wird. Bei *Ariolimax* wird dieser Raum zu einer schlanken Birne, die mit einem Blindzipfel über die männliche Öffnung hinausgreift, während bei anderen Arten der Epiphallus in das Ende des Zipfels eintritt. Bei *Arion* verschwindet entweder die Ligula ganz oder wird doch auf niedrige Wülste reduziert, oder sie tritt in den Oviduct über, mäßig bei *A. empiricorum*, viel weiter bei *A. hispanicus* und bei *Ariunculus*, ähnlich bei *Anadenus*. Bei letzterem wird sie zu einem komplizierten Reizorgan, indem sie Querreihen kalkig-conchinöser Dornen abscheidet, die sich zu Querstäben verbinden, es entsteht eine grobe Striegel. Bei *Philomycus* ist unter den starken Wülsten des Atriums eine Ligula nicht mehr herauszufinden, eine derbe oben spiralig eingerollte Ausstülpung nimmt den Samenleiter auf und wird zum Penis; seine Wand ist mit Reihen prismatischer Papillen ausgestattet, deren cuticularer Überzug die Aufgabe von Reizorganen übernimmt. Bei *Aphallarion* mündet der Epiphallus unmittelbar am Genitalporus, während das Atrium sich nach dem Oviduct zu erweitert bis über den Ansatz des Bursaganges hinaus. Alle diese Aussackungen müssen bei der Copula am weitesten hervortreten und der Vereinigung dienen, so daß man hier von einem männlichen, dort von einem weiblichen Penis reden kann. Dazu entwickeln sich entsprechende Retractoren, bei *Hemphillia* einer, der am Epiphallus anfaßt und damit zugleich den endständigen Penissack regiert. Bei *Philomycus* faßt ein kurzer Retractor an der spiraligen Einrollung an, bei *Ariolimax* ein breiter Flächenmuskel in der Mitte der oben erwähnten birnförmigen Nische. Alle diese Muskeln sind Sondererwerbungen vom Mesenchym aus. Der eigentliche Genitalretractor kommt vom Diaphragma und gabelt sich. Der eine Zweig tritt zum Oviduct, der andere zum Bursagang. Bei *Arion*, *Ariunculus* und *Anadenus* ist der erste Zweig der wichtigste, da die Oviductnische als Penis dient. Bei *Geomalacus* aber wird der zum Bursagang der wichtigste. Der Gang wird durch ihn verlängert und übernimmt — eine neue Modifikation — die Rolle des Penis. Zu allen diesen Muskeln kommen noch Protractoren, wohl auch Retractoren, als kurze Bündel, welche verschiedene der Aussackungen, die weniger weit ausgestülpt werden mögen, an das benachbarte Integument heften.

Dem wechselvollen Verhalten des Atriums als einer eingestülpten langen Hautstrecke entspricht ein großer Wechsel in der Insertion des Bursaganges. Gewöhnlich mündet er mit dem Oviduct zusammen in den

Fig. 171.



Geschlechtsorgane nordamerikanischer Arioniden. *A* *Hemphillia glandulosa*, Endwege. *B* Penis derselben, geöffnet. *C* *Hesperarion niger*. *D* Penis desselben, geöffnet. *E* *Prophysaon foliolatum*. *F* *Ariolimax californicus*. *G* *Aphallarion Buttoni*. — *ap* Appendix von *Hesperarion*. *epi* Epiphallus. *l.gr* Eiweißdrüse. *musc* Muskel. *ov* Oviduct. *pp* Penis-papille (Reizkörper). *r.p* Penisretractor. *sp* Bursa copulatrix. *sp.d* Bursagang. *vag* Vagina. *vd* Samenleiter. Nach Pilsbry und Vanatta.

Hauptraum des Atriums, so bei *Ariolimax*, *Prophysaon*, *Hemphillia*, *Hesperarion*, *Philomycus*; bei den Arionarten verschiebt er sich meist nach dem Epiphallus zu, mit dem zusammen er einer besonderen engeren Nische des Atriums ansitzt. Bei *Geomalacus* steigert sich dieses Verhältnis so weit, daß der Epiphallus scheinbar oben in den Bursagang, in Wahrheit beide zusammen in das obere Ende eines langen Recessus des Atriums münden.

Die Bursa ist meist rundlich, bisweilen zipfelförmig verlängert. Der Bursagang kann sich drüsiger erweitern, z. B. bei *Philomycus*.

Von Besonderheiten des Atriums sind etwa noch zu nennen: ein Ring gelber, phiolenförmiger Drüsen am Eingang des Atriums bei *Arion*, das dadurch in ein oberes und ein unteres zerfällt — ein besonderer Blindsack unbekannter Funktion bei *Hesperarion*, die Scheidung in einen glatten dickwandig muskulösen und einen dünnwandigen, pigmentierten und gefalteten Teil bei *Ariunculus* u. dergl. m.

Das Vas deferens kann sich bei *Prophysaon* so stark verlängern und aufknäueln, wie bei den Soleoliferen.

Die Spermatophore ist, soweit bekannt, ziemlich wechselnd, doch mehr in der Länge, als in der Skulptur. Diese besteht höchstens in einer etwas schraubig gedrehten, gezähnten Längsleiste, mit schief gestellten Zähnen wie bei einer Säge. Bei *Prophysaon* ist sie, dem Vas deferens conform, lang fadenförmig, bei *Arion subfuscus* ziemlich lang, ähnlich bei *Anadenus*. Bei *Hesperarion* folgt auf einen cylindrischen Körper ein ebenso langer Endfaden. Bei *Arion empiricorum* ist sie spindelförmig, an einem Ende mit hellerem gerundeten Kopf, am anderen zugespitzt. Bei *A. hortensis* ist ihre Hülle blaß und weich, so daß man sie nur unmittelbar während oder nach der Copula findet. Viel widerstandsfähiger ist sie bei *Hesperarion*, wo ich nicht weniger als 13 Stück in einer Bursa fand. Für *Arion empiricorum* gibt Künkel*) an, daß die Hülle wasserklar ist und nur gelblich erscheint über dem Sperma. Die Zähne der Längsleiste sollen zum Aufreißen und zur Befreiung der Spermien dienen, indem sie in der Wand von Bursa und Bursagang Widerstand finden, nicht aber zur Verhinderung des Ausstoßens nach der Übertragung, wie ich annahm. Denn die Spitzen der Zähne sind bei der Einführung vom Genitalporus gegen die Bursa gerichtet. Die Bildung der Spermatophore erfolgt nach Künkel schnell, nämlich erst vom Beginn des Vorspiels an (s. u.).

Anadeninus sechuenensis (Coll.).

Wie der chinesische *Anadenus* von Collinge beschrieben wird, nimmt er eine Sonderstellung ein und erheischt einen besonderen Gattungsnamen, daher ich ihn *Anadeninus* nenne. Denn bei ihm ist ein echter kurzer

*) K. Künkel, Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verhandlungen d. Naturf. u. Ärzte. Karlsruhe 1911.

Penis entwickelt mit gespaltenem Retractor, innen mit Längsfalten und mit einer dicken, wulstigen, papillösen Glans. Der Bursengang zeigt noch feinere Längsfalten, weniger regelmäßig und unten durch Querleisten verbunden. Das Atrium kommt fast in Wegfall. Der untere Teil des Samenleiters muß als schlanker Epiphallus gelten. Die Spermatothore ist lang und läuft zum Unterschied von *Anadenus* in einen Faden aus.

Nach dem Äußeren würde hierher auch die zweite chinesische Art der Gruppe gehören, die Collinge beschreibt,

A. Dautzenbergi; und das zusammenhängende Schälchen, das von dieser Spezies abgebildet wird, deutet allein schon auf Sonderstellung gegenüber *Anadenus* vom Himalaya.

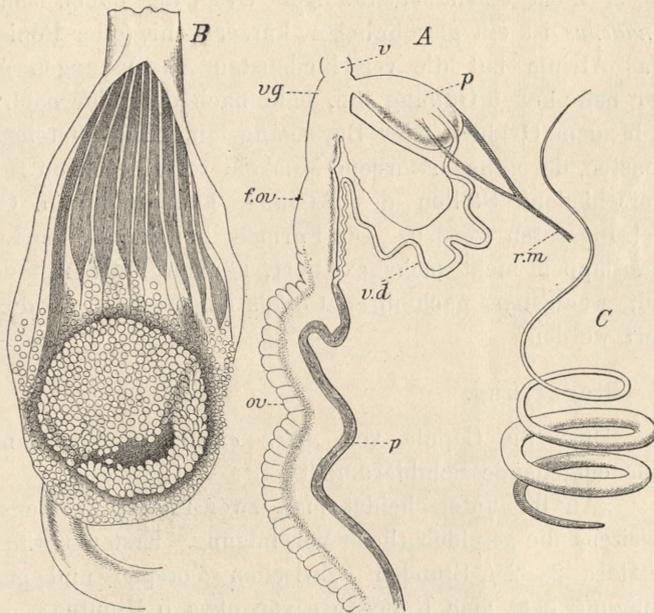
Abnormitäten.

Collinge erwähnt einen *Arion hortensis*, dem der ganze männliche Teil der Geschlechtsorgane fehlt, wobei er freilich etwas eigenartig rechnet, nämlich: der Epiphallus, der Samenleiter, die Bursa mit dem Bursengang und die Prostatarinne. Ähnliches soll bei anderen Arten der Gattung vorkommen.

Übersicht über die Anatomie.

Mir scheint, die Arioniden bilden eine abgerundete Gruppe von guter Eigenart. Hervorgegangen aus einer Form mit getrennten Genitalporen und äußerer Flimmerrinne und mit Pfeildrüse am vorderen männlichen Porus, haben sich bei ihnen nach der Abschnürung des Samenleiters, aber noch mit Erhaltung der Samenrinne die beiden Poren dadurch ge-

Fig. 172.



Anadeninus sechuenensis. A Genitalenden. B Penis geöffnet. C Spermatothore. f.ov Oviduct. ov Uterus. p Penis. rm Penisretractor. v Atrium. vd Vas deferens. Nach Collinge.

nähert, daß die verbindende Haut sich eingestülpt hat zum Atrium. Die Pfeildrüse, die zunächst bei der Übertragung des Spermas als Penis wirkte, hat sich mit dem Vas deferens verbunden, hat ihre Drüsentätigkeit z. T. wieder aufgenommen und ist zum Epiphallus geworden, falls dieser nicht einen selbständigen Ursprung haben sollte (s. u.). Nur bei *Anadenus* ist ein gewöhnlicher, kurzer Penis (oder Penisscheide) vorhanden. Das Atrium hat die verschiedensten Aussackungen gebildet, bald nach der männlichen Öffnung hin, bald nach der oder nach den weiblichen hin, d. h. dem Oviduct oder Bursagang zu. So entstehen die allerverschiedensten, durch neuerworbene Muskeln retrahierbaren Begattungswerkzeuge. Verschiedene Stellen des Atriums können durch Cuticularisierung zu Reizapparaten werden. Die Formen, bei denen eine Ligula als besonderer Hautlappen nicht mehr existiert, können nicht mit derselben Bestimmtheit, wenigstens nach ihren Copulationsorganen, in die Familie eingegliedert werden.

Begattung.

Über die Copula von *Arion empiricorum* verdanken wir Künkel eine eingehende Schilderung (l. c.):

„An ihr unterscheidet man zwei Phasen, erstens das Vorspiel und zweitens die geschlechtliche Vereinigung. Ersteres währt 15—20 Minuten, letztere 2—2 $\frac{1}{2}$ Stunden. Zwischen Vorspiel und geschlechtlicher Vereinigung liegt eine Ruhepause von etwa 5 Minuten.

„Trifft ein geschlechtlich erregter *Arion emp.* mit einem Artgenossen zusammen, so streckt er seine Fühler möglichst weit aus, betastet seinen Kameraden und beleckt dann äußerst lebhaft dessen Schwanzdrüse.

„Ist der aufgefundenen *Arion* geschlechtlich nicht erregt, so sucht er sich den Liebkosungen seines Kameraden zu entziehen, was ihm aber nicht sofort gelingt; denn das erregte Tier, an dessen Geschlechtsöffnung von Zeit zu Zeit ein weißer Fleck sichtbar wird, folgt ihm unter ständigem Beleckten der Schwanzdrüse nach und läßt erst dann von seinem Liebeswerben ab, wenn sich das vorankriechende Tier selbst nach 10 bis 20 Minuten noch ablehnend verhält.

„Oft kommt es vor, daß das von dem brünstigen *Arion* umworbene Tier sich anfangs ablehnend verhält, dann aber selbst geschlechtlich erregt wird — was man daran erkennt, daß sich an der Geschlechtsöffnung ein weißer Fleck zeigt —, nach rechts umbiegt und seinen Partner an der rechten Mantelseite beleckt. Sektionsbefunde ergaben, daß das vorkriechende, sich anfangs ablehnend verhaltende Tier stets eine sehr kleine, das andere aber eine vollentwickelte Eiweißdrüse besaß, also älter war als der Partner und wahrscheinlich schon einmal copuliert hatte.

„Sind die zusammentreffenden Schnecken beide geschlechtlich erregt, so kriechen sie sofort unter gegenseitigem Beleckten der Schwanzdrüse im Kreise herum, nähern sich gegenseitig immer mehr und bleiben

schließlich, die rechten Seiten der Vorderkörper aneinander gepreßt, mit eingezogenen Fühlern ruhig liegen. Nach etwa 5 Minuten quellen die Atria beider Schnecken plötzlich und gleichzeitig hervor und pressen sich fest aufeinander. Dabei werden die beiden Copulanten etwas auseinander geschoben; denn die Atria werden von dem einströmenden Blute mächtig aufgetrieben.

„Trennt man jetzt die Schnecken gewaltsam, so gewahrt man im Grunde des Atriums einen kleinen stumpfen Kegel; es ist das untere Ende des etwas ausgestülpten Epiphallus, und daneben sieht man die Öffnung des ebenfalls etwas ausgestülpten Receptaculumhalses. Der Epiphalluskegel wird in den Receptaculumhals des Partners eingeschoben.

„Etwa 5 Minuten nach der Ausstülpung der Atria bewegen sich die Copulanten mehrmals kräftig gegeneinander, wobei die Atria noch etwas stärker hervortreten; dann aber bleiben die Schnecken wieder ruhig liegen; selbst an den ausgestülpten Teilen sind keine Bewegungen wahrzunehmen. Erst gegen Ende der Copula gewahrt man an den Atria pulsative Bewegungen, die anfangs nur mit der Lupe wahrzunehmen sind, bald aber so kräftig werden, daß sie auch mit unbewaffnetem Auge deutlich sichtbar sind. Dabei schwellen die Atria anfangs langsam, dann aber plötzlich ab, und schon 3—4 Minuten später sind sie wieder in den Körper eingezogen.

„Nach der Trennung der Atria ragt aus der Receptaculumöffnung jedes Partners ein Spermatophorende hervor, das beim Zurückziehen der ausgestülpten Geschlechtsteile mit eingezogen wird. Unmittelbar darauf kriechen die beiden Copulanten davon, ohne sich weiter umeinander zu kümmern. Nur ein einziges Mal sah ich, wie der eine Partner den anderen auch nach der Copula noch kurze Zeit beleckte.

„Die Spermatophoren werden stets gegenseitig und gleichzeitig ausgetauscht. Eine einseitige Übertragung konnte ich nie konstatieren, und zwar auch dann nicht, wenn der eine Copulant dreimal größer war als der andere.“

Die Arioniden scheinen durchweg Eier zu legen, niemals sind vivipare Formen beobachtet.

3. Limaciden und Verwandte. Halbnacktschnecken.

Mit den Limaciden treten wir in die Oxygnathen ein und damit in die Zonitiden. Aber es ist nicht leicht, hier bestimmte Grenzen zu ziehen. Wenn die früher zu ihrer Charakterisierung benutzte Schwanzdrüse versagt, da sie bei Arioniden vorkommt, bei Limaciden u. a. aber fehlt, so bildet der Kiefer und vielleicht die Radula Merkmale, die an Nacktschnecken reiche Familie der Zonitiden zusammenzuhalten. Als beschaltete Grundform für die Limaciden kann man etwa die Vitrinen nehmen, dazu *Helicarion*, wie denn gerade für die indischen *Helicarioniden* Godwin-Austen den allmählichen Übergang vom beschalteten *Helicarion* bis zur

Nacktschnecke *Girasia* beinahe lückenlos aufgedeckt hat. Als Halbnacktschnecken mag ferner die *Parmarion*-Gruppe gelten, innerhalb deren *Parmacella* gesondert dasteht. Die Urocycliden würden eine Reihe für sich bilden, ähnlich die Limaciden, bei denen wieder die weitere Gliederung auf Schwierigkeiten stößt. Wie weit die Formen nach beschalteten übergreifen, nach Hyalinen und Zonitiden, ist nicht immer zu entscheiden. Das Gemeinsame besteht in positiven und negativen Merkmalen oder besser darin, daß sich in den einzelnen Gruppen Gegensätze von positiven und negativen Merkmalen wiederholen. Die positiven sind ein wohlausgebildeter langer Spermoviduct und eine Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche am Zwittergang, dazu eine Pfeildrüse, die negativen das vollständige Fehlen dieser Drüse. Man könnte sich nach dieser wunderlichen Eigentümlichkeit veranlaßt sehen, eine ganz neue Gruppierung zu versuchen, und alle Formen ohne Pfeildrüse solchen, die sie besitzen, gegenüberzustellen. Das würde zwei merkwürdige Reihen ergeben, deren jede beschalte, halbbeschalte und reine Nacktschnecken mit inneren Schalenresten umfaßte. Da indes eine derartige Betonung der Genitalien allen gewohnten Grundlagen der Systematik zuwiderlaufen würde, so wird es am besten sein, die hergebrachten und offenbar in gewisser Verwandtschaft stehenden Gruppen beizubehalten und in jeder von Formen ohne Pfeildrüse fortzuschreiten zu solchen, die sie haben. Von Einzelheiten im Bau gibt es einen großen Reichtum; er beruht in erster Linie auf der allerverschiedensten Umwandung und Verwendung der Pfeildrüse. Dazu kommen allerlei Einrichtungen zur Erzeugung einer komplizierten Spermatophore, die wieder bei anderen, welche den Samen frei übertragen, ganz wegfallen. Doch das beim Einzelnen!

α) Vitriniden (XXXI).

Die Gattung *Vitrina* mit ihren unsicheren Subgenera enthält größere Unterschiede, als irgend eine andere. Leider ist die Durcharbeitung nicht über meine Abhandlung von 1889 hinausgekommen. Denn die Angaben von Semper über paläarktische, die von Pollonera über oberitalienische Formen passen nur im allgemeinen den Umrissen nach in meine Schilderungen, ohne weiter einzudringen. Auch Wiegmanns Angaben stimmen mit meinen überein. Die Schwierigkeiten liegen nicht nur in der wechselnden Ausbildung der Pfeildrüse und ihrer Verbindung mit anderen Teilen, sondern ebenso in der Konfiguration des Penis, bei welchem das Vas deferens nicht immer der Regel nach am oberen Ende zugleich mit dem Retractor eintritt, sondern sich ebenso in der Mitte oder gegen das untere Ende inserieren kann. In den letzten Fällen bleibt ein oberer drüsiger Abschnitt, der aber seiner Struktur nach nicht als Epiphallus aufgefaßt werden kann, da, soweit bekannt, keine Spermatophore gebildet wird. Er muß als besondere Erwerbung angesehen werden und dürfte am besten noch mit dem überzähligen Penis von *Siphonaria* zusammen-

gestellt werden, der ebenso ohne Verbindung bleibt mit dem Samenleiter. Ein durchbohrte Glans scheint nicht vorzukommen, sofern nicht das Vas deferens durch die Pfeildrüse geht und deren Papille zur Glans wird. Der obere drüsige Teil der Rute mag als Penisblindsack bezeichnet werden. Dann erhalten wir etwa folgende Kombinationen:

a) Ohne Pfeildrüse und Penisblindsack; Penis, Oviduct und Bursengang sitzen einem kurzen Atrium an: *Vitrina pellucida* u. Verwandte.

b) Ohne Pfeildrüse, mit Penisblindsack: *V. diaphana*.

c) Mit gesonderter Pfeildrüse und Penisblindsack: *V. elongata* und Verwandte.

d) Ebenso wie c), doch tritt das Vas deferens am oberen Ende in den Blindsack ein: *V. brevis*.

e) Die Pfeildrüse als Muskelspindel verbindet sich mit der Vagina, d. h. mit dem unteren Teil des Oviducts, nachdem er bereits die Bursa aufgenommen hat: atlantische Arten.

f) Auch das Vas deferens tritt mit durch die Muskelspindel unter Verkümmern des Penis: *V. Lamarcki* (Canaren) individuell.

Gemeinsam scheint allen der Mangel eines Flagellums. Dazu im einzelnen allerlei Modifikationen:

Die Pfeildrüse als selbständiges Organ besteht aus dem cylindrisch muskulösen Drüsenschlauch, der mit fleischiger Papille in eine untere Drüsenscheide hineinragt. Der Drüsencylinder zeigt im Querschnitt eine starke Ringmuskulatur um den engen Ausführgang. Außerhalb der Ringmuskulatur liegen die Drüsenzellen, deren Hälse die Muskulatur durchsetzen. Außen folgt eine muskulöse Hülle. Bei *V. Audebardi*, wo die Pfeildrüse an einem tiefen Rezessus des Atriums sitzt, gruppieren sich die Drüsenzellen zu einem dicken Polster. Bei *V. elongata* sitzt der fleischigen Papille ein Conchinrohr auf, wie bei den Oncidiiden. Bei den canarischen Formen tritt neben der Papille ein muskulöses Blatt auf, das ich als Klappe bezeichnet habe. Es erinnert an das Muskelblatt im Penis der phyllocaulen Vaginuliden. Die nähere Verbindung der Pfeildrüse mit dem Ei- und Samenleiter erfolgt so, daß diese einfach in das Blindende eintreten, und die Drüse sich als Muskelspindel zwischen Atrium und Eileiter einschaltet. Schließlich tritt auch, individuell, der Samenleiter durch die Spindel, und der Penis sitzt, als rudimentäres, funktionsfähiges Organ unterhalb am Atrium.

Der Penis von *V. pellucida*, der aller Drüsen und Reizorgane ermangelt, zeichnet sich durch eine äußere Muskelscheide aus, die bis zum Eintritt des Samenleiters heraufreicht. Eine seitliche Wulst mag als Glans dienen; dazu untere Reizpapillen, von ähnlicher Chondroidstruktur wie die Zähne der Oncidiiden.

Endlich kann man schon beim Zwittergang, der eine deutliche Befruchtungstasche trägt, wesentliche Differenzen erkennen in der recht

verschieden starken Schlängelung und Schwellung, bei offenbar gleich reifen Individuen verschiedener Arten.

Sempers philippinische Genera *Vitrinoidea* und *Vitrinopsis* entbehren der Pfeildrüse, haben aber oberhalb des Penisretractors einen deutlichen Epiphallus. Die vorderindische *Vitrina irradians*, für die Godwin-Austen die Gattung *Ratnadvipia* geschaffen, könnte man hier stehen lassen. Nach Collinge hat sie die Pfeildrüse typisch, — ein gut entwickelter Epiphallus, der unterhalb der Spitze in den Penis eintritt, dieser mit einer langen, durchbohrten Glans, mit denselben Papillen bedeckt, mit denen die Penis-scheide ausgekleidet ist; wie so viele von den folgenden Formen, eine ins Tropische übersetzte *Vitrina*.

β) Die Urocycliden (XXXII).

Die Eigenart liegt zunächst in der Übertragung des Samens mittels Spermatophore. Der als Epiphallus wirksame Teil des Samenleiters entbehrt nur selten der Anhänge, meist beginnt er proximal mit einer Anhangsdrüse, dem Kalksack, und trägt einen zweiten Drüsenschlauch (Flagellum) weiter unten. Besonders vielseitig ist wieder die Pfeildrüse, die entweder — durch Mutation — völlig fehlt oder sehr verschiedene Leistungen übernimmt. Bei einigen bleibt sie die typische Drüse, die mit fleischiger Papille in die Drüsenscheide hineinragt. Meist verkümmert der Drüsenschlauch, so daß bloß die Scheide mit der Papille bleibt. Dann erhält sie Retractoren und wird als Copulationsorgan, das die Partner verbindet, ausgestülpt. Hier entsteht ein mannigfacher Wechsel, indem sich das untere Ende der Drüsenscheide in verschiedener Weise mit dem kurzen Penis verbindet. Der wieder kann ohne Glans sein oder eine undurchbohrte Glans von verschiedener Gestalt tragen. Eine verkürzte, retractorlose Pfeildrüse oder Pfeildrüsenscheide kann auf der Seite des Atriums oder des Penis liegen. Eine höchst auffallende Steigerung aber entsteht, wenn eine solche Pfeildrüsenscheide neben ihrem Blindende Oviduct und Bursagang aufnimmt. Dann trägt die undurchbohrte Papille einen soliden Pfeil, der sich verdoppeln, vervier-, ja vervielfachen kann —, eine Parallele zur Zunahme der Pfeildrüsenschläuche bei den Vaginuliden. Da sich noch mancherlei Besonderheiten in den weiblichen Leitungswegen herausbilden, als Schalendrüsen u. dergl., so entsteht eine außerordentliche Fülle. Wo bloß die Pfeildrüsenscheide vorhanden ist, pflegt sie innen Längswülste zu entwickeln, von denen namentlich einer hervortritt, der sich im Grunde des Blindsacks schließlich in Blätter zerlegt. Versuchen wir, die Gattungen zunächst übersichtlich zu gruppieren.*)

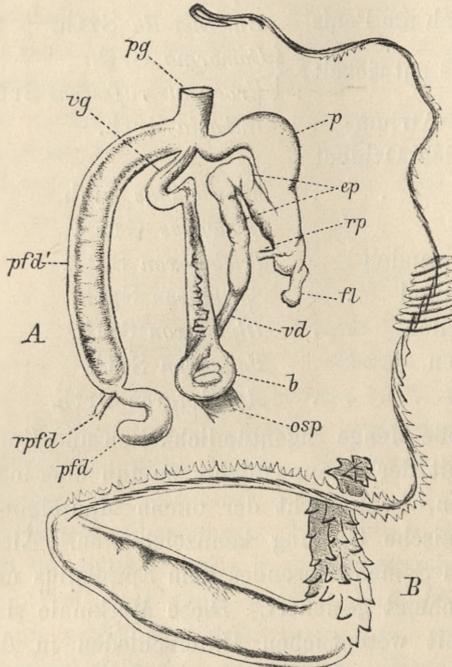
*) Während ich die afrikanischen Urocycliden in erster Linie nach den Genitalien eingeteilt habe, trennt Pollonera neuerdings von *Urocyclus* die Gattung *Kirkia* ab, weil ihre Radula in den Lateralzähnen sich an *Helix* anschließt (il Ruwenzori 1909).

a) ohne Pfeil- drüse.	}	ohne Flagellum und Kalksack	<i>Phaneroporus</i> Srth.
		mit Kalksack und Flagellum	<i>Atoxon</i> Srth.
		mit 2 Flagellen	{ <i>Dendrolimax</i> Dohrn. <i>Leptichnus</i> Srth.
b) Mit Pfeil- drüse.	}	kurzer Drüsenschlauch am Penis	<i>Buettnerella</i> Srth.
		Schlauch und Scheide entwickelt	{ <i>Comorina</i> Srth. <i>Urocyclus rufescens</i> Srth.
c) ohne Pfeil- drüse.	}	kurzer Schlauch am Atrium	<i>Bukobia</i> Srth.
		kurzer Schlauch mit dem Oviduct verbunden	<i>Microcyclus</i> Srth.
	}	langer Schlauch	<i>Urocyclus</i> Gray.
Mit Pfeil- drüsen- scheide.		zum Pfeilsack umgewandelt	<i>Trichotoxon</i> Srth.
		mit einem nackten Pfeil	<i>Spirotoxon</i> Srth.
		mit 2 behaarten Pfeilen	<i>Diplotoxon</i> Srth.
		mit vielen Pfeilpaaren	<i>Polytoxon</i> Srth.
		ohne Pfeil	<i>Atrichotoxon</i> Srth.

Im einzelnen gibt es eine große Menge Eigentümlichkeiten und Kombinationen. *Phaneroporus* hätte mit der Gruppe nichts zu tun oder entspräche den einfachsten Limaciden, wenn nicht der offene Mantelporus und die Schwanzdrüse die afrikanische Gattung kennzeichneten. Nicht einmal die Umbildung des distalen Samenleiterendes zum Epiphallus und die Bildung der Spermatophore scheint gesichert. Diese Merkmale sind allen übrigen gemeinsam, nur mit wesentlichen Unterschieden in der Länge und in den sekundären Anhängen. In den meisten Fällen ist das proximale Ende des Epiphallus durch den kleinen Kalksack (Semper) oder die Kalkdrüse (Simroth) gekennzeichnet, dazu kommt weiterhin als Flagellum ein dünner Schlauch. Bei *Comorina* mit kurzem Epiphallus ist nur das Flagellum als kurzer Blindsack vorhanden, bei *Dendrolimax* und *Leptichnus* sind beide Anhänge cylindrische Schläuche. Bei denen mit Kalksack und Flagellum läßt sich wenigstens ihre Funktion klarlegen. Der Kalksack scheidet wetzsteinförmige Körper ab aus kohlen-saurem Kalk, Otoconien gleichend. Sie werden zunächst in dem Hohlraum des Säckchens aufgespeichert und dann durch dessen engen Ausführgang, das Kalkfilter, entleert, um über den aufgeknäuelten Sperma-massen einen Überzug zu bilden, der dann im Epiphallus die äußere Conchinhülle erhält. Das Flagellum liefert den Endfaden, bisweilen von solcher Länge, daß die Spermatophore der Länge des Tieres gleichkommt. Die Spermatophore schließt sich im Bau an die der Arioniden an, auf einen länglichen plumpen Kopf oder Schnabel folgt der cylindrische Körper, der in den localen Endfaden übergeht. Eine Crista mit Säge-zähnen läuft in langgezogenen Spiraltouren bis zum Fadenende, den Kopf läßt sie entweder frei, oder sie reicht auch hier bis an das äußerste Ende, wo sie mit einem verdickten Kranz schließt. Bei *Comorina* ist der Kopf ringsum mit Dornen besetzt.

Eine Pfeildrüse, die mit ihrer Papille in eine lange Scheide mündet, hat *Comorina*, ähnlich noch *Urocyclus rufescens*. Sie stellt die ursprüngliche Form dar. Bei *Büttnerella*

Fig. 173.



Comorina. A Genitalenden. B Spermatophore, die mit einem Stück des Fadens im Gewebe festsetzt. b Bursa copulatrix. ep Epiphallus. fl Flagellum. osp Spermoviduct. P Penis. pfd Pfeildrüse. pfd' Pfeildrüsen Scheide. pg Genitalöffnung. rp Penisretractor. rpf Pfeildrüsenretractor. vd Samenleiter. vg Vagina.

Nach Simroth.

ist sie ein derber, kurzer, vorn zugespitzter Schlauch, der in einem äußeren Muskelsack steckt. Ihre Bedeutung ist unklar, wie überall. Das ändert sich bei der Gruppe c), wo bloß noch die Scheide vorhanden ist. Die kurze Scheide von *Bukobia* enthält Längswülste, von denen sich einer (bei *B. Hoesemanni*) zu einem fleischigen Reizkörper entwickeln kann. Bei *Urocyclus* und *Microcyclus* erhält die mehr weniger lange Scheide einen reicheren Retractorenbesatz und wird offenbar ausgestülpt, um die Vereinigung der Partner zu bewirken. Dabei kommen im einzelnen die wechselndsten Verhältnisse vor. Bei *Microcyclus* mündet der Oviduct in die Pfeildrüsen Scheide, so daß deren untere Hälfte als Vagina erscheint, bei *Urocyclus* verbindet sich der Penis in verschiedener Höhe mit der Drüsen Scheide, was den ausgestülpten Organen, bei denen die Drüsen Scheide

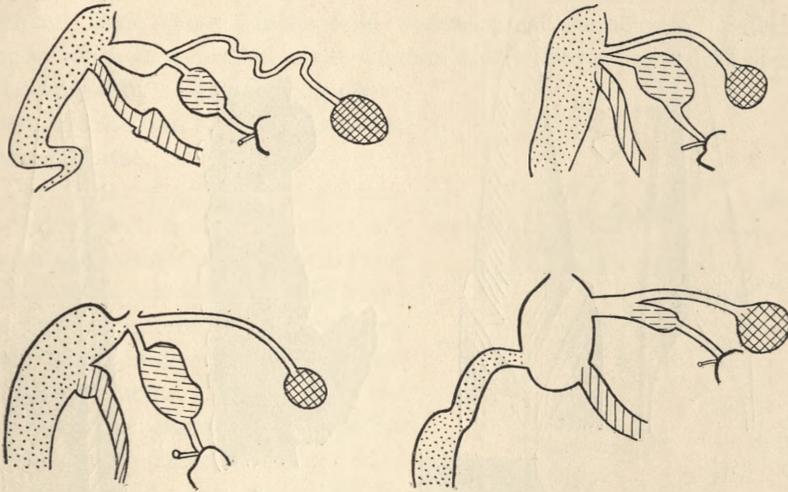
als Penis erscheinen würde, ein verschiedenes Aussehen geben muß.

Einige von den wechselnden Verhältnissen, in denen die verschiedenen Endorgane bei *Urocyclus* zusammentreten, um für die Ausstülpung und Copula immer neue Kombinationen als Artmerkmale zu bilden, zeigt Textfig. 174, die sich aber auf einige insulare Spezies beschränkt.

Die *Trichotoxon*-Gruppe endlich hat, wie *Microcyclus*, die Pfeildrüsen Scheide mit dem Oviduct oder, strenger genommen, mit der Vagina verbunden, die allmählich immer weiter nach ihrem Fundus hinauf rückt. Wo sie am höchsten hinaufgerückt ist, zeigt die Wand am Eingange ein lockeres Schwellgewebe. Die Pfeildrüsen Scheide wird dabei zum Pfeilsack. Ihre Wände werden stark muskulös, namentlich lösen sich derbe Längsmuskeln los, zum Vorstoßen der Pfeile. Bei *Spirotoxon* wird die Wand zu einem besonders dichten Muskelfilz, der den Pfeil eng um-

schließt. Unten bildet sich ein starker ringförmiger, muskulöser Wulst, zu festem Verschuß, bei *Polytoxon* wird er geradezu zu einer siebartig durchbrochenen Verschußplatte, durch deren Löcher die einzelnen Pfeile hin-

Fig. 174.



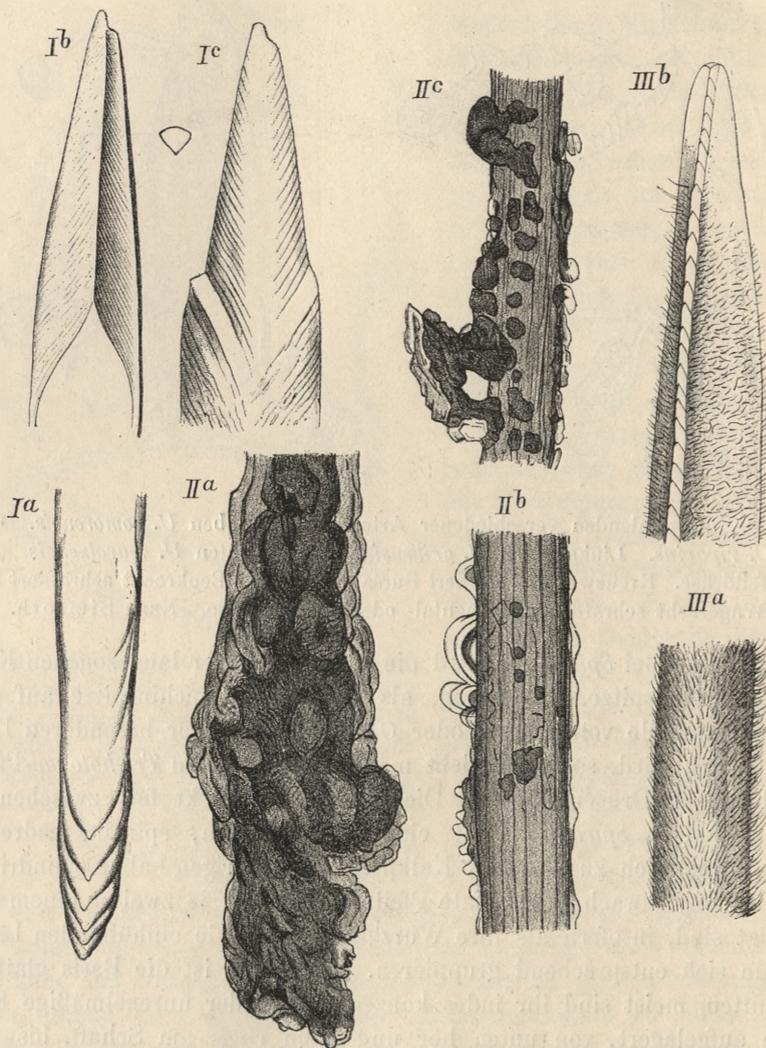
Urocyclus. Genitalenden verschiedener Arten. Links oben *U. comorensis*. Rechts oben *U. riparius*. Links unten *U. grillensis*. Rechts unten *U. marotzensis*. Punktiert Pfeildrüse. Kreuzweise schraffiert Bursa copulatrix. Senkrecht schraffiert Penis.

Wagerecht schraffiert Nidamental- oder Oviductdrüse. Nach Simroth.

durchgleiten. Bei *Spirotoxon* wird die Platte zu einer langezogenen Kappe über der Pfeilspitze. So wenig, als die hohle Conchinspitze auf einer Pfeildrüsenpapille von *Vitrina* oder *Oncidium* von einer besonderen Drüse abgeschieden wird, so wenig sieht man bei den soliden *Trichotoxon*-Pfeilen irgend welche Drüsenanlagen. Die Pfeilwurzel steckt fest zwischen den Längsmuskeln. *Spirotoxon* hat einen rein weißen, spiralig gedrehten, dicken, allmählich zugespitzten Kalkpfeil. Die übrigen haben cylindrische, gerade oder schwach gekrümmte Pfeile, von denen je zwei zu einem Paar vereinigt sind, insofern als ihre Wurzeln und die sie einhüllenden Längsmuskeln sich entsprechend gruppieren. Manchmal ist die Basis glatt abgeschnitten, meist sind ihr indes konzentrische oder unregelmäßige Kalkwülste aufgelagert, von unten her und dann rings am Schaft, bisweilen trägt die Oberfläche weiterhin rundliche Auflagerungen von Calcosphäriten, nachträgliche Bildungen. Der Pfeil besteht aus Kalk ohne Zelleinlagerung, nur der innere Teil, etwa ein Drittel der Dicke, ist, besonders deutlich bei *Spirotoxon*, aus organischer Substanz zusammengesetzt, so daß sich die Struktur dieser Gebilde in nichts von den Liebespfeilen der Heliciden unterscheidet (s. u.). Wo der Pfeilschaft von *Trichotoxon* aus dem festen Muskelpolster hervortritt, erhält er einen Überzug von Conchin mit dichten Conchinborsten, deren freie Enden nach der Spitze zu gerichtet sind.

Ihre Entstehung, ob von einem epithelialen Überzuge des Schaftes oder von dem Epithel des muskulösen Pfeilsackes aus, bleibt noch unklar. Die Spitze ist wieder ohne Überzug, eine schlanke, dreiseitige Pyramide.

Fig. 175.



Trichotoxon. Stücke von Liebespfeilen dreier verschiedener Arten. I^a Basalende, I^b und I^c Spitze von verschiedenen Seiten. II^a Basalende, II^b und II^c Schaftstücke mit unregelmäßig aufgelegten Calcosphärüten. III^a Schaftstück, III^b Spitze mit typisch borstigem Conchinüberzug. Nach Simroth.

Die Kanten sind verschieden, die eine stumpf, die andere scharf, indem die Seitenflächen fein parallel in schräger Richtung geritzt sind und die Riefen der benachbarten Flächen auf der Kante unter spitzen Winkeln

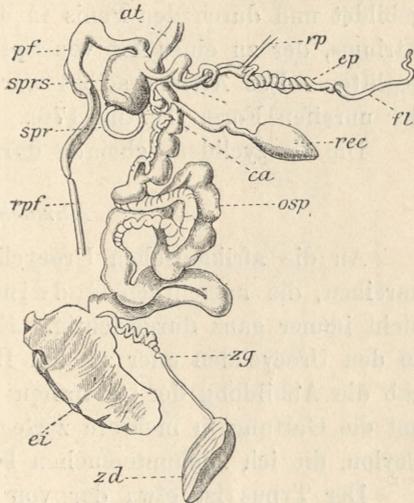
zusammenstoßen, ein besonders wirksames Reizorgan im Zusammenhang mit dem Bürstenbesatz und der Vervielfältigung der Pfeile, die bei einem Exemplar, hintereinandergelegt, die Länge von 42 cm hatten. Auffallend ist *Atrichotoxon* durch den Besitz des Pfeilsacks von *Trichotoxon*, doch ohne jede Spur von Pfeilen darin. An Verlust durch Abstoßen ist nicht zu denken, denn diese Liebespfeile werden nicht gewechselt. Selbst ihre Stümpfe bleiben, wenn bei einer Copula die Spitze abbrach, erhalten, der Bürstenüberzug schließt sich über der Bruchfläche und schafft eine neue, wirksame Spitze.

Der Penis zeigt fast alle denkbaren Modifikationen, entweder als einfache schlauchförmige Erweiterung des Epiphallus, mit veränderten Skulpturen, meist inneren Längswülsten, der mit Glans, und zwar durchbohrter wie undurchbohrter. Die durchbohrte Glans oder der eigentliche Penis ist bald ein zugespitzter Cylinder oder eine Kugel, bald verschiebt sie die Öffnung gegen die Basis hin und geht in die undurchbohrte über, mit wechselndem Relief. Natürlich kann nur bei der Existenz einer durchbohrten Glans von einer Penisscheide gesprochen werden. Diese ist bei *Trichotoxon robustum* mit Papillen, aus denen gestielte spatelförmige Kalkkörperchen herausragen, dicht besetzt, ein eigenartiges, sekundäres Reizorgan neben den Pfeilen, zusammen wohl das Maximum von Rauigkeiten und Kalk an den Copulationswerkzeugen schlechthin. Weitere Kombinationen entstehen durch die wechselnde Länge des Penis, dessen Glans bald ziemlich weit oben liegt, bald in das Atrium oder die Pfeildrüsen-scheide hineinragt.

Die Bursa copulatrix ist rund oder oval oder lang, der Gang von ganz verschiedener Länge, aber stets ohne Divertikel.

Endlich bringt eine lokalisierte, drüsige Anschwellung des Oviducts oder der Vagina, wohl eine Schalendrüse, noch ein neues Moment, von dem inneren Relief dieser Organe, meist in Längswülsten bestehend, ganz abgesehen.

Fig. 176.



Urocyclus Ehlersi. Genitalien eines abnormen Stückes mit Stenose im Atrium genitale. Die herabgleitenden Spermatophoren haben das obere Ende des Atriums zu einem Spermatophorensack erweitert, aus welchem durch eine verletzte Wandstelle eine Spermatophore herausieht. *at* Atrium genitale. *ca* Kalkdrüse. *ei* Eizellendrüse. *ep* Epiphallus. *fl* Flagellum. *osp* Spermoviduct. *pf* Pfeildrüse. *rec* Bursa. *rp* Penisretractor. *rpf* Pfeildrüsenretractor. *spr* Spermatophore. *sprs* Spermatophorensack. *zd* Gonade. *zg* Zwittergang. Nach Simroth.

Der Penisretractor kommt wohl durchweg vom Diaphragma, die sekundären Retractoren der Pfeildrüsenscheide vom Boden der Leibeshöhle. Penis und Penisretractor kreuzen sich mit dem rechten Ommatophoren.

Abnormität.

Eine wunderliche Abnormität bot ein *Urocyclus Ehlersi*, der nicht zur Copula gelangen konnte, wegen einer Stenose des Atriumabschnitts, in den der Penis mündet. Gleichwohl waren verschiedene Spermatophoren gebildet und durch den Penis in den abgeschlossenen Raum oberhalb des Atriums, der zu einer Art von Spermatophorensack erweitert war, herabgeglitten. Das Atrium selbst war lang und schlank geblieben, wie bei der unreifen Form (Textfig. 176).

Die Urocycliden scheinen durchweg Eier zu legen.

Mariaella-Tennentia.

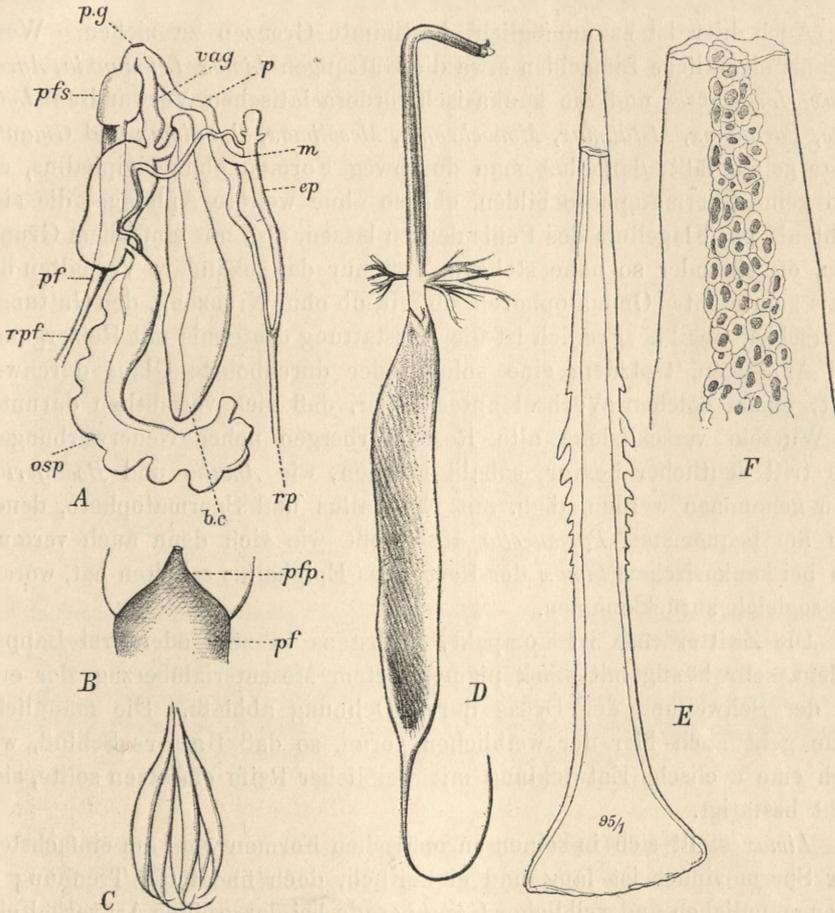
An die afrikanischen Urocycliden lassen sich wohl die indischen anreihen, die namentlich Godwin-Austen beschrieben hat, wenn auch nicht immer ganz durchsichtig. Es scheint gleichgültig, ob man *Girasia* zu den Urocycliden oder zu den Helicarioniden rechnet (s. u.). Semper gab die Abbildung der Genitalien von der philippinischen *Tennentia*; man hat die Gattung in mehrere zerlegt. Webb beschrieb die *Mariaella* von Ceylon, die ich nachuntersuchen konnte. Das ergibt einige Korrekturen.

Der Typus ist etwa der von *Comorina*; eine schwächige Pfeildrüse mit Retractor mündet mit kurzer fleischiger Papille in die kurze Pfeildrüsenscheide. Der Oviduct bildet eine mächtige Schalendrüse und mündet gegenüber vom Bursagang in die Vagina. Die große Bursa enthielt auffälligerweise ein halbes Dutzend intakter Spermatophoren, die doch sonst, nacheinander übertragen, in verschiedenen Stufen der Auflösung begriffen zu sein pflegen je nach dem Grade, in welchem ihre Hüllen von der Bursawand resorbiert sind. Dieser Befund scheint mehrfache Angaben von phantastischer Ausstattung der Spermatophoren mit überlangen Dornen Veranlassung gegeben zu haben, weil die Entwirrung des Haufens nicht leicht gelingt. Epiphallus und Penis geben den Schlüssel. Der Epiphallus, mit seinem proximalen Ende durch einen kurzen Muskel an den Penis geheftet, beginnt mit einem kurzen Coecum, das zwei symmetrische Aussackungen trägt. Nachher verjüngt er sich, ohne weitere Anhänge zu tragen. Die Spermatophore hat einen zylindrischen oder spindelförmigen Samenbehälter, der einerseits in einen Faden, andererseits in einen feinen Endkanal übergeht, an dessen Beginn sich zwei Büschel von Dornen gegenüberstehen. Der Faden entspricht nicht dem Endfaden, sondern dem Kopf oder Schnabel, der Endkanal ist in Wahrheit der Endfaden, der im Cöcum gebildet wird, während die Dornenbüschel aus dessen Aussackungen stammen. Die Form schließt

sich am nächsten an *Comorina* an, doch unter spezifischer Ausprägung des Epiphallus.

Die philippinische *Tennentia* läßt sich leider nach Sempers Abbil-

Fig. 177.



Geschlechtswerkzeuge von *Mariaella-Tennentia*. A—D *Mariaella* von Ceylon. E, F *Tennentia philippinensis*. A Endwege. B Übergang der Pfeildrüse in ihre Scheide. C Bündel von Spermatophoren aus der Bursa. D Einzelne Spermatophore. E Liebespfeil. F Spitze des Liebespfeils, entkalkt, mit Chondroidgewebe in der Achse. b.c Bursa copulatrix. ep Epiphallus. m Muskelband zwischen Penis und Epiphallus. osp Spermoviduct. p Penis. pf Pfeildrüse. pfp Pfeilpapille. pfs Pfeildrüsenscheide. pg Geschlechtsöffnung. rp Penisretractor. rpf Pfeildrüsenretractor. vag Vagina. A—D Original. E und F nach Semper.

ung nicht genügend klären. Es bleibt fraglich, ob ein Epiphallus, ebenso ob eine Pfeildrüse vorhanden ist. Denn aus dem langen Pfeildrüsen-schlauch wird wohl ein merkwürdiger Liebespfeil beschrieben, mit seit-

lichen Zacken und Widerhaken, aber ohne Entscheidung, ob er hohl ist. Nach der Entkalkung zeigt er außen eine homogene organische Grundlage, die Achse besteht aus Chondroidzellen. Die Bursa ist sitzend.

γ) Limaciden s. s. (XXXIII. 5—14; XXXIV. 1—7).

Ohne Spermatophorenbildung. *Anepiphalloidea*.

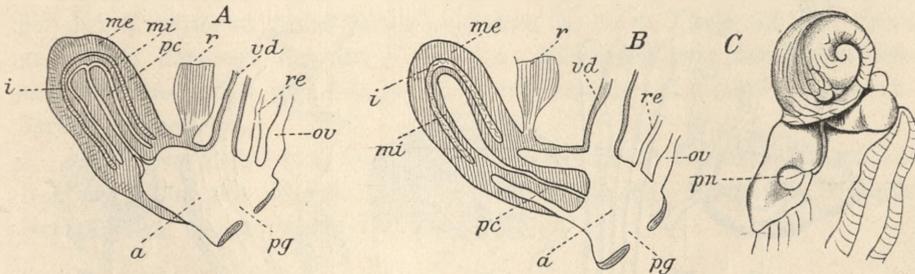
Auch hier ist es unmöglich, bestimmte Grenzen zu ziehen. Wenn man als eigentliche Limaciden etwa die Gattungen *Limax*, *Lehmannia*, *Agriolimax*, *Limacopsis* und die kaukasisch-vorderasiatischen Verwandten *Lytopenelte*, *Paralimax*, *Metulimax*, *Monochroma*, *Mesolimax*, *Toxolimax* und *Gigantomilax* gelten läßt, dann hat man durchweg Formen ohne Epiphallus, die also keine Spermatophore bilden, ebenso ohne weitere Anhänge, die sich nicht als ein Flagellum des Penis deuten lassen, also mit einfachem Grundplan, oft einander so nahe stehend, daß nur das sekundäre Verhalten des Penis zum rechten Ommatophoren, ob mit, ob ohne Kreuzung, den Gattungsunterschied abgibt. Freilich ist die Ausstattung des Penis mit Reizorganen und Anhängen, trotzdem eine solide oder durchbohrte Glans durchweg fehlt, einem solchen Wechsel unterworfen, daß sich vermutlich darunter als Wurzeln verschiedene alte Reste verbergen neben Neuerwerbungen. Das tritt deutlicher hervor, sobald Formen, wie *Amalia* und *Boettgerilla* dazu genommen werden, d. h. mit Epiphallus und Spermatophore, denen sich am bequemsten *Parmacella* anschließt, wie sich denn auch vermutlich bei kaukasischen *Limax* der Rest eines Epiphallus erhalten hat, worauf wir sogleich zurückkommen.

Die Zwitterdrüse ist kompakt, höchstens in zwei oder drei Lappen zerlegt, sehr häufig mit stark pigmentiertem Mesenterialüberzug, der erst bei der Schwellung der Drüse durch Dehnung abblaßt. Die männliche Reife geht auch hier der weiblichen voran, so daß Babors Schluß, wonach eine cyclische Entwicklung mit weiblicher Reife einsetzen sollte, sich nicht bestätigt.

Limax stellt sich in seinen europäischen Formen wohl am einfachsten. Der Spermoviduct ist lang und einheitlich, doch findet die Trennung in einen männlichen und weiblichen Gang gerade bei der größten Art verhältnismäßig früh statt. Eine kurzgestielte Bursa verbindet sich mit dem Oviduct zur Bildung einer kurzen Vagina, deren rotes Drüsensecret sich nach der Copula in der Bursa wiederfindet. Die Vagina trifft mit dem schlauchförmigen Penis am Genitalporus zusammen, ohne ein wesentliches Atrium übrig zu lassen. Der Penisschlauch, d. h. die Penisscheide trägt im Innern eine Längsfalte von verschiedener Höhe und Ausdehnung. Eine Besonderheit liefert seine Ausdehnung über die Insertion des Samenleiters und Penisretractors hinaus als Coecum, in das sich der Längskamm ohne Unterbrechung fortsetzt, am längsten bei *L. graecus*. Außerordentlich ist der Wechsel in der Länge des Penis bei der formenreichen Gruppe des *L. maximus*, von $\frac{1}{4}$ bis zum Dreifachen der Körperlänge, also im Ver-

hältnis von 1:12. Solcher Maximalentwicklung steht die Gruppe der armenischen Arten gegenüber mit ganz kurzem Penis, der im einfachsten Fall weiter nichts ist, als eine unbedeutende Nische eines kurzen Atriums. Daran schließen sich etwas längere Ruten an mit allerlei komplizierten Falten auf der inneren Wand, und z. T. mit einem minimalen knopf-förmigen Flagellum. Die kaukasischen Arten wieder lassen den Samenleiter am Eintritt in den Penis kugelförmig anschwellen, vermutlich als Rest eines Epiphallus. Hier liegen wohl die Wurzeln der Gruppe, welche zu beweisen scheinen, daß die einfache Form der maximalen Steigerung der europäischen Formen mit einer Reduktion alter Erbstücke verquickt ist. Die Ausstattung des Innern läuft im wesentlichen auf grobe Falten und Wülste hinaus, kummetartig z. B. bei unserem *L. tenellus*, und der eine Schenkel unten verbreitert und drüsig.

Fig. 178.



Genitalenden von *Limacopsis coerulans* (A und B) sind *Gigantomilax Lederi*. A Penis mit eingestülpter, B derselbe mit ausgestülpter Glans. C Vorderende der Schnecke von rechts und halb von unten, mit ausgestülptem Copulationsorgan. a Atrium genitale. i Lockere mittlere Gewebsschicht, me feste äußere, mi feste innere Muskelschicht des Penis. ov Oviduct. pc Glans. pg Geschlechtsöffnung. pn Pneumostom. r Retractor. re Bursengang. rd Samenleiter.

A und B nach Košťal. C nach Simroth.

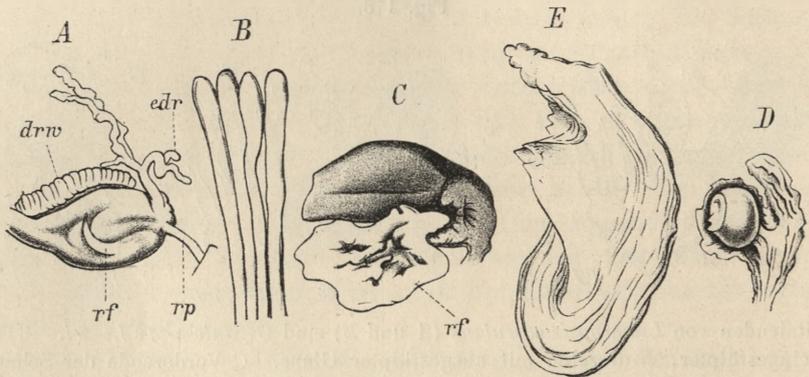
Limacopsis zeigt, daß der Penis als gesonderte Einstülpung entstanden ist, die sich nachträglich mit dem Samenleiter verbunden hat. Denn dieser ist — in maximaler Verkürzung — nicht länger als der kurze Oviduct, den er an Weite übertrifft, zugleich, gegen die Regel, mit weitem Lumen und inneren Längsfalten. Er mündet ins Atrium an der Basis eines sehr muskulösen, drüsenlosen Blindsacks, der an seiner Öffnung ins Atrium mit einer hohlen Ringfalte versehen ist, die sich während der Ruhe in das Lumen des Blindsacks zurücklegt, um bei der Erektion als eine Art Glans ausgestülpt zu werden. Der Blindsack, vermutlich eine Pfeildrüsen-scheide, dürfte dem Penis von *Limax* entsprechen. Bei *Gigantomilax* ist er kurz und spiralg gedreht, mit ähnlicher Riefung seiner Innenwand.

Bei *Lehmannia*, die wahrscheinlich wieder verschiedene Wurzeln enthält, ist der Penisschlauch entweder einfach, oben mit Wülsten, unten mit

Zotten ausgestattet (*L. flavus*-Gruppe), oder er trägt (*L. arborum*) ein deutliches Flagellum (Pfeildrüse?), dazu im Fundus einen vorspringenden Lappen als Reizorgan.

Das führt zu *Agriolimax* über, bei dem das Flagellum bald fehlt, bald zu einer reich verzweigten, lockeren Penisdrüse geworden ist, mit allen Zwischenstufen. Dazu kommen im Innern allerlei Längswülste, die, wohl dem Zipfel von *Lehmannia* entsprechend, sich in verschiedener Weise herausbilden können, bald zu flachen, in der Ruhe zusammengefalteten, fleischigen Reizplatten mit mannigfacher Riefung, bald zu einem konisch zugespitzten Reizkörper von verschiedener Länge. Die große Reizplatte enthält oft an ihrer Spitze ein umschriebenes derberes Feld mit verdicktem Epithel, vermutlich besonders sensibel. Dazu kommt aber bei den abbes-

Fig. 179.



A Penis des abessinischen *Agriolimax gudellanus*. B Schläuche aus dem Drüsenwulst. C Penis von *Agr. afer*, geöffnet mit ausgebreiteter Reizfalte. D Penis von *Lytopelte maculata*, geöffnet. E deren Kalksporn, stärker vergr. *drw* accessorerischer Drüsenwulst. *edr* Enddrüse. *rf* Reizfalte. *rp* Penisretractor. Nach Simroth.

sinischen Arten noch als Neuerwerbung im unteren Teil der Wand ein Besatz mit dichtgestellten, kurz tubulösen Drüsen. Eine besondere Steigerung erfährt der Reizkörper bei *Lytopelte* durch Auflagerung einer kalkigen, mit einem Sporn versehenen Platte. Ähnlich bei *Toxolimax*.

Sehr bemerkenswert ist bei dem kosmopolitischen *Agriolimax laevis* der häufige Mangel des Samenleiters und Penis; er wird bei den Tropenformen zur Regel. Die Prostata ist erhalten, doch werden ihre Tubuli im unteren Teile des Spermoviducts immer seltener. Oft bleibt ein kleiner Knopf als Rest des Penis sichtbar, aber ohne Samenleiter. Begattung ist selbstverständlich ausgeschlossen (s. u.).

Als eine Besonderheit der echten armenischen *Limax*, die in ihrer bänderlosen Zeichnung äußerlich zu *Lehmannia* zu gehören scheinen, mag die anscheinende Neuerwerbung eines fleischigen Reizkörpers bei Riesenschwamm erwähnt werden (*Limax tigris*). Er springt frei aus der Mitte der

einen glatten Wand des komprimierten Penis hervor, dessen andere Wand zu Wülsten verdickt und erhoben ist. *Monochroma* hat am kurzen cylindrischen Penis ein ziemlich weites Flagellum, das innen mit fingerförmigen Papillen zottig besetzt ist. Den Gipfel einer solchen Struktur erreicht *Paralimax*. Hier wird das Flagellum zum Penis, welcher letztere an dem langen Schlauch nur ein seitliches Cöcum bildet, das den Samenleiter aufnimmt und nur bei wenigen Arten mit einem kurzen zweiten Flagellum versehen ist. Der Beweis der Funktionsverschiebung liegt in dem veränderten Muskelansatz des Penisretractors, der den Penis unversorgt läßt, um sich als langes Platysma oder in mehrere Zweige aufgelöst entlang dem Flagellum zu inserieren. Das ist stark muskulös, in verschiedener Weise nach dem Blindende zu verjüngt, bisweilen mit Einteilung in immer dünnere Abschnitte, innen voller fingerförmiger Papillen. Offenbar wird es bei der Copula ganz ausgestülpt als Haftorgan.

Der Penisretractor kommt bei der Gruppe immer vom Diaphragma, bei den Kaukasiern nicht selten gespalten in einen Zweig für den Penis und einen kürzeren für das Flagellum. Bildungen, wie der Penisblindsack von *Limacopsis* und *Gigantomilax*, erhalten ihre Muskeln vom benachbarten Integument.

Aus dem Penis von *Limax maximus* beschreibt Nalepa ein reiches Nervengeflecht mit kleinen eingelagerten Ganglien, aus meist wenigen Nervenzellen von geringem Umfang gebildet.

Begattung.

Eine Anzahl Bilder von Tieren, die in Copula gefangen waren, konnte ich geben. Sie haben indes nur bedingten Wert, insofern als bei den Manipulationen des Samenleiters jedenfalls eine partielle, auf den Reiz hin wohl meist nicht ganz naturgemäße, sondern gewaltsame Retraction stattgefunden hatte. Wichtiger ist die genaue Beobachtung des Vorgangs. Er zerfällt in Vorspiel und Copula. Das Vorspiel besteht im gegenseitigen Bearbeiten des Hautmuskelschlauchs, vorwiegend in der Nähe der Genitalöffnung, doch keineswegs ausschließlich. Die Bedeutung liegt anscheinend in der Umstimmung des Muskeltonus, damit der auf die Leibeshöhle ausgeübte Druck das Blut nicht wie gewöhnlich in Kopf und Fühler treibt und sie ausstülpt, sondern auf die Begattungsorgane wirkt. Die Umgebung der Geschlechtsöffnung muß vermutlich erschlaffen. Inwieweit das Vorspiel auf die Disposition der Genitalien selbst wirkt, läßt sich bei den Tieren, die keine Spermatophore bilden, schwerlich entscheiden. Bei den Formen ohne ausgebildete Reizorgane wird der Reiz vorwiegend, ja wohl ausschließlich durch die Radula ausgeübt, mit der sich die Schnecken gegenseitig in der Umgebung der Geschlechtswerkzeuge kräftig belecken. Das kann so gierig geschehen, daß ganze Stücke der Haut weggeschabt werden. Entsprechende Substanzverluste findet man bisweilen mitten auf dem Mantel, besonders aber am rechten vorderen Rande der Mantelkappe

