

Jenaische Zeitschrift
für
NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben
von der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Einundsechzigster Band.

Neue Folge, Vierundfünfzigster Band.

Mit 83 Abbildungen im Text und 35 Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1925.

297582

NOV 25 1925

0
7541
—
61

Inhalt.

Heft 1/2. Ausgegeben am 25. Februar 1925.

Seite

- HOFFMANN, HANS, Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. (Fauna et Anatomia ceylanica, Bd. III, Nr. 1.) Mit 41 Figuren im Text und Tafel 1—11 1

Heft 3. Ausgegeben am 18. Juni 1925.

- KIESEWALTER, CONRAD, Basis und Pallium. Ihre mediale Grenze am Großhirn der Amphibien und Reptilien. Mit 9 Figuren im Text und Tafel 12—14 375
- FRANZ, VICTOR, Morphologische und ontogenetische Akranierstudien über Darm, Trichter, Zölomderivate, Muskulatur- und Bindegewebsformationen. (Fauna et Anatomia ceylanica, Bd. III, Nr. 2.) Mit 16 Figuren im Text und Tafel 15—17 407
- VON KNORRE, HEINRICH, Die Schale und die Rückensinnesorgane von Trachydermon (Chiton) cinereus L. und die ceylonischen Chitonen der Sammlung Plate. (Fauna et Anatomia ceylanica, Bd. III, Nr. 3.) Mit 17 Figuren im Text und Tafel 18—35 469
- Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1924 erstattet von HEINRICH IMMENDORFF.
- Titel und Inhalt zu Band 61.

Die Vaginuliden.

Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie.

(Fauna et Anatomia ceylanica, III, Nr. 1.)

Von

Hans Hoffmann, Jena.

Mit 41 Figuren im Text und Tafel 1—11.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	1
II. Geschichtliches	5
III. Biologie	7
Fundorte und Lebensraum S. 7. — Ruhe und Bewegung S. 9.	
Nahrung und Schaden S. 10. — Feinde S. 11. — Begattung S. 12.	
Eier und Eiablage S. 13. — Entwicklung und Wachstum S. 15.	
IV. Anatomie	16
A. Material und Methoden	16
B. Äußeres	17
Körperöffnungen S. 19. — Kopf S. 20. — Oberflächen-	
struktur S. 21. — Färbung und Zeichnung S. 21.	
C. Integument	22
a) Notum und Hypnotum	22
Epithel S. 23. — Hautatmung S. 23. — Haut- und Peri-	
notaldrüsen S. 24. Muskulatur S. 28. — Pigment S. 29.	
b) Sohle	30
c) Fühler	33
Mundlappendrüse S. 35. — „Spindelzellen“ S. 35.	
d) Fußdrüse	37
D. Darmkanal	42
a) Pharynx	44
Muskulatur S. 45. — Innerer Bau und Radulastütze S. 47. —	
Radulapapille S. 47. — Radula S. 48. — Kiefer S. 53.	
Speicheldrüsen S. 53.	
b) Ösophagus und Kropf	54
c) Magen	55
d) Mitteldarmdrüse	58
e) Mittel- und Enddarm	60
Topographisches S. 60. — Verbindungskanal zwischen Rek-	
tum und Ureter posterior bei Meisenheimeria alte S. 61.	

	Seite
E. Niere und „Lunge“	62
a) Niere	65
b) Uretre (Ureter inf. + med. + sup.)	66
c) „Lunge“ (Ureter posterior)	68
F. Genitalorgane	71
a) Topographie und Morphologie	71
b) Zwitterdrüse	79 •
c) Zwittergang und Befruchtungstasche	80
d) Ovidukt	80
e) Eiweißdrüse	82
f) Receptaculum seminis	83
g) Vas deferens und Canalis junctor	84
h) Samenleiterdrüse	84
i) Penis	84
k) Reizkörper und Drüsenschläuche	86
l) Zur Entwicklung des Genitalapparates	87
G. Nervensystem	91
a) Cerebralsystem	93
b) Bukkalsystem	95
c) Pedalsystem	96
d) Visceralsystem	98
H. Sinnesorgane	102
a) Auge	102
b) Statocyste	102
c) Geruch, Geschmack und Gefühl	102
I. Gefäßsystem	103
a) Herz	103
b) Arteriellcs System	104
c) Venöses System	107
V. Systematik	110
Ergänzung der HEYNEMANNschen Namenliste 1906 S. 110. — Brauchbarkeit der Artmerkmale S. 113. — Kritische Prüfung aller beschriebenen Arten S. 119. — Systematische Gruppierung S. 216. — Diagnosen: der Unterordnung Vaginuloidea S. 219, — der Familie Vaginulidae S. 219, — der Unterfam. Meisenheimeriinae S. 220, — der Gattung Pleuroprocta und ihrer Arten S. 220, — der Gattung Meisenheimeria und ihrer Arten S. 223, — der Gattung Vanigula und ihrer Arten S. 228, — der Gattung Cyliandrocaulus und ihrer Arten S. 232, — der Gattung Vaginina und ihrer Arten S. 239, — der Unterfam. Vaginulinae S. 239, — der Gattung Vaginula und ihrer Arten S. 239, — der Gattung Phyllocaulus und ihrer Arten S. 241, — der Unterfam. Sarasinulinae S. 245, der Gattung Belocaulus und ihrer Arten S. 245, — der Gattung Sarasinula und ihrer Arten S. 250, — der Unterfam. Semperulinae S. 254, — der Gattung Semperula und ihrer Arten S. 254.	
VI. Bestimmungsschlüssel	264

VII. Geographische Verbreitung	Seite 268
Verbreitung der Unterfamilien S. 270, — der Gattungen S. 270, der Arten S. 274. — Alter der Familie und phylogenetische Stufen innerhalb der Arten S. 278. — Künstliche Verbreitungsmöglichkeiten S. 279. — Phylogenetische Zusammenhänge der Arten S. 285. — Ausbreitungswege S. 289. — Ausbreitung in Süd- und Mittel-Amerika S. 293. — Ausbreitung in Afrika S. 297. — Ausbreitung von Afrika aus ostwärts und Besiedelung des indomalayischen Archipels S. 298. — Verbreitung von <i>Sarsinula plebeja</i> über den pazifischen Kontinent „Ozeanien“ S. 306. — Zeiten der Ausbreitung S. 313. — Südatlantik S. 314. — Ozeanis S. 314. — Lemuris S. 315. — Antillis S. 316. — Indonesische Landbrücken S. 316. — Entstehungszeit der Vaginuliden S. 317.	
VIII. Phylogenie	320
Kritik der COLOSischen Annahme der Opisthobranchier-Natur der Soleoliferen S. 321. — Beweise für die Pulmonatennatur der Vaginuliden S. 326. — Beweise für die Zwischenstellung der Vaginuliden zwischen Bas- und Stylommatophoren S. 327. — Ähnlichkeiten der Vaginuliden mit den Oncidiiden S. 329. — Verschiedenheiten beider Familien S. 329. — Vaginuliden und Rathouisiiden S. 333. — Phylogenie der Pulmonaten überhaupt S. 336. — Phylogenie der Arten der Vaginuliden S. 338. — Nachtrag S. 342.	
IX. Literaturverzeichnis	344
X. Register der Artnamen	363
XI. Erklärungen der Abkürzungen	367
XII. Erklärung der Tafelfiguren	369

I. Einleitung.

Die ausgezeichneten Arbeiten PLATES (1891, 1893) über die opisthopneumonon Lungenschnecken sollten in einem dritten Teil die Vaginuliden zum Gegenstand der Untersuchung haben. Abgesehen von einer kleineren Mitteilung ist jedoch diese Arbeit nicht mehr erschienen. Und doch war es von großem Interesse festzustellen, welcher Platz im System dieser Familie anzuweisen sei, zumal einander stark widersprechende Ansichten darüber geäußert waren. Die Frage wurde in letzter Zeit wieder von COLASI (1922) angeschnitten, der vielleicht als erster die Vaginuliden ganz von den Pulmonaten trennen und sie als Opisthobranchier betrachtet wissen wollte. Da erschien es also doppelt wünschenswert, diese eigenartigen Formen einer möglichst umfassenden Bearbeitung zu unterziehen. Zwar liegen Untersuchungen in dieser Richtung schon vor, doch berücksichtigen sie meist nur eine oder ganz wenige Arten und diese dann mitunter nur auf

bestimmte Organisationsverhältnisse hin. Besonders fehlte es an einer genaueren histologischen Durcharbeitung. Der Wunsch, die vorhandenen Lücken auszufüllen, konnte in die Tat umgesetzt werden, nachdem mir das von PLATE auf Ceylon gesammelte Material, sowie die von SARASIN und ROUX auf Neukaledonien gemachte Ausbeute¹⁾ in bereitwilligster Weise überlassen worden war. Schon bald nach Beginn der Arbeit machte sich recht unliebsam bemerkbar, daß die Systematik der Familie noch recht unzulänglich war. Und doch war es für phylogenetische Betrachtungen auf vergleichend-anatomischer Basis erforderlich, gerade in diesem Punkte möglichste Klarheit zu haben. Zwar fehlt es auch hier nicht an Versuchen, die besonders von SIMROTH (1913, 1913 A) unternommen wurden, aber sie behandeln nur einzelne kleinere meist geographische Bezirke und nicht, wie es für meine Aufgabe nötig war, die Gesamtheit der Arten. So war es also nicht zu umgehen, eine umfassende Revision der Vaginuliden vorzunehmen. Meiner Bitte an verschiedene Museen um Überlassung des Materials wurde in bereitwilligster Weise nachgekommen, und es war mir möglich, die Vaginuliden folgender Sammlungen zu untersuchen: Berlin, Leipzig, Hamburg, München, Frankfurt a. M., Göttingen, Kiel, Jena, Wien, Basel, Kopenhagen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dafür meinen Dank auszusprechen den Herren: MEISENHEIMER (Leipzig), THIELE (Berlin), LOHMANN und DEGNER (Hamburg), ZIMMER (Berlin, früher München), A. WEBER (München), ZUR STRASSEN und HAAS (Frankfurt), KUEHN und HOFFMANN (Göttingen), v. BUDDENBROCK und REIBISCH (Kiel), STURANY (Wien), SARASIN, ROUX und BOLLINGER (Basel), SPAERCK (Kopenhagen). Zu ganz besonderem Dank aber bin ich Herrn Prof. Dr. L. PLATE verpflichtet, der mir außer seinem Material alle Mittel seines Institutes zur Anfertigung der Arbeit in entgegenkommendster Weise zur Verfügung stellte.

Ich habe die vorliegende Arbeit in die folgenden Abschnitte gegliedert: 1. Biologie, 2. Anatomie und Histologie, 3. Systematik, 4. Geographische Verbreitung, 5. Phylogenie. Die ursprüngliche Absicht, auch die Ontogenie in den Kreis der Betrachtungen ein-

1) Das neukaledonische Material wurde nach dem Tode SIMROTHS, der es zur Bearbeitung erhalten hatte, durch die gütige Vermittlung meines hochverehrten Lehrers Prof. MEISENHEIMER meinem Freunde GRIMPE und mir zur weiteren Untersuchung überlassen. Die diesbezüglichen morphologisch-systematischen Ergebnisse sind von uns in dem Reisewerk *Nova Caledonia* (Vol. III) veröffentlicht.

zubeziehen, mußte ich fallen lassen und konnte dies um so mehr als einiges mir vorliegende Eimaterial aus der Sammlung SARASIN und ROUX, sowie aus dem Museum Kopenhagen zu lückenhaft und, wie sich nach einigen Proben herausstellte, zu weit entwickelt war, so daß ich den Untersuchungen P. u. F. SARASINS (1899) kaum hätte wesentlich Neues hinzufügen können.

II. Geschichtliches.

Die älteste Beschreibung einer Vaginulide finden wir bereits am Anfang des 18. Jahrhunderts durch SLOANE (1725). Er sammelte auf Jamaica eine Nacktschnecke, der er den Namen „*Limax cinereus terrestris*“ gab. Die Angabe schien völlig in Vergessenheit geraten zu sein, denn erst etwa 100 Jahre später wird die Art von CUVIER (1817) wieder angeführt und dem Genus *Onchidium* zugeteilt zugleich mit einer neuen Art *O. laevigatum*. Fast gleichzeitig erschien die Arbeit BLAINVILLES (1817), in der er seine *Veronicella* (*V. laevis*) beschrieb, die am hinteren Körperende eine Schale aufweisen sollte. Wenig später kamen dann die ersten Lieferungen des FÉRUSACschen Werkes (*Prodromus* 1821, 1823) heraus. Er begründete die neue Gattung *Vaginulus*, der er außer drei neuen Arten die beiden erwähnten CUVIERSchen *Onchidien*-Species zuordnete. Unmittelbar danach bekennt BLAINVILLE (1824), daß er *Veronicella* fälschlich eine Schale zuerkannt habe. Er zieht also die FÉRUSACsche *Vaginulus* zu seiner *Veronicella*, begeht aber gleichzeitig den neuen Fehler, beide mit der *Onchidium typhae* BUCHANAN in ein Genus *Onchidium* zu vereinigen (*Onchidium peroni* CUVIER stellt er in ein neues Genus *Peronia*). Bereits vier Jahre später (1828) ändert er abermals seine Ansicht, trennt *Onchidium* ab und stellt seine Gattung *Veronicella* wieder her, der er die FÉRUSACschen Arten anreihet. — Die noch vorher von GUILDING (1825) publizierte Art „*occidentalis*“ wird demnach als *Onchidium* bezeichnet. — Aber noch einmal wird kurz darauf von RANG (1829) das Genus *Onchidium* mit *Vaginulus* und *Veronicella* als Synonyme hergestellt. Als Typ wird *O. typhae* genommen, während die übrigen *Oncidien* der Gattung *Oncis* FÉR. (= *Peronia* BLAINV.) zugeteilt werden. Dieser Fehler scheint indessen nirgends Eingang gefunden zu haben, wohl hauptsächlich deshalb nicht, weil die kurz darauf erscheinenden Fortsetzungen des FÉRUSACschen Werkes (von DESHAYES bearbeitet [1830]) die Gattung *Vaginula* (der von FÉRUSAC

falsch gebildete Name *Vaginulus* ist hier in den richtigeren *Vaginula* geändert) wieder einführt. Nur noch ein einziges Mal finden wir eine Vaginulide als *Onchidium* beschrieben und zwar die PFEIFFERSche *V. (O.) cubensis* (1840). Der Streit, ob *Veronicella* die Priorität vor *Vaginula* habe, ist aber damit noch nicht ausgetragen und auch heute noch werden beide Namen gebraucht; allerdings schreibt die Mehrzahl der Malakozoologen und unter ihnen die bedeutendsten *Vaginula*, während *Veronicella* fast nur von französischen und englischen Autoren angewendet wird. Bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts wurden im ganzen 18 Arten beschrieben. Die Anatomie war für den historischen Typ (*Vaginula taunayi*) durch die Untersuchungen BLAINVILLES (in FÉRUSSACS Werk 1823) bekannt geworden. Die zweite Hälfte des Jahrhunderts bedeutete dann für die Vaginulidenforschung einen ungeheueren Aufschwung. Zunächst wurden die Arten auch weiterhin nur nach dem Äußeren charakterisiert, obwohl von LEIDY (1851), KEFERSTEIN (1865) und P. FISCHER (1878) erneut genaue anatomische Darstellungen geliefert worden waren. Sehr viel vollkommener wurden dann die Diagnosen durch HEYNEMANN (1885) gestaltet, der zum ersten Male genaue Maßangaben fordert. Ungleich wichtiger aber war SEMPERS Vorgehen (1885), der als erster die Wichtigkeit der inneren Anatomie, speziell die Gestaltung der männlichen Genitalendwege, für die Charakterisierung der Arten erkannte. Auf dem gleichen Wege schritt dann auch SIMROTH weiter, wohl der beste Kenner der Gruppe. Ihm verdanken wir auch die erste Kenntnis der Histologie neben einer vorzüglichen anatomischen Darstellung. In seinen späteren Arbeiten wandte er sich jedoch mehr der Systematik zu und hat wiederholt Versuche gemacht, eine Aufteilung der recht zahlreich gewordenen Arten in Genera vorzunehmen. Er hat dann auch als erster in kurzen Zügen ein Bild der geographischen Verbreitung entworfen (1913 A). Besonderer Erwähnung unter der großen Zahl der Arbeiten, teils systematischen, teils anatomischen Inhalts, die Ende des vorigen und Anfang dieses Jahrhunderts erschienen, verdienen die Untersuchungen P. u. F. SARASINS (1898), die zum ersten und bisher einzigen Male die Entwicklung, leider nicht in lückenloser Serie, berücksichtigen. Die daran anschließenden phylogenetischen Betrachtungen setzten solche SIMROTHS (1891) und PLATES (1891—1900) fort. Abschließend sei nur noch erwähnt, daß bisher etwa 250 Vaginuliden beschrieben worden sind.

III. Biologie.

Eine umfassende Untersuchung über die Biologie der Vaginuliden, wie sie nur im Lebensgebiet der Tiere selbst, d. h. in einer tropischen Station, angestellt werden könnte, fehlt bisher. Wir sind also lediglich auf die gelegentlichen Beobachtungen und Notizen angewiesen, die in der Literatur, meist im Anschluß an Diagnosen, verstreut sind. Wenn ich nun auch nicht durch eigene Beobachtungen — es ist bisher noch nicht gelungen, Vaginuliden lebend nach europäischen Instituten zu bringen, — neues hinzufügen kann, so glaube ich dennoch durch Zusammenstellung aller dieser Notizen einigermaßen ein Bild über Lebensweise und -gewohnheiten dieser tropischen Nacktschnecken geben zu können. Auf das Verbreitungsgebiet im allgemeinen soll weiter unten im Anschluß an die systematischen Erörterungen näher eingegangen werden. Nur soviel sei hier erwähnt, das es sich fast ausschließlich auf die tropischen bis höchstens subtropischen Gegenden beschränkt und seine Grenzen ziemlich genau mit der Palmengrenze zusammenfallen. Die Tiere sind also auf tropische Durchschnittstemperaturen angewiesen. Nach den meisten Fundortsangaben nun, sofern diese überhaupt genauer angeführt werden, halten sich die Schnecken unter Steinen, Holzstücken, Borke, Laub, gefallenen Baumstämmen und ähnlichem, bisweilen auch in Erdlöchern und Spalten (BINNEY 1851 II, p. 16) auf. Kann man also schon daraus auf eine nächtliche Lebensweise schließen, so geben außerdem einige Autoren direkte Beobachtungen dafür an (GUILDING 1825, p. 323; D'ORBIGNY 1838, p. 219; FÉRUSAC 1823, p. 96 v; VOSSELER 1913, p. 226 u. a.). (DALL 1905, p. 446) findet wohl mit Recht in dieser nächtlichen Lebensweise den Grund, weshalb Vaginuliden meist verhältnismäßig selten und nur in geringer Zahl gefunden wurden. Außer „in taufeuchten Nacht- und Morgenstunden“ (VOSSELER 1913, p. 226) kommen die Tiere auch bei nebligem Wetter und besonders nach Regen aus ihren Verstecken hervor. (FÉRUSAC 1823, p. 82; D'ORBIGNY 1838, p. 219; FISCHER 1871, p. 169). Es kann also nicht wundernehmen, daß SJOESTEDT (nach AILLY 1896, p. 116) *V. pleuroprocta* zur Regenperiode im August bei Bibundi (Kamerun) zu Tausenden findet. Auch *V. vosseleri* ist zu dieser Periode bei Amani (Deutsch-Ostafrika) sehr häufig (VOSSELER 1913, p. 226). D'ORBIGNY (1838, p. 220) gibt für *V. limayana* in der Umgebung von Lima an, daß sie nur zur Zeit der starken Nachttäue im August und September ihre Schlupfwinkel verlassen könne,

denn da Regen das ganze Jahr fehle, wäre nur dann die genügende Feuchtigkeit vorhanden. Vielleicht geht D'ORBIGNY in dieser Annahme etwas zu weit. Immerhin wird bei der auffallenden Trockenheit dieser Gegend von Lima eine sehr versteckte Lebensweise anzunehmen sein, denn Feuchtigkeit ist für die Vaginuliden, wie für Nacktschnecken überhaupt, vielleicht der ausschlaggebendste Lebensfaktor. Und es stimmen fast alle Angaben überein, daß nur kühle, schattige und feuchte Plätze den Tieren als Schlupfwinkel dienen. Für *V. moreleti* gibt FISCHER (1871, p. 169 nach MORELETS Bericht) direkt an, daß nicht nur Feuchtigkeit die Schnecke veranlasse, aus ihrem Verstecke hervorzukriechen, sondern auch Trockenheit. In letzterem Falle dürfte das Tier allerdings bald zugrunde gehen, wenn es nicht rechtzeitig einen geeigneten Platz auffindet, denn die Tiere sind gegen Trockenheit sehr empfindlich und sterben schon nach wenigen Stunden (HOLMBERG 1913, p. 167). Nur BINNEY (1852 II, p. 16) sagt: „... sometimes it inhabits verry dry localities“ (für *V. floridana*). Die Angabe dürfte mit einiger Vorsicht aufzunehmen sein. Zwei Fundortsnotizen bedürfen besonderer Erwähnung. ALLEMÃO (1857, p. 214) fand seine *V. reclusa* (zwei Stück) in dem Internodium eines Bambus. Eine kleine Öffnung, die für die ziemlich stattlichen Schnecken als Durchgang zu klein war¹⁾, diente zahlreichen Insekten als Eingang. ALLEMÃO ist bereits der Ansicht, daß letztere lediglich der zuckerhaltigen Flüssigkeit wegen den Ort aufsuchen. Anders aber scheint es fast bei *V. myrmecophila* zu liegen, die DOHRN in Gesellschaft großer Ameisen fand (HEYNE-MANN 1868, p. 38). Hier bedarf es ganz besonders erneuter und genauer Beobachtung, ehe man ein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis zwischen Ameise und Schnecke annehmen darf. Ich möchte zunächst an reinen Zufall glauben. — Und endlich besteht hinsichtlich des Aufenthaltsortes keinerlei Abhängigkeit von der Höhenlage. Fundorte in Küstennähe kommen ebenso vor wie solche bis 3600 m. (Kolumbien für *V. alticola* SIMROTH 1913 A, p. 308), sofern eben die sonstigen Lebensbedingungen, besonders das Klima, eine Existenz in diesen Höhen ermöglicht.

In diesen Verstecken nun liegen die Schnecken oft zu mehreren dicht zusammen und stark kontrahiert, so daß ihr Körper

1) Als junge Tiere müssen sie durch diese Öffnung in den Bambus gelangt sein.

etwa die Form einer Ellipse hat (FISCHER und CROSSE 1878, p. 679) Der Kopf ist vollkommen unter den Mantel zurückgezogen und die Hyponota sind dem Boden angedrückt. Bei Berührung soll sich *V. moreleti* (FISCHER 1871, p. 169) nicht, wie unsere Nacktschnecken, kontrahieren, sondern asselartig einrollen. Auch (HEYNEMANN 1868, p. 38) gibt ähnliches für *V. myrmecophila* an. Die Tatsache dürfte ganz einfach darin ihre Erklärung finden, daß die Tiere in der Ruhelage das Notum bereits auf ein Mindestmaß kontrahiert haben. Ein weiterer Reiz kann nur die elastische und weit muskulösere Kriechsohle zu stärkerer Zusammenziehung veranlassen, was notwendigerweise eine sohlenwärts konkave Krümmung zur Folge haben muß.

Sobald aber die Tiere anfangen zu kriechen, streckt sich ihr Körper ganz beträchtlich in die Länge (bis über das Doppelte der ruhenden Schnecke) und nimmt etwa zylindrische Form an. FÉRUSSESS Abbildungen der *V. taunayi* nach dem lebenden (1823, tab. VII B, fig. 1) und toten (tab. VIII A, fig. 7) Tier zeigen die Unterschiede deutlich genug. Kopf und Fühler sind weit vorgestreckt und die unteren Fühler werden nach Mitteilungen STRUBELLS an SIMROTH (SIMROTH 1897, p. 138) beständig ein- und ausgestülpt. Diese sind nun, wie schon von den älteren Autoren angegeben wird, zweispartig oder zweilappig, und zwar besitzt der untere Lappen außer einem nervösen Endknopf eine Drüse, die in eine Vorhöhle mündet. Nur dieser Teil wird vermutlich die rhythmische Bewegung ausführen, wobei das Einziehen dazu dienen dürfte, den Endknopf immer wieder mit dem Sekret zu befeuchten. Dieser aber scheint als Tastorgan zu funktionieren nach einer Beobachtung HEDLEYS (SIMROTH 1890, p. 895) und MORELETS (FISCHER 1871, p. 168). Die oberen Fühler, die Augenträger, zeigen ein ähnliches lebhaftes Spiel, wie wir es von unseren Schnecken her kennen, nur daß sie im Gegensatz zu diesen hier kontraktile sind. Die Hyponota sind ein wenig nach schrägoben gerichtet (HOLMBERG 1913, p. 164, fig. 1). Auf ihrem Weg richten sich die Tiere wiederholt senkrecht auf, wobei sie sich bis zu $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ ihrer Körperlänge von der Unterlage lösen können (GOULD 1852, p. 6; HOLMBERG 1913, p. 164). Es kann jetzt natürlich ohne erneute Beobachtungen nicht entschieden werden, ob es sich wirklich um ein ganz spontanes Aufrichten handelt oder um die sogenannte „Aufbäumbewegungen“, wie sie unsere Schnecken bei plötzlicher (auch nur vorübergehender) Beschattung ausführen (BUDDENBROCK 1920; FRANZ 1921). In dieser

Stellung hat HOLMBERG (l. c.) dann auch das Wellenspiel der Sohle beobachtet. Die genaue Kenntnis darüber verdanken wir SIMROTH (1892, 1897), der das Verhalten an Skizzen studierte, die von STRUBELL nach dem Leben gemacht waren. Die lokomotorischen Wellen gleichen in Ausdehnung, Anzahl (etwa 20—25) und Schnelligkeit durchaus denen der Stylommatophoren. Im Gegensatz zu einem *Limax* aber ist bei *Vaginula* die Intensität der Wellen am Schwanzende am stärksten nach vorn zu allmählich abklingend und dabei völlig unabhängig von den *Soleolae*. Auf diese Weise kriechen die Schnecken nach Angabe verschiedener Autoren sehr rasch (PFEIFFER 1840, p. 250; BINNEY 1851 II, p. 16; GOULD 1852, p. 6; HEDLEY 1891, p. 897; P. u. F. SARASIN Fundortsetikette *V. melotomus*), nach GOULD (l. c.) sogar viel rascher als unsere *Limaciden*. Nur D'ORBIGNY gibt von *V. limayana* an, daß sie „rampe lentement, et...il lui faut, pour ramper bien moins d'humidité qu'aux limaces“ (1838, p. 220); die regenlose Umgebung scheint also die normalen Lebensäußerungen der Tiere stärker zu beeinflussen (vgl. auch oben S. 8).

Die Nahrung der *Vaginuliden* ist rein vegetabilisch. VOSSELER, der die Exkremente der *V. vosseleri* untersucht hat (1913, p. 228), stellte fest, daß sowohl grüne Pflanzenteile als auch vermoderte darin enthalten waren. SIMROTH (1913 A, p. 191) ist zwar der Ansicht, daß die Tiere Humusfresser seien, die nur ausnahmsweise herbivor wären; der Darminhalt bestehe vielfach aus Sand und Steinchen. Ich glaube aber, daß SIMROTH damit zu weit geht und viel häufiger Pflanzennahrung angenommen wird. Damit stimmen zunächst einige Fundortsangaben „auf Sträuchern“ überein. (SIMROTH 1895 A, p. 64; SCHEPMAN 1887, p. 5; FÉRUSAC 1823, p. 96 v; Fundortsetikette für *V. taunayi* [Mus. Hamburg]) oder nach D'AILLY (1896, p. 116) auf Blättern von *Pennisetum polystachyon*, *Amomum granum paradisi* und auf Gramineen, dann aber vor allem auch direkte Beobachtungen. Bereits SLOANE gibt nach FÉRUSAC (1823, p. 82)¹⁾ an, daß Kräuter gefressen werden. Ferner soll sich *V. taunayi* von Kohlarten ernähren (FÉR. 1823, p. 96 v). MORELET endlich teilte FISCHER mit (1871, p. 166, 167), daß *V. occidentalis* Tabakblätter und *V. sloanei* die Rinden der Kaffeepflanzen angehe. Bisweilen kommt auch Fructivorie vor. Wenigstens berichtet

1) Ich habe allerdings in der Originaldiagnose bei SLOANE diese Bemerkung nicht finden können.

DALL (1892, p. 6), daß *Vaginula* Tomaten bis auf die Schale ausfraß. Dabei traten die Schnecken in solcher Unzahl auf, daß die gesamte Plantage nahezu vernichtet wurde, da der Besitzer die nächtlichen Gäste lange nicht entdecken konnte. Auch Kaffee- und Tabakplantagen (MORELET in FISCHER 1871, p. 166, 167) sowie Gemüsegelder (FÉR. 1823, p. 96v) sollen mitunter stark von Vaginuliden verwüstet werden.

Inwieweit nun die Schnecken anderen Tieren zur Nahrung dienen, darüber sind unsere Kenntnisse nur sehr gering. Nach Mitteilung von BRAUN (SIMROTH 1914, p. 283) sind die Hauptfeinde der großen brasilianischen *V. tuberculosa* die großen Bufo- und Ceratophrysarten. Weiter gehören wohl Echsen und Schlangen zu den Vertilgern (SIMROTH l. c.). Vögel und Säuger hingegen scheinen nicht in Frage zu kommen.

Nicht allzu selten treten Nematoden als Parasiten auf. COLOSI berichtet (1922, p. 504) von seiner *V. difficilis*, daß die Fußdrüse von zahlreichen Fadenwürmern zerstört gewesen sei. Auch SIMROTH hat solche festgestellt und bei einer bolivianischen Art sogar fast den ganzen Körper bis in die Augenträger hinein von einem oder mehreren Würmern (*Gordius*- oder *Mermis*-art) durchsetzt gefunden, wobei alle Organe mehr oder weniger gelitten hatten (SIMROTH 1913, p. 311—312). Ich selbst konnte bei einer *V. pulchra* aus Ecuador überall entlang der Pedalnervenstränge und am Gehirn zahlreiche Zysten eines Nematoden feststellen. Eine Schädigung der übrigen Organe konnte ich zwar nicht bemerken, doch machte das Tier ganz den Eindruck, als sei es nicht in Alkohol abgetötet, sondern in Wasser erstickt worden; es war nicht nennenswert kontrahiert und hatte Kopf und Fühler vorgestreckt — mehrere andere Tiere gleichen Fanges waren stark zusammengezogen. — Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, daß die Schnecke nicht mehr fähig war sich zu kontrahieren, eine Vermutung, die durch die Lage der Zysten an den Fußnerven eine Bekräftigung erhält. Zwar ist es möglich, daß das Tier schon vorher tot war, doch würde dann wieder die Bewegungsunfähigkeit als Ursache angesehen werden können. SIMROTH (1913, p. 312) beobachtete bei *V. rufescens* ebenfalls eine solche Zyste an den Pedalnerven. Die zwischen letzteren verlaufende große Arteria pedalis dürfte die Encystierung des Parasiten gerade an dieser Stelle veranlaßt haben.

Wenden wir uns schließlich zur Biologie der Begattung und Eiablage, so sind wir hinsichtlich der ersteren auf reine

Vermutungen angewiesen. Die Begattung selbst ist noch niemals beschrieben worden. Sie dürfte ziemlich sicher ähnlich wie bei unserem *Limax maximus* im allgemeinen nur nachts stattfinden, was eine gelegentliche Beobachtung fast unmöglich macht. Weiter kann man aus der Lage der beiden Geschlechtsöffnungen mit Sicherheit schließen, daß sich die beiden Partner mit den rechten Körperseiten aneinander legen, um die Penes einführen zu können. Ob freilich immer eine gegenseitige Begattung erfolgt, läßt sich nicht ohne genaue Beobachtung entscheiden. Zwei Vaginuliden im Berliner Museum mit der Etikettennotiz „in Kopula gefangen“ zeigen beide die männlichen Genitalien zum Teil hervorgestreckt. Könnte man hieraus also ziemlich sicher auf gegenseitige Begattung schließen, so darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß wiederholt Vaginuliden den Penis oder den Reizkörper hervorgestülpt haben, bei denen dies aber ziemlich sicher nur auf Wirkung des plötzlichen Todes im Alkohol zu schieben ist. SIMROTH (1897, p. 142) ist allerdings der Ansicht, daß ein vorgestreckter Penis eine vorausgegangene Kopula sicher anzeigt, wundert sich aber gleichzeitig, daß dann die weibliche Geschlechtsöffnung nicht, wie zu erwarten wäre, erweitert ist. Dieser Umstand scheint mir also durchaus für eine künstliche Ausstülpung zu sprechen. Da nun bei allen Vaginuliden die männlichen Genitalien früher voll entwickelt sind als die weiblichen, solche Tiere aber nach SIMROTH (1918, p. 284) bereits „Bisse und herausgeschabte Stellen“ als Radulaverletzungen des Partners haben sollen, so „deutet das doch wohl auf männliche Reife, bei Protandrie“, d. h. also SIMROTH nimmt dann nur eine einseitige Begattung an. Seine Beweisgründe aber, die „Radulabisse“, auf die ich gleich zurückkommen werde, erscheinen mir für solche Annahme zu schwach und ich möchte zunächst doch nur eine gegenseitige Begattung annehmen. Ob Selbstbefruchtung, die nach SIMROTH sehr oft stattfinden soll, vorkommt, entzieht sich noch ganz unserer Kenntnis (vgl. S. 76—77), Ebenso muß es ungewiß bleiben, ob ein Vorspiel zur Kopula stattfindet. SIMROTH (1913, 1913 A, 1918) nimmt es bestimmt an, denn von zahlreichen Vaginulaarten erwähnt er Verletzungen, die die Radula des Partners verursacht habe. Gewiß kommen solche Verletzungen vor. Wenn man aber das von ihm gegebene Bild der *V. grisea* (1913, tab. XI, fig. 8) ansieht, so kann man sich unmöglich einen derartigen Substanzverlust als durch eine Radula entstanden denken. Es geht doch wohl nicht an, jede verletzte Stelle einer

oft jahrzehntelang in Sammlungen befindlichen Schnecke als Radulawunde zu deuten. Wenn ich dennoch ein Vorspiel annehmen möchte, so tue ich es nur in Analogieschluß bei der sonst so weit gehenden Übereinstimmung der Biologie der Vaginuliden mit der unserer Nacktschnecken. Unklar bleibt auch noch die Funktion der sogenannten „Pfeil- oder Penisdrüsen“ und „-papille“. Ziemlich sicher wird letztere nicht als Stimulationsorgan im Sinne eines Liebespfeiles unserer *Helix* verwendet (entgegen SIMROTH 1913, p. 307). Wohl aber kann sie als Reizorgan gebraucht werden wie bei *Agriolimax*. Wenn ich nach diesen Erörterungen ein zusammenfassendes Bild des Begattungsvorganges entwerfen darf, so könnte man sich diesen etwa wie folgt vorstellen. Die beiden Partner umkreisen sich und lecken sich gegenseitig den Schleim ab, bis sie schließlich ihre rechten Hyponota aneinanderbringen können. Hierauf werden die Reizkörper ausgestülpt, deren Sekret als chemischer, deren Körper als mechanischer Reiz erregend wirken mag. Schließlich werden im Höhepunkt der Erregung die beiden Penes gleichzeitig in die weiblichen Öffnungen gestoßen. Dauer des Vorspiels und der Kopula sind unbekannt; ebenso die Jahreszeit, es sei denn, man setzt entsprechend den Laichperioden (s. unten) Termine fest, die aber rein hypothetisch sein müßten, da ja die Länge der Zeit zwischen Begattung und Eiablage gänzlich unbekannt ist.

Besser sind wir über Eier und Eiablage der Vaginuliden unterrichtet. Ähnlich wie *Helix* gräbt *Vaginula* unter Holzstücken oder Steinen kleine Erdlöcher, in die der Laich abgelegt wird. Die Öffnung der Grube wird mit Gras maskiert (VOSSELER 1913, p. 226 ff). Der Eihaufen nun, der mit dünnen Kotfädchen wie umspinnen ist, besteht aus einer spiralig zusammengelegten Eischnur (VOSSELER l. c., JHERING 1922, p. 50). Daraus kann man schließen, daß die Schnecke während der Eiablage kreisförmige Bewegungen ausführt (rechtsseitig konkav). Der Muskeldruck der Vagina allein dürfte nicht zum Ausstoßen der Eier genügen und wird wahrscheinlich durch den Druck der Fuß- und Hyponotum-muskeln verstärkt. Eben dieser Druck muß aber auch auf den Enddarm wirken, aus dem dann gleichzeitig die Kotfädchen herausgedrückt werden (nach SIMROTH in VOSSELER 1913, p. 221). Der fast völlige Mangel des Darminhaltes bei laichreifen Tieren, legt die Vermutung nahe, daß vor und während dieser Periode die Nahrungsaufnahme unterbleibt. Das würde auch den geringen Durchmesser der Kotfädchen verständlich machen, während die

normalen Exkremente wesentlich dicker sind. Das Bessinnen der Eier mit den schleimigen Kotfäden gibt ein gutes Schutzmittel ab gegen Insekten, besonders Schaben, die VOSSELER (1913) wiederholt beim Ausfressen von Molluskeneiern beobachten konnte.

Über die Eier endlich liegen eine ganze Anzahl Angaben vor (GUILDING 1825, p. 323; ALLEMÃO 1857, p. 214; GUPPY 1866, p. 47; W. G. BINNEY 1878, p. 240; GIBBONS 1879, p. 132; SIMROTH 1890, p. 880; GERMAIN 1910, p. 8; SIMROTH 1913, p. 312—313; VOSSELER 1913, p. 226ff). Sie werden in einer Schnur zu etwa 10—30 Stück abgelegt, eines mit dem anderen durch ein dünnes Schleimfädchen verbunden, so daß das ganze einem Rosenkranz sehr ähnlich ist. Ihre Gestalt wird durchgehend als oval angegeben. Die Größe scheint nach der Art verschieden zu sein, für *V. sloanei* wird 3 mm angegeben (GIBBONS l. c.), für *alausiensis* (GERMAIN) 5—6 mm, für *vosseleri* (VOSSELER) 3,5—4 mm und für *laevis* (GUPPY) und *leydigi* (HEDLEY) etwa 6 mm. Der fast hyaline gelbliche Dotter wird nach SIMROTH (1913, p. 312) von einer strukturlosen Eischale umgeben, der dann nach außen eine Gallerthülle folgt, die einschichtig mit meridionaler Streifung, nach VOSSELER aber zweischichtig, innen körnig, außen fädig ist. Mit dem Heranwachsen des Embryo nimmt die Größe der Eier um $\frac{1}{2}$ —1 mm zu. Über die Zeit der Eiablage läßt sich zunächst noch nichts Bestimmtes sagen. GIBBONS gibt in Habana Juni an, HEDLEY (nach SIMROTH 1890, p. 880) in Brisbane Anfang Mai und VOSSELER in Amani am Kilimandjaro Mitte Mai. SARASIN und ROUX haben in Neukaledonien Ende März bis Anfang April Eier gesammelt. Diesen Angaben steht die Notiz von P. und F. SARASIN gegenüber (1899, p. 73), daß die Laichperiode von *V. boviceps* in Kema (N-Celebes) Ende Oktober ihren Abschluß fände. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der Beginn auch etwa im Juli ist. Hiernach würde also im großen ganzen die Eiablage im Ende des ersten bis Anfang des zweiten Drittels des Jahres stattfinden, d. h. etwa am Ende der tropischen Regenzeit. Im einzelnen wird die Zeit mehr oder weniger stark schwanken je nach Klima, Regen- und Trockenperiode. Die Entwicklung im Ei verläuft sicher sehr rasch. VOSSELER (l. c.) gibt eine Dauer von 12—13 Tagen an, bei einer Durchschnittstemperatur von 24°C und fast völlig wasserdampfgesättigter Luft. Auch P. und F. SARASIN (1899, p. 73) nehmen nur eine kurze Zeit an, die aber sicherlich je nach der Temperatur schwanken dürfte.

Über die Entwicklung der Vaginuliden verdanken wir P. und F. SARARIN (1899) genauere Untersuchungen. Bis dahin galt allgemein, daß eine Metamorphose fehle (SEMPER 1862, p. 14; 1877, p. 488; JHERING 1885, p. 281; SIMROTH 1890, p. 880), daß also die Larvenorgane (Schwanz- und Kopfblase (Urniere und Embryonal-schale) gar nicht zur Ausbildung kommen sollen. Nach SEMPER (1862, p. 14) nehme „gleich nach der Furchung — — — der Embryo eine länglich-zylindrische Gestalt an“. Eine Erklärung finden diese nicht mehr haltbaren Ansichten wohl durch die eben erwähnte, sehr kurze Entwicklungsdauer. Die wichtigste Feststellung der beiden Forscher ist, daß tatsächlich eine Metamorphose stattfindet. Der Embryo gleicht in allen wesentlichen Punkten einem solchen der *Planorbis corneus*, wie ihn FOL (1880) untersuchte, unterscheidet sich also durchaus von einer älteren Vaginula. Ferner findet sich auch eine Nackenblase und es wird sehr wahrscheinlich gemacht, daß sich eine Embryonal-schale in Form eines dünnen (chitinigen?) Cuticularhäutchens auf gewissen ziemlich frühen Entwicklungsstadien findet. Das Vorhandensein einer Urniere konnte nicht festgestellt werden, doch darf nicht außer acht gelassen werden, daß nur ein sehr lückenhaftes Material zur Verfügung stand. Schließt sich die erste Entwicklung enger an die eines Basommatophoren an, so gleicht sie später mehr der eines Stylommatophoren. Im einzelnen muß auf die Arbeit selbst (1899, p. 73 ff) verwiesen werden.

Über die Zeit des Wachstums bis zur erreichten Geschlechts-reife, ebenso wie über die Lebensdauer fehlen alle Angaben. SIMROTH (1890, p. 880) glaubt allerdings auf Grund der Tatsache, daß junge Tiere von etwa der halben Größe Erwachsener „bei gröberer Präparation noch keine Spur von Geschlechtswerkzeugen“ zeigen, daß man wie bei unseren Arionarten auf sehr schnelles Körperwachstum und daraus auf einjährige Lebensdauer schließen dürfe. Zunächst muß festgestellt werden, daß bei wesentlich kleineren Tieren der Genitalapparat auch ohne besondere Hilfsmittel sehr wohl aufzufinden ist, wenn auch noch wenig differenziert. Außerdem aber dürfte zu einem derartigen Schluß eine relativ kleine Kollektion wahllos aufgegriffener Stücke schwerlich berechtigen. Die Mitteilung HEDLEYS an SIMROTH „after a wet day in winter, the paths — — — were strewn with stiff and dying specimens“ besagt nur, daß die Vaginuliden, ob ein- oder mehrjährig, vielfach um diese Zeit zugrunde gehen, wofür „the damp and cold to be injurious“ (SIMROTH 1890, p. 881). Ziemlich

sicher dürfte mit Eintritt der Geschlechtsreife das Wachstum nicht abgeschlossen sein. COCKERELL und LARKIN (1894, p. 24) nehmen dies bereits an, da die Länge geschlechtsreifer Stücke 36—71 mm betrug. Ich habe selbst wiederholt beträchtliche Größenunterschiede feststellen können, die kaum nur auf einen verschiedenen Grad der Kontraktion im Augenblick des Todes zurückzuführen sind. Hieraus aber auf eine längere als einjährige Lebensdauer zu schließen, dürfte ebenso verfehlt sein.

Überblicken wir noch einmal kurz das Bild, daß ich aus den einzelnen Literaturangaben zusammenzustellen versuchte, so ergibt sich, daß die Biologie der Vaginuliden in allen wesentlichen Punkten durchaus der unserer einheimischen Nacktschnecken, speziell der unserer Limaxarten, gleicht.

Zum Schluß seien nur noch ein paar nebensächliche Angaben hinzugefügt. KÜCKENTHAL (1897, p. 59) erwähnt, daß eine Vaginula Halmaheras die gleiche braunschwarze Farbe des nackten Erdbodens hatte, während die helle Mittellinie des Notums genau einem welken Blattstiele gleiche. SIMROTH (1897, p. 140) führt dies als „einen der nicht häufigen Fälle ausgesprochener Mimikry oder Schutzfärbung unter Pulmonaten“ an. Ich kann mich seiner Meinung nicht anschließen, denn das Auftreten eines solchen Rückenstreifens ist, soweit unsere Kenntnisse reichen, sehr inkonstant, und die dunkle Farbe des übrigen Notums dem größeren Teil der Art eigen, so daß man meiner Ansicht nach von Schutzanpassung, wenigstens in dem Sinne wie es SIMROTH will, nicht eigentlich mehr reden kann. — Einige vulgäre Bezeichnungen der Vaginuliden werden von D'ORBIGNY (1838, p. 219) und HOLMBERG (1913, p. 166) angeführt. Nach ersterem bezeichnen sie die Indianer als Ceboi oder Heboi, nach letzterem kennt man sie in der Provinz Buenos-Aires als Babosas, doch werden sie von den argentinischen Bauern meist Chancacos oder Choncacos genannt. — Und endlich sei noch eine Bemerkung SLOANES (1725, p. 191) angeführt, nach der die Indianer Vaginuliden als Tauschartikel (?) nach dem Inland geführt haben sollen.

IV. Anatomie.

A. Material und Methoden.

Zur Feststellung der allgemeinen anatomisch-morphologischen Verhältnisse fand das gesamte Material, das mir von den genannten Museen zur Verfügung stand, Verwendung. Für die spezielleren und besonders die histologischen Untersuchungen diente fast aus-

schließlich das vorzüglich fixierte ceylonische Material der Sammlung PLATE. Es umfaßte die drei Arten *Semperula siamensis*, *Semperula maculata* und *Meisenheimeria alte* (in nur einem Stück). Zu dem gleichen Zwecke wurden auch sehr gut konservierte Neu-Kaledonische Stücke der Sammlung SARASIN und ROUX verwendet mit den beiden Arten *Meisenheimeria alte* und *Sarasinula plebeja*. Die makroskopisch gewonnenen Resultate wurden jeweils an Schnittserien nachkontrolliert. Zur Färbung der Schnittpräparate wurde VAN GIESONSche Lösung, Hämatoxylin nach DELAFIELD oder Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN verwendet, letztere beiden mit Eosin, Orange-G oder Lichtgrün gegengefärbt. Zumal die letzte Plasmafärbung eignete sich besonders, wenn es galt, den Verlauf der Nerven festzustellen. Daneben fanden noch spezifische Schleimfärbungen (Mucikarmin, Thionin, Triazid) Anwendung. Die Untersuchung von Totalpräparaten erfolgte in Tetralin, nachdem sie mit salzsaurem Karmin gefärbt worden waren. Die Radulae habe ich mit Pyrogallol gefärbt, dem ich eine Spur Alkali zusetzte. Dadurch wird der braune Farbton wesentlich verstärkt, was sich für die Untersuchung als zweckmäßiger herausstellte.

Die weitgehende Übereinstimmung im inneren Bau ermöglichte es, die folgende Darstellung im wesentlichen ohne Rücksicht auf die Art zu bringen. Dies gilt besonders für die Histologie. Wo sich für einzelne Organkomplexe artliche Unterschiede finden, werden sie entsprechend behandelt werden.

B. Äußeres.

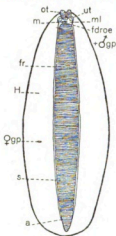
Der Umriss einer Vaginulide stellt allgemein ein längliches Oval dar, dessen vorderes Ende in der Regel ein wenig zugespitzter ist, als das hintere, mehr gerundete (Textfig. 1a). Es leuchtet ohne weiteres ein, daß Länge und Breite und damit die Biegungen sämtlicher Konturen je nach dem Grade der Kontraktion recht erheblichen Schwankungen unterworfen sein können. Ein Vergleich der beiden Textfiguren 1a und 1b zeigt dies von der gleichen Art deutlich genug. Die Verwendung der Gestalt als spezifisches Merkmal muß also aus diesem Grund im allgemeinen abgelehnt werden. Dies gilt nicht nur von den mancherlei, aber stets ganz wertlosen Angaben in den älteren Diagnosen, sondern auch von den in neuerer Zeit von SIMROTH gegebenen Beschreibungen. Er will z. B. einen ovalen, einen prismatischen und einen egelhaften Typus scheiden (1913, p. 277—278). Aller-

dings gibt er zu, daß diese „Typen — — nur deskriptive Bedeutung haben und keine systematische“ (l. c. p. 278); in der Anwendung fällt es ihm mitunter schwer zu entscheiden, welcher Gruppe er die Stücke einreihen soll. Ich glaube, damit ist der beste Beweis für die Unbrauchbarkeit dieses Merkmales selbst als rein beschreibendes gegeben. Es muß als fast unmöglich gelten, ohne zahlreiches Vergleichsmaterial auch nur annähernd die Art zu erkennen. Ich gebe zu, daß sich Unterschiede finden (am

Alkoholmaterial!), die aber nicht mit Worten zum Ausdruck gebracht werden könnten.

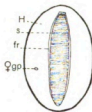
Die gesamte Rückenfläche wird nun von einer einheitlichen glatten, nirgends durch Öffnungen oder Furchen oder Falten durchbrochenen Fläche bedeckt. Sie entspricht in ihrer Gesamtheit dem Mantel der anderen Gastropoden. SIMROTH be-

zeichnet sie anfangs (1890) als Notäum, ändert aber später (1913) den Namen in den besseren Notum um. Die Ventralseite dagegen wird von drei Längsstücken gleicher Breite eingenommen. Das rechte und linke Stück wird als Hyponotum (Hyponotäum SIMROTH 1890) be-



Textfig. 1a.

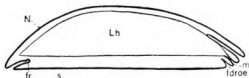
Textfig. 1. *Sarasinula plebeja* von der Ventralseite. a) von einem gestreckten Tier; b) von einem stark zusammengezogenen Tier (nach SIMROTH 1890, tab. XLIX, fig. 6). — Vergr. a) 2,25:1; b) 1,13:1.



Textfig. 1b.

zeichnet. Sie sind vom Notum durch keinerlei Furchen getrennt und stellen nur Teile des ventralwärts eingeschlagenen Mantels dar. Die Umbiegungsstelle wird durch eine schärfere Linie markiert, das sogenannte Perinotum, das so die Kontur des des ganzen Tieres wiedergibt. Während nun die Hyponota am Hinterende in fast der gleichen Breite wie an den Seiten kontinuierlich ineinander übergehen, verschmälern sie sich nach vorn zu mehr und mehr, so daß schließlich die vordere Biegung des Notums bzw. Perinotums ventralwärts keine hyponotale Fortsetzung erhält. Auf diese Weise wird eine kapuzenartige Höhlung ausgespart, in die der Kopf zurückgezogen werden kann. Das

mittlere Drittel der Bauchseite endlich wird von der Kriechsohle eingenommen. Gegen die beiden Hyponota ist sie durch eine tiefe Rinne, die Fußrinne, abgegrenzt. Das Vorderende ist quer abgestutzt und erreicht den Vorderrand des Notums nicht, bildet also damit die dritte Seite der eben erwähnten Kopfhöhle. Am konservierten Objekt wird auch der hintere Notumrand nicht erreicht; das sich verjüngende freie Fußende hört kurz vorher auf. Am lebenden, ausgestreckten Tier hingegen überragt die hintere Fußspitze den hinteren Notumrand. Die Wurzel dieses Fußendes freilich bleibt innerhalb der hinten ineinander übergehenden Fußrinne fast ebensoweit vom Notumrand entfernt wie das Vorderende (Textfig. 2). Die gesamte Sohlenfläche ist von zahlreichen Querrinnen durchzogen, die in annähernd gleichem Abstand einander parallel liegen. Es sind dies die Grenzen der Soleolae, in die die Kriechsohle aufgeteilt ist.

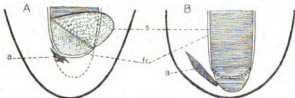


Textfig. 2. Schematischer Medianschnitt durch eine Vaginulide.

Die Körperöffnungen befinden sich sämtlich an der Ventralseite. Unter dem Kopf, der den spaltförmigen Mund trägt, am Vorderrand der Sohle liegt die Mündung der Fußdrüse (Textfig. 1 a, 2, Taf. 1, Fig. 1), ein breiter Spalt, der allerdings am konservierten Tier höchstens bei Ansicht von vorn erkennbar wird. Unmittelbar neben dieser Spalte nach rechts hin liegt die männliche Genitalöffnung (Textfig. 1 a, Taf. 1, Fig. 1). Oft scheint sie direkt im Winkel der Fußdrüsenpalte zu liegen und ist wie diese in der Regel nicht ohne weiteres zu sehen. Die weibliche Genitalöffnung (Textfig. 1) liegt im rechten Hyponotum etwa in der Längsmitte des Tieres. Ihre Lage wechselt bei den Arten, bald liegt sie deutlich vor oder hinter der Mitte, bald fast genau in ihr. In ähnlichem Maße schwankt ihr Abstand von der Sohle bez. vom Perinotum. Bei manchen liegt sie der Fußrinne ganz nahe ($\frac{1}{10}$ der Hyponotumbreite entfernt), bei anderen liegt sie wieder etwa in der Hyponotumquermittle, bei anderen endlich findet sie sich dem Perinotum näher. Wir kommen auf diese Lageverhältnisse, denen ein gewisser taxonomischer Wert zukommt, im

systematischen Teil zurück. Die letzte Öffnung ist der After¹⁾ am Hinterende des Tieres (Textfig. 3). Bei der Mehrzahl der Arten liegt er fast in der Mediane und nur ganz wenig nach rechts zu verschoben. Bei anderen dagegen ist er deutlich seitlich, im rechten Hyponotum (z. B. *Pleuroprocta*-Arten) (Textfig. 3 B). Beide Male stellt er eine längliche Spalte dar; während diese aber im letzten Falle ganz glattrandig ist und keine Verbindung mit der Fußrinne aufweist, steht sie bei den übrigen mit dieser im Zusammenhang und hat einen lappigen, gekerbten Rand.

Der Kopf trägt außer der Mundöffnung, die von einer Anzahl Höcker umgeben wird (Taf. 1, Fig. 1, *mw*), noch die beiden Tentakelpaare. Das obere, die Ommatophoren (Taf. 1, Fig. 1, *ot*), sind länglich, fingerförmig. An der Spitze liegt inmitten einer ganz glatten, uhrglasförmigen Kappe das Auge. Der übrige Teil des Tentakels zeigt feine Ringfurchen. Die unteren Kopfanhänge



Textfig. 3. Zur Topographie der Afteröffnung. A) einer *Meisenheimeria alte* (die Sohle ist etwas zurückgeschlagen). B) einer *Pleuroprocta libe-riana*. — Vergr. 3:1.

(Taf. 1, Fig. 1, *ut* und *ml*), die beiderseits der Mundspalte dicht ansitzen, haben einen eigenartigen zweilappigen Bau (Taf. 1, Fig. 2). Der obere Lappen zeigt eine ähnliche glatte Kuppe wie der Ommatophor; nur das Auge fehlt. Der untere Lappen trägt eine etwa halbmondförmige Spalte, die, wie wir noch sehen werden, in eine Höhle führt, in der außer einem Sinneskegel noch die Mündung einer Drüse sich findet. Beide Tentakelpaare sind nur kontraktile und nicht, wie bei der Mehrzahl der Pulmonaten, einstülpbar. An Alkoholexemplaren ist der Kopf meist in der erwähnten Höhlung unter dem Notum zurückgezogen, so daß von unten her nur die vier knopfartigen Fühlerspitzen zu sehen sind. SIMROTH glaubt in der Kopf- und Tentakelhaltung beim Tode ein Artmerkmal erblicken zu können (1893, 1913). Es bedarf keiner weiteren Begründung, wenn ich dies durchaus ablehne.

1) Wegen anderer Bezeichnung dieser Öffnung vgl. S. 62.

Die makroskopische Oberflächenstruktur von Notum und Hyponotum wechselt bei Alkoholmaterial in ziemlich weiten Grenzen. Bald erscheint die Oberfläche ganz glatt, bald ist sie mit Warzen und Höckerchen verschiedener Größe bedeckt. Fast regelmäßig ist das Hyponotum weniger rauh als das Notum. Diese Feststellungen, die in älteren Diagnosen diese fast ganz ausmachen, scheinen nun aber nicht, wenigstens nicht in dem Ausmaße, auch für die lebenden Tiere zu gelten. SIMROTH weist einmal darauf hin, daß „für dieses Merkmal“ (die Beschaffenheit der Oberfläche) „gute Konservierung in Alkohol die notwendige Voraussetzung sei“ (1913 A, p. 197). Die starke Alkoholkonzentration bedeutet aber einen raschen Tod und damit eine relativ starke Kontraktion, die eben dann die, wie wir noch sehen werden, tatsächlich vorhandenen Unebenheiten stärker hervortreten lassen wird, als es im Leben der Fall sein dürfte. Aus diesem Grunde habe ich das sehr häufig zu systematischen Zwecken herangezogene Merkmal ganz beiseite gelassen, da nur die Beobachtung am lebenden Objekt über die Brauchbarkeit entscheiden kann.

Und endlich sei noch kurz die Färbung und Zeichnung der Vaginuliden erwähnt. Ganz allgemein gilt, daß das Notum auf bräunlich gelbem Grund eine schwarze Zeichnung trägt. Der Grundton wird durch ein braunes Pigment erzeugt, das ziemlich gleichmäßig unter der Epidermis ausgebreitet liegt. Ich möchte behaupten, das nirgends durch dieses Pigment Zeichnungen hervorgerufen werden. Anders das Schwarz. Wir können fast alle Übergänge von nahezu braunen (z. B. *Sarasinula plebeja*) bis ganz schwarzen Schnecken (z. B. *Phyllocaulus gayi*) beobachten (jugendliche Tiere dabei außer acht gelassen). Meist jedoch tritt das Schwarz in bestimmter punkt-, strich- oder netzartiger Zeichnung auf. Dabei kann man innerhalb einer Art die stärksten Schwankungen antreffen (am besten von *Vaginula seychellensis* durch SIMROTH [1913 A] bekannt geworden). Dazu kommt dann noch die Umfärbung innerhalb einer Individualentwicklung. Gerade über diese herrscht auch heute noch fast völliges Dunkel. SIMROTH (1913 A, p. 134—135) hat an reichlichem Material der *Vaginula seychellensis* Umfärbungsreihen aufstellen können. Ich will auf seine Darstellung verweisen. Nur soviel sei erwähnt, daß mit zunehmendem Alter im allgemeinen die Pigmentierung (vornehmlich das schwarze Pigment) zunimmt. Zur Klärung aller dieser Verhältnisse bedarf es mehr als bei anderen Fragen der Untersuchung am lebenden Tier.

Ehe wir uns der Darstellung der inneren Organisation zuwenden, muß noch eine abweichende Deutung des Notums erwähnt werden. PFEFFER (1882) und SIMROTH (1890) hatten es einschließlich des Hyponotums als Mantel angesehen, der in seiner Gesamtheit mit der Körperhaut verwachsen sei. PLATE (1897) dagegen kommt zu dem Schluß, daß „die Ausdehnung der Mantelregion aus der Topographie der pallialen Organe“ (l. c. p. 133) hervorgehe. Also nur etwa die rechten hinteren zwei Drittel des Notums könnten als Mantel im morphologischen Sinne angesehen werden. Seine Ränder gehen allseitig ohne Furchen oder erkennbare Verwachsungslinien in die übrige Körperhaut über. Ich kann mich der PLATESchen Auffassung nicht ganz anschließen. Zunächst scheint mir die Innervation dagegen zu sprechen. Diese ist eine durchaus symmetrische für alle Teile des Notums, und es läßt sich in keiner Weise eine Modifizierung im Bereich einer „Mantelregion“ erkennen, wie sie eigentlich zu erwarten wäre. Bestimmt abzulehnen wäre aber seine Deutung, wenn weitere ontogenetische Untersuchungen die Befunde, die wir P. und F. SARASIN (1899) verdanken, voll und ganz bestätigen, wonach zwei ventrale Mantelwülste die Rückenfläche bis zu ihrer gegenseitigen Verschmelzung in der dorsalen Mittellinie überwachsen. Dann würden die älteren Deutungen PFEFFERS und SIMROTHS zu Recht bestehen. Außerdem bleibt eine derartige weit über den Bezirk der Pallial-Organen hinausreichende Entwicklung des Mantels nicht ohne Parallele. So wird bei *Philomycus* fast die gesamte Rückenseite des Tieres vom Mantel eingenommen, der mit Ausnahme der Kopfkappe allseitig mit der Körperhaut verwachsen ist.

C. Integument.

a) Notum und Hyponotum.

Zur allgemeinen Orientierung mag die Fig. 3, Taf. 1 dienen. Nach außen hin finden wir ein einschichtiges Epithel, in dem die Manteldrüsen ihre Öffnungen haben. Die Drüsenkörper reichen zum Teil in die tief unter der Epidermis liegende Cutis, die sich aus einem Gewirr von Muskelbündeln und dazwischenliegendem Bindegewebe, Blutgefäßen und Nerven zusammensetzt. Nach innen hin findet das Gewebe seinen Abschluß durch kräftige Ringmuskeln. Ihnen liegen nur noch feine Bindegewebshäute auf, die man aber eher dem Leibeshöhlenkomplex zurechnen möchte. Fügt sich also der Aufbau im allgemeinen dem Bild ein, das wir

von anderen Pulmonaten her kennen, so finden sich im einzelnen doch allerlei Besonderheiten.

Das Epithel, das uns am konservierten Objekt (Taf. 1, Fig. 4), besonders am Perinotum und Notum in starker Unebenheit entgegentritt, mag beim lebenden Tier viel glatter sein, wenn es auch nicht jeder höckerartigen Vorwölbung, bzw. muldenförmigen Einsenkung entbehren wird. Es besteht aus annähernd kubischen Zellen, die nach außen eine dünne Kutikula tragen, mit ihrer Basis fast in einer Ebene liegen und nicht, wie häufig, in der Cutis „wurzeln“ (Taf. 1, Fig. 4, *cp*). Ihre kleinen runden Kerne liegen meist ein wenig basalwärts verschoben. Das Auffallendste ist nun, daß die Dicke des Epithels nicht überall die gleiche ist. Sie nimmt vielmehr an den eingesenkten Stellen zum Teil ganz erheblich ab, so daß man hier von einem Plattenepithel sprechen kann. Die Kutikula fehlt an diesen flachzelligen Bezirken (Taf. 1, Fig. 4, 5, 9). Es kann sich hierbei unmöglich um Folgen der Kontraktion beim Tode handeln, da die Unterschiede in der Zellhöhe zu groß sind und die Erscheinung zu regelmäßig auftritt. Nun finden sich fast stets in der Umgebung dieser Einsenkungen Blutgefäße, die bis unmittelbar an das Epithel herantreten. Im Querschnitt ist allerdings eine Entscheidung, ob es sich um Gefäße oder nicht etwa nur um Bindegewebslücken handelt, meist nicht sicher zu treffen. An Längsschnitten dagegen (Taf. 1, Fig. 5) ist ein Zweifel ausgeschlossen, da die Gefäße an ihren eigenartigen Sphinkteren (s. S. 109) ohne weiteres zu erkennen sind. Da ich nun, wie vorausgreifend erwähnt sei, der sogenannten „Lunge“ der Vaginuliden eine Respirationsfähigkeit absprechen muß und eine Atmung durch die Haut annehme, wie es auch PELSENEER (1901) tut, so dürfen diese eben erwähnten, auffallend flachzelligen, kutikularlosen Stellen speziell als Orte des Gasaustausches angesehen werden. Das Vorhandensein solcher Plattenepithelien wird sowohl von SIMROTH (1890, p. 887) wie auch von KELLER (1902, p. 609) erwähnt. Eine nähere Beziehung zu den Gefäßen fanden beide indessen nicht, und da sie die „Lunge“ als funktionierendes Organ ansehen, bedürfen sie auch keiner für Hautatmung besonders geeigneter Bezirke. Später schließt sich SIMROTH allerdings der PELSENEERSchen Ansicht an und verlegt die Atmung in die Haut (1913 A, p. 168—169, 206, 208). Dabei sollten es aber die Tuberkeln sein, die das dünnste Epithel besäßen, da „daraus, daß das Epithel der Tuberkeln glänzend schwarz sich abhebt aus der drüsenreichen Umgebung — — ohne weiteres“

folge, „daß hier nur eine ganz dünne Epithelschicht — — sitzt“ (l. c. p. 168). Gleichzeitig aber beschreibt er eine einzige tiefe Einsenkung als „Lungensäckchen“. Seine Beweisführung für das dünne Epithel der Tuberkeln erscheint mir doch recht anfechtbar und man kann sich an Schnitten leicht von dem geraden Gegenteil überzeugen (Taf. 1, Fig. 4). Andererseits dürfte es etwas verfrüht sein, schon von „Lungensäckchen“ zu sprechen, zumal die einzige, allerdings auffallend tiefe Einsenkung, von SIMROTH selbst als „an sich unbedeutende Abnormität“ (l. c., p. 168) hingestellt wird. An anderer Stelle (1913, p. 455) deutet er in etwas unklarer Weise an, daß „auch einem guten Teil der gewöhnlichen Drüsen respiratorische Funktion zuzuschreiben sei.

Die zweiten zum Epithel gehörigen Elemente stellen die Drüsen dar. Es sind große sackförmige Gebilde, die zum Teil tief in die Cutis eingesenkt liegen. Ihre schmalen, kurzen Ausführgänge münden zwischen den Epithelzellen, und zwar vielfach am Grunde der schon mehrfach erwähnten Mulden (Taf. 1, Fig. 4, 6). In der Regel liegen 2—3 solcher Zellen, selten mehr (Taf. 1, Fig. 9), an einer solchen Vertiefung. Die großen mit grobkörnigem Chromatin ausgestatteten Kerne liegen ganz basal in einer schmalen Plasmazone. Der ganze übrige Zellraum wird von einem körnigen, mit Hämatoxylin und Thionin gut färbbaren Inhalt gefüllt. Daß es sich um Kalkschleimdrüsen (HERFS 1922 = Schleimdrüsen LEYDIGS und anderer Autoren) handelt, unterliegt kaum einem Zweifel. Die Drüsen, deren Zahl im ganzen genommen nicht allzu groß ist¹⁾, stehen in der Nähe des Perinotums etwas dichter als auf den mehr dorsalen Teilen des Notums oder am übrigen Hyponotum. Die Tatsache, daß die Drüsen am Grunde der Einsenkung münden, scheint der oben ausgesprochenen Annahme, hier gerade die Atmung zu suchen, nicht besonders günstig, da ja die mit Sekret erfüllten Vertiefungen einem Gasaustausch eher hinderlich sein müßten. Zunächst dürfen derartige Schleimpfropfen, wie sie Taf. 1, Fig. 4 und 6 abgebildet sind, sicher als Folge abnormer Sekretion beim Abtöten gelten. Normalerweise wird es sich nur um eine langsame und feine Ausscheidung handeln, die wir sogar direkt fordern müssen, wenn nicht die flachen Zellen, denen ja eine in gewissem Sinne schützende Kutikula fehlt, der Eintrocknung

1) Die relativ geringe Drüsenzahl erklärt auch die schon länger bekannte Schleimarmut der Vaginuliden im Verhältnis zu anderen Nacktschnecken.

preisgegeben werden sollen. Eine derartig dünne Schleimschicht wird aber der Respiration schwerlich ein Hindernis bieten können. Außerdem liegen die Drüsen, wie eben erwähnt, nicht sehr dicht, so daß die Schleimbildung schon auf ein Mindestmaß herabgesetzt ist. Besonderer Erwähnung bedürfen die sogenannten Rand- oder besser gesagt Perinotaldrüsen. Schon bei der Betrachtung des Perinotums von außen her, fallen in regelmäßigen Abständen stehende Poren auf. Diese sind die Mündungen langer schmaler Schläuche, die sich tief in die Cutis erstrecken (Taf. 1, Fig. 6). Sie werden ebenso wie die viel kleineren Vertiefungen des Notums von einem ganz flachen Plattenepithel ausgekleidet. Es handelt sich also auch hier um Einsenkung des Epithels. Ein Längsschnitt durch das Integument (Taf. 1, Fig. 7) läßt einmal die regelmäßige Anordnung und dann das fast kreisförmige Lumen der Schläuche erkennen. In den Hohlraum ergießen nun zahlreiche Drüsen ihren Inhalt (Taf. 1, Fig. 6, 8). Während wir aber an der ganzen übrigen Oberfläche des Mantels nur die eine Art, die Kalkschleimzellen, feststellen konnten, finden wir hier zwei Sorten. Neben solchen, deren Inhalt sich mit Hämatoxylin intensiv blau färbt, die also als Schleimzellen angesehen werden können, finden sich noch andere, die nur die Gegenfarbe Eosin annehmen. Beide Arten zeigen eine sackförmige unregelmäßige Gestalt; die Kerne liegen basal. Der Zellinhalt ist dagegen bei beiden verschieden. Die Schleimzellen sind durch ein grobkörniges, scholliges Sekret kenntlich; die Giftzellen, wie ich die zweite Art der Drüsen mit PLATE (1897, p. 153) nennen möchte, besitzen einen ganz feinkörnigen, fast homogenen Inhalt. Es lag nahe, zunächst in den beiden Drüsensorten nur verschiedene Stadien der Sekretion ein und derselben Drüse anzunehmen. Dagegen spricht, daß das im Schlauchlumen befindliche Sekret deutlich die beiden Arten (den dunkelblauen Schleim und den hellroten Giftstoff) erkennen ließ (Taf. 1, Fig. 6). Jeder Zweifel wird aber durch die in Taf. 1, Fig. 8 zur Abbildung gelangte Stelle behoben, an der der Austritt des Zellinhaltes beider Drüsen zu erkennen ist. Und endlich ist das Vorhandensein eines Kernes innerhalb des Lumens von Interesse (Taf. 1, Fig. 6). Da derselbe sich inmitten des dunkelgefärbten Schleimes befindet, darf er mit ziemlicher Sicherheit als Kern einer Schleimzelle angesehen werden. So müssen diese Zellen also von Zeit zu Zeit ausgestoßen werden. Es ist nicht anzunehmen, daß dies jedesmal nach beendeter Sekretion geschieht, da man sonst viel häufiger solche Zelltrümmer antreffen

müßte, als es der Fall ist. Vielmehr dürfte die Tätigkeit der Zelle erst nach mehrmaliger Periode erschöpft sein. Ob die Giftdrüsen in gleicher Weise entfernt werden, vermag ich nicht zu sagen, da ich stets nur Zelltrümmer fand, die zweifellos einer Schleimzelle angehörten.

In der Literatur finden wir die drüsigen Elemente wiederholt berücksichtigt. Die ersten Angaben macht SIMROTH (1890), Angaben, an denen er im wesentlichen auch später (1913 A, 1914) festhält. Nach ihm sind die Hautdrüsen nicht einzellig, sondern „zum mindesten findet das Sekret seinen Abfluß durch taschenartige — — Hauteinsenkungen“ (1890, p. 886). Um die mit flachem Plattenepithel ausgekleideten „Gänge“ gruppieren sich große helle Blasen, die er als Reservoir für den aus der tiefer liegenden „Mucosa“ stammenden Schleim hält, da keine Kerne zu finden wären. Diese für *V. leydigi* (= *Meisenheimeria alte*) geltenden Verhältnisse sollen bei *V. hedleyi* (= *Sarasinula plebeja*) noch eigenartiger sich gestalten. Hier sind die Einsenkungen nicht kurze, geschlossene Säcke, sondern sie dringen weiter in die Tiefe vor und bilden „ein kommunizierendes dichtes Kanalsystem“ (1890, p. 888). Diese mit Sphinkteren versehenen „Schleimkanäle“ stehen mit „Blutlakunen“ in direkter Verbindung. Die großen Blasen in der Nähe der Kanalmündungen finden sich wie bei der vorigen Art. Was zunächst die erstere Spezies anlangt, so stimmen die Befunde im allgemeinen zu den von mir gegebenen; in der Deutung allerdings trifft SIMROTH nicht das Richtige. Ich habe die gleiche Art (*M. alte*) untersucht und die Fig. 9 auf Taf. 1 stellt eine solche Hauteinsenkung derselben dar. Sie entspricht etwa einer Abbildung, wie sie SIMROTH (1890, tab. LII, fig. 1) gibt. Ich glaube aber bestimmt annehmen zu können, daß sie am lebenden Tier kürzer erscheinen wird, wofür mir die Ausdehnung der Kutikula (im Vergleich mit der der Fig. 4 auf Taf. 1) zu sprechen scheint. Die „großen Blasen“ sind natürlich die Drüsenzellen selbst. Wenn SIMROTH in ihnen die Kerne vermißte, so ist ihm entgangen, daß die dunklen „Schleimzellen“ in der „Mucosa“ nichts anderes sind, als die direkten Fortsetzungen der unregelmäßig gestalteten Drüsenzellen an der Einsenkung. Nur selten geht ein Schnitt so glücklich, daß er die Drüse in ihrer ganzen Ausdehnung trifft. Weiterhin ist es aber nicht angängig, von mehrzelligen Drüsen zu sprechen und sie den vielzelligen Drüsen der Oncididen (VON WISSEL 1898) gleichzusetzen. Die „Gänge“ sind nicht als die Ausführungsgänge der Drüsen

anzusehen, sondern stellen nur mehr oder weniger enge (dann sicher unnatürliche) Einsenkungen des Epithels dar. Die Verhältnisse liegen also auch hier genau so, wie sie PLATE (1897, p. 133) und KELLER (1902, p. 609) von *V. gayi* (= *Phyllocaulus gayi*) beschreiben — beide sprechen auch nur von einzelligen Drüsen — und wie sie allen Vaginuliden zukommen dürften. Infolgedessen muß ich auch die von SIMROTH für *hedleyi* (= *Sarasinula plebeja*) angegebenen Darstellungen für durchaus irrig ansehen. Auch diese Art konnte ich selbst untersuchen und habe niemals das Kanalsystem beobachten können. PLATE (1897) und KELLER (1902) bezweifeln bereits das Vorhandensein, da sie an der von ihnen untersuchten *V.* (= *Phyllocaulus*) *gayi* nichts Ähnliches feststellen konnten. Trotzdem übernimmt SIMROTH seine Ansicht in BRONNS Klassen und Ordnungen und erst später (1913 A, p. 169 Anm.) schränkt er seine Deutung etwas ein, indem er zugibt, daß zwischen den „röhrenartigen Drüsengängen“ (hier als „Atemröhren“ bezeichnet) und dem Blut-sinus „die Kommunikation unwahrscheinlich“ (l. c.) wird. Die früheren, so irrigten Befunde sind wohl in erster Linie auf die schlechte Konservierung zu schieben, die SIMROTH (1914, p. 455 Anm.) selbst zugibt. Er gibt auch bei dieser Spezies wie bei allen anderen nur einzellige Drüsen, die am Grunde mäßig tiefer Epitheleinsenkungen münden. Die Perinotaldrüsen werden von SIMROTH (1890) nicht als Besonderheiten angegeben. Die erste Mitteilung davon macht PLATE (1897, p. 133) für *V.* (= *Phyllocaulus*) *gayi*. Er hat ihren Bau vollkommen richtig erkannt, doch gibt er nur eine sich nicht mit Hämatoxylin färbende Drüsenart an. Da sich nun PLATE am lebenden Tier überzeugen konnte, daß „ihr Sekret auf der Zunge ein heftiges Brennen verursacht“ (l. c. p. 133), bezeichnet er diese perinotalen Schläuche als Gift-drüsen. KELLER (1902, p. 609—610), der dieselbe Art wie PLATE untersucht, kommt zu dem Schluß, daß „die Giftdrüsen — histologisch — keine Sonderstellung beanspruchen können“. Wenn ich seine voraufgehende Darstellung richtig verstehe, sollen die Drüsen der Schläuche alle reine Schleimdrüsen sein. P. und F. SARASIN (1899, p. 89) endlich nehmen die PLATESche Deutung als Gift-drüsen an, sprechen aber gleichwohl nur von Schleimsekretion. Zugleich kommen sie für *V. djiloloënsis* (= *Semperula maculata*) und *V. boviceps* (= *Semperula idae*) zu dem Schluß, daß nur bei sehr jungen Tieren echte Drüsenzellen, sogenannte „Phiolenzellen“, in den Schlauch münden, während sie

bei erwachsenen Tieren fehlen sollen und dann nur die flachen Epithelzellen, die das Lumen auskleiden, den Schleim sezernieren könnten. Zunächst kann ich dieser letzten SARASINSCHEN Auffassung nicht beipflichten. Auch bei voll geschlechtsreifen Tieren sind typische, sackförmige Drüsenzellen vorhanden. Während sie aber bei jungen Tieren, wie ich mich selbst überzeugt habe, im Verhältnis zum Schlauchlumen sehr groß sind, ist dies bei den älteren nicht mehr der Fall, so daß sie weniger hervortreten. Die doppelte Natur der Drüsen, die ich als sicher nachweisen konnte, würde eine Zwischenstellung zwischen der PLATESCHEN und KELLERSCHEN Ansicht einnehmen. Zweifellos hat KELLER Recht, daß die Giftdrüsen „aus einer Einsenkung“ des Epithels „bestehen — —“ (1902, p. 610). Sicher haben sich auch ursprünglich nur Schleimzellen hier befunden. Später aber setzte dann teilweise ein Funktionswechsel ein, so daß wir jetzt Schleim- und Giftsekretion nebeneinander haben. Ganz das gleiche Verhalten hat v. WISSEL (1898) für die Randdrüsen der Oncidiiden festgestellt. Auch hier finden sich Drüsen zweierlei Funktion. Wenn nun auch genetisch die Randdrüsen der letzteren aus einer Epitheleinsenkung hervorgegangen sein mögen, so sind sie doch jetzt als typische mehrzellige Drüsen anzusprechen, die von einer besonderen Muskularis umschlossen und deren Ausführungsgänge mit einem Sphinkter versehen sind. Bei den Vaginuliden dagegen könnte man im Zweifel sein, ob wir es schon mit einer zusammengesetzten Drüse zu tun haben. Morphologisch würde sie eher den „mittleren“ Drüsen des Hyponotums der Oncidiiden (v. WISSEL 1898) zur Seite zu stellen sein. Weitgehende Erörterungen darüber sind belanglos, denn der Funktion nach ist der tiefe perinotale Schlauch mit seinen einzelligen Drüsen als mehrzellige Drüse, Giftdrüse, anzusehen¹⁾.

Wenden wir uns dann den übrigen Geweben zu, so ist darüber nicht allzu viel zu sagen. Die Muskulatur (Taf. 1, Fig. 3) läßt die drei Systeme, Ring-, Längs- und Diagonalmuskulatur er-

1) Wenn PLATE (1897, p. 133) im Zusammenhang mit diesen Giftdrüsen die pechschwarze Rückenfarbe des *Phyllocaulus gayi* als Schreckfarbe ansieht, so kann ich mich dem nicht recht anschließen. Da die Vaginuliden grelles Licht meiden und bis zu einem gewissen Grade Dämmerungstiere sind, wäre eine solche nicht ganz verständlich. Eher könnte man an Schutzfarbe denken. Indessen glaube ich, daß wir die so variable Färbung der Nacktschnecken überhaupt nicht, oder wenigstens noch nicht in einen biologischen Zusammenhang bringen können.

kennen, ohne daß aber eines davon in besonders hervorragender Weise ausgebildet wäre. An der inneren Begrenzung finden wir eine etwas schärfer ausgebildete Ringmuskulatur, die *Musculi circulares*. Diese sind in den dorsalen Teilen des Notums allein neben verhältnismäßig wenigen Längsmuskeln, *M. longitudinales dorsales*, vorhanden. In die Seitenteile der Haut strahlen von diesen dorsalen Muskeln in diagonalen Richtung nach dem Hyponotum zu Bündel aus, *M. circulares laterales*. Von den lateralen Flächen des Notums entspringen andere diagonale Muskeln, die sich vereinzelt dem Circularissystem wieder anschließen, zum größeren Teil dagegen in den Fuß einstrahlen, *M. diagonales transversales superiores*. Ein kleinerer Teil des letzteren Systems entspringt auch vom Hyponotum und biegt bogenförmig nach unten in den Fuß, *M. diag. trans. inf.* Dazwischen finden sich überall, aber besonders nach dem Hyponotum zu, die Züge der *M. longitudinales laterales*. Die zwischen den einzelnen Muskelzügen befindlichen Maschenräume werden von einem lockeren, großzelligen Bindegewebe erfüllt. Zahlreiche Blutgefäße, auf deren Bau und Verlauf wir weiter unten noch zu sprechen kommen, durchsetzen das lockere Gewebe, so noch mehr den spongiösen Bau betonend. Ebenso verlaufen zwischen den Zellen zahlreiche Nerven. Auf die histologischen Einzelheiten des Bindegewebes einzugehen, kann ich mir ersparen, da sich gegenüber anderen Gastropoden keine Unterschiede zeigen. Nur das Pigment sei noch kurz erwähnt. Solches findet sich als braune und schwarze Körnchen unmittelbar unter der Haut. Während nun der braune Farbstoff ziemlich gleichmäßig ausgebreitet ist (Taf. 1, Fig. 4, *fgb*), ist das Schwarz vornehmlich auf die Umgebung der Epithelvertiefungen konzentriert¹⁾ (Taf. 1, Fig. 4, *fgs*). SIMROTH (1890, p. 886, 889) hat dieses Verhalten schon richtig dargestellt. Nur für das braune Pigment kommt er zu der eigenartigen Annahme, daß es die Nierenkonkremente seien, die er in den Nierenzellen nur in geringer Zahl oder gar nicht fand. Diese Deutung ist bereits von PLATE (1897, p. 131—133) energisch zurückgewiesen, da er bei *Phyllocaulus gayi* „in den Nierenzellen massenweise Konkreme (l. c. p. 133) vorfand. KELLER (1902, p. 620—621), der ja die gleiche Art untersuchte, erwähnt allerdings nichts davon,

1) Ob sich das Pigment in behordenen Zellen findet oder nur verstreut vielleicht sogar intrazellulär vorkommt, vermochte ich an meinem Material nicht sicher festzustellen. Es scheint jedoch die erstere Annahme zuzutreffen.

und ich habe bei den von mir behandelten Spezies nur selten Konkremeute finden können. Damit ist aber noch längst nicht erwiesen, daß sie an anderer Stelle gesucht werden müssen, da ja kein zwingender Grund vorliegt, daß Konkretionen immer auftreten. Ich kann mich also ebensowenig wie PLATE der SIMROTHschen Auffassung anschließen. Auf die Ansichten SIMROTHs über die Ausscheidung von Kalk (Dermocalcit, Calciumalbuminat bei *V. calcifera* [= *Cylindrocaulus coerulescens*]) 1913, p. 321) oder Kalk + organische Grundsubstanz als „Kristall oder Kristalloid“ (bei *V. brevis* [= *Meisenheimeria alte*], 1913 A, p. 182) sei nicht näher eingegangen. Es erscheint mir doch etwas sehr gewagt, auf Grund nur zweier, unter unbekannten Umständen gesammelter Tiere solche Schlüsse zu ziehen.

b) Sohle.

Die Sohle der Vaginuliden, über deren äußere Form wir schon oben kurz berichteten, ist in ihrem inneren Aufbau zuerst von SIMROTH (1890, p. 891 ff.) untersucht worden. Seiner Darstellung ist wenig hinzuzufügen. Zur allgemeinen Orientierung diene ein Längsschnitt durch das Organ (Taf. 1, Fig. 10). Die eigentliche Kriechfläche ist in zahlreiche Querwälle, die Soleolae, gegliedert. Es fällt nun sofort auf, daß die einzelnen Söhlchen trennenden Furchen nicht alle gleich tief sind, daß vielmehr immer eine flachere mit einer tieferen abwechselt. SIMROTH erwähnt diese Eigenart erst später (1893, p. 62). Zunächst hielt ich dies für eine durch die Konservierung bedingte Zufälligkeit. Die Regelmäßigkeit über die ganze Sohle hin und das Vorhandensein bei verschiedenen Arten überzeugte mich bald, daß es sich um eine konstante Bildung handeln müsse. Welche Bedeutung man aber dieser Verschiedenheit zusprechen soll, vermag ich nicht anzugeben. Vielleicht kann man überhaupt von jeder physiologischen Deutung absehen und annehmen, daß die Tendenz, die einheitliche Sohle in Soleolae aufzuspalten, zunächst nur breitere Teile trennte, die sich erst später weiter teilten, wobei heute die Tiefe der primären Furchen noch nicht erreicht wäre. Es erscheint mir noch unmöglich, Ansichten über den Zweck dieser Soleolae-Bildungen zu äußern (vgl. S. 32). Hierzu bedarf es exakter Untersuchungen am lebenden Tier. Nur soviel darf als ziemlich sicher gelten, daß das auslösende Moment der Übergang vom Wasser- zum Landleben war, da wir bei den im Wasser lebenden Oncidiiden ähnliche Bildungen nicht haben. — Die oft auf der Sohle abgetöteter

Oncidiiden befindlichen Furchen, dürften ziemlich sicher erst post-mortal unter der Wirkung des Fixierungsmittels entstanden sein.

Kehren wir zum histologischen Bau zurück. Das Epithel der Soleolae besteht vorn (oralwärts) und unten aus hohen Zylinderzellen, hinten (kaudalwärts) dagegen stellt es ein typisches Plattenepithel dar (Taf. 1, Fig. 11). Nur zwischen dem vorderen Zylinderepithel münden zahlreiche einzellige Drüsen, die sich tief in das darunter liegende Gewebe einsenken. Sie scheinen echte Schleimdrüsen zu sein. Den hinteren flachen Epithelzellen liegt innen lockeres Bindegewebe an, zwischen dem feine Gefäßlücken freibleiben. Der übrige Raum wird im wesentlichen von Muskulatur eingenommen, die zum größeren Teil zwischen den Drüsen hindurch nach der vorderen, zum kleineren Teil nach der hinteren Wand der Soleola verläuft. Nach oben, also der Leibeshöhle zugewandt, lockert sich das dichte Muskelgeflecht und die einzelnen Bündel biegen nach vorn und besonders nach hinten in die Längsmuskulatur, *M. longitudinales ventrales*, ein, deren Hauptmasse nahe der Leibeshöhle verläuft (Taf. 1, Fig. 10). Zum Teil aber verlaufen sie, wie an einem Querschnitt deutlich wird (Taf. 1, Fig. 3), in schräger Richtung nach den Seitenteilen der Haut. Sie sind nichts anderes als die dort erwähnten *M. diag. trans. sup.* und *inf.* sowie einzelne Bündel des *M. circularis*. Dazu kommen in der Sohle noch querverlaufende Muskeln, *M. transversales*. Außer dem zwischen den Muskeln ausgebreiteten Bindegewebe finden sich noch Nerven und Blutgefäße. Auf die ersteren, die in der Sohle ein Netzwerk mit gangliösen Knotenpunkten bilden, kommen wir bei der Behandlung des Nervensystems zurück. Die letzten Ausläufer sind in den Soleolae zwischen Drüsen und Bindegewebe zu sehen (Taf. 1, Fig. 11). Ob sie bis an das Sohlenepithel herantreten und mit Sinneszellen in Verbindung stehen, habe ich nicht feststellen können. PLATE hat wegen der Häufung von Ganglien in der Sohle die Ansicht geäußert, dieselbe sei zugleich „auch ein hochentwickeltes Tastorgan (1897, p. 132). Wenn auch eine solche Annahme nicht durchaus von der Hand zu weisen ist, so fehlt es doch bisher an irgendeiner anatomisch-histologischen Bestätigung, sowohl speziell bei den Vaginuliden wie allgemein bei den Gastropoden. Ich möchte also weniger ein Tastvermögen vermuten, ohne es aber bestreiten zu wollen, als vielmehr den Ganglienreichtum in direkte Beziehung zur Lokomotion allgemein setzen. Auch die Gefäße sollen im Zusammenhang ihre Darstellung finden. Hier sei nur so viel erwähnt, daß

beiderseits in der Sohle ein großer Längssinus verläuft (Taf. 1, Fig. 3, *S. ped.*). Von ihm gehen dann Gefäße nach den Soleolae. SIMROTH glaubt, „daß die Sphinkteren“ der Längsstämme, auf deren Bau wir später eingehen, „in Abständen von je dem Längsdurchmesser einer Soleolae stehen“ (1890, p. 894). Ein Längsschnitt, der den Sinus trifft (Taf. 1, Fig. 10), zeigt indessen, daß diese Übereinstimmung nicht anzunehmen ist. Eine solche ist aber auch nicht unbedingt nötig, denn die Bewegung erfolgt nicht, wie SIMROTH damals (1890) noch annahm, durch eine Schwellung der einzelnen Soleolae nacheinander. Vielmehr haben die Beobachtungen STRUBELLS am lebenden Tier gezeigt (nach SIMROTH 1893, p. 62; 1897, p. 139), daß wir bei Vaginuliden dieselben lokomotorischen Wellen wie bei den übrigen Stylomatophoren haben (vgl. S. 10). Kommt also den Soleolae für das Vorwärtsgleiten direkt keine Bedeutung zu, so dürfen sie diese aber vielleicht durch ihre Fähigkeit der Schwellung unterstützen. Daß eine solche Fähigkeit tatsächlich vorhanden ist, hat HEDLEY beobachtet, der SIMROTH mitteilte, daß „beim Kriechen die Sohle nicht über das Hinterende des Notums, — — sondern auch gelegentlich seitlich“ (SIMROTH 1890, p. 891) hervorrage. SIMROTH ist nun der Ansicht, daß die Schwellung Vorbedingung für das Spiel der lokomotorischen „extensilen“ Längsmuskeln sei (1897, p. 139). Die Annahme extensiler Muskelfasern kann jedoch kaum aufrecht erhalten werden und somit würde auch seine Ansicht für unseren speziellen Fall wertlos. Anders eine mehr nur gelegentliche Äußerung P. und F. SARASINS (1899, p. 86), die die Frage aufwerfen, „ob wohl die Soleolae — — eine Ansaugfähigkeit der Sohle an die Unterlage zustande bringen“ könnten. Bei der tatsächlich vorhandenen Schwellbarkeit erscheint mir eine solche Annahme nicht unmöglich. In erster Linie dient diese wohl dazu, eine feste Adhäsion zu gewährleisten und die in Ruhe kontrahierte Schnecke beim Übergang zur Bewegung zu strecken. So liegen wenigstens die Verhältnisse nach TRAPPMANN (1916) bei unseren einheimischen Pulmonaten. Ein Ansaugen beobachtete er nur bei Belastung des Körpers, nie aber bei normalen Bedingungen. Damit wäre aber noch nicht erwiesen, daß bei Vaginuliden nicht weit öfter ein Ansaugen vorkäme. In diesem Falle könnte der Ganglienreichtum für diese immerhin komplizierten Leistungen wohl sehr wichtig werden. Ich bin weit davon entfernt, mit dieser Ansicht mehr als eine bloße Vermutung auszusprechen. Den Beweis dafür oder dagegen könnte natürlich nur das Experiment am lebenden

Tier liefern. Damit wäre aber noch nicht die Lokomotion erklärt. Es ist hier nicht möglich, die verschiedenen in der Literatur darüber geäußerten Ansichten zusammenzustellen. Ich kann hierfür auf die TRAPPMANNSche Arbeit (1916) verweisen, die dies ausführlich tut. Ich glaube aber, daß die BIEDERMANNsche Ansicht (1905, 1906) auch hier anzunehmen ist, nach der die Kontraktionswellen der Sohlenmuskeln die Bewegung hervorrufen. Ob aber dann das Gangliennetz nur die vom Zentralorgan ausgehenden Erregungsimpulse für die Peristaltik vermittelt, wie bei unserer *Helix* (BIEDERMANN 1905), oder ob es sich um einen selbständigen automatisch tätigen Nervenapparat handelt, wie bei *Limax* (BIEDERMANN 1906), läßt sich ohne Experiment am lebenden Tier nicht sicher sagen. Aus dem Bau des pedalen Gangliennetzes einen sicheren Anhalt dafür zu gewinnen, ist, wie wir noch sehen werden, ebenfalls nicht möglich.

c) Fühler.

Über die Lage der Fühler am Kopf und ihre Gestalt ist bereits oben gesprochen worden. Wiederum verdanken wir SIMROTH die erste genaue Kenntnis ihres Baues. Ich kann seiner Darstellung kaum Wesentliches hinzufügen. Die oberen Fühler oder Ommatophoren zeigen kaum Besonderheiten gegenüber denen anderer Stylommatophoren. Taf. 2, Fig. 12 zeigt uns einen Längsschnitt durch den oberen Teil des Tentakels. Die Kuppe wird von einem ganz glatten Epithel bedeckt, das Epithel der „uhrglasartigen Sinneskalotte“ (P. und F. SARASIN 1899, p. 80). Es besteht aus hohen Zylinderzellen, die nach außen eine Kutikula tragen (Taf. 2, Fig. 13). Zwischen diesen Zellen befinden sich andere, die anders gestaltet und ohne Kutikularsaum schon bei Anwendung gewöhnlicher Färbung auffallen (Taf. 2, Fig. 13, sz). Es sind dies die von RETZIUS (1892) beschriebenen Sinneszellen. Die basale Fortsetzung in Nerven läßt keinen Zweifel über ihre Natur. Unterhalb der Sinneskalotte zeigt das Epithel starke Unebenheiten, die Querschnitte der früher erwähnten Ringwülste bzw. -furchen. Die Epithelzellen sind auch hier zylindrisch, doch besitzen sie nur eine ganz schwache Kutikula. Zwischen ihnen münden zahlreiche schlauchförmige Drüsenzellen, die tief in das Bindegewebe reichen und als Schleimzellen gelten müssen (Taf. 2, Fig. 14). Ihre Kerne liegen basal. Es ist eigenartig, daß SIMROTH (1890) diese Drüsenzellen so ganz entgangen sind. Das Innere des Tentakels wird zum größten Teile von starken Längsmuskelbündeln eingenommen, zwischen denen Bindegewebe und

schmale Blutlakunen liegen. Die Muskeln entspringen am Boden der Leibeshöhle etwa am Beginn des vorderen Körperdrittels in Höhe des Herzens. Als flaches, breites Band ziehen sie nach dem Kopf. Ein Teil der Fasern inseriert direkt an der Kopfhaut, ein anderer tritt in den Ommatophor ein, ein dritter in die unteren Tentakeln (Textfig. 26, s. S. 105). Daß sie zur Kontraktion der Tentakeln und zur Retraktion des Kopfes dienen, bedarf kaum der Erwähnung. Die Extension wird sicher durch Blutdruck bewirkt. Daß sich dabei die erwähnten ringförmigen Falten und Wülste ausgleichen werden, leuchtet ohne weiteres ein. Im Zentrum endlich verläuft der starke Tentakelnerv, der unter der Sinneskalotte zu einem großen, napfförmigen Ganglion anschwillt. Wir kommen darauf sowie auf das Auge noch ausführlich zu sprechen (S. 102).

Am unteren Tentakel zeigt der eine Lappen, der größer und nach außen gelegen ist, ganz den gleichen Bau wie der Ommatophor: die Sinneskalotte, der allerdings ein Auge fehlt, ein darunterliegendes Ganglion, die Wülste der übrigen Oberfläche mit den Schleimdrüsen (Taf. 2, Fig. 15). Nur die Muskulatur tritt stark zurück und ist, soweit sie vorhanden, nicht in deutlichen Längszügen angeordnet, so daß wir auf eine weit geringere Beweglichkeit schließen dürfen. Der untere Lappen, der Mundlappen, dagegen zeigt mancherlei Besonderheiten. Zunächst fehlt eine Sinneskalotte, an deren Stelle sich eine halbmondförmige Spalte befindet (Taf. 1, Fig. 2). Diese führt in eine etwa kugelförmige Höhle, die sogenannte „Vorhöhle“ (P. und F. SARASIN 1899, p. 81). In diese springt von der Seite her ein annähernd halbkugeliges Zapfen vor, dessen Oberfläche ein gleiches, glattes Sinnesepithel trägt wie die beiden erwähnten Sinneskalotten. Im Inneren dieses Zapfens befindet sich ein Ganglion (Taf. 2, Fig. 15). An die dem Knopf gegenüberliegende Wand treten ebenfalls Nerven, ohne aber ein besonderes Ganglion zu bilden. Diese Verhältnisse, die SIMROTH (1890, p. 897—898) bereits fast ausnahmslos so schildert, werden von P. und F. SARASIN (1899, p. 81) und KELLER (1902, p. 611) im wesentlichen bestätigt. Nur der Zapfen wird von letzteren nicht erwähnt, und die gesamte Vorhöhle werde von dem Ganglion polsterartig umkleidet, stelle also eine „Sinnes tasche“ dar. Daß auch außerhalb der vorspringenden Kuppe Nerven an die Wand der Höhle herantreten, habe ich als Erweiterung der SIMROTHschen Befunde eben erwähnt, doch kann man unmöglich von einer „polsterartigen“ Umkleidung durch das Ganglion sprechen. Da die eine der von mir untersuchten Arten, *Semperula macu-*

lata, mit der *Vaginula djiloloënsis*, die P. und F. SARASIN vor sich hatten, identisch ist, muß ich ihre Ansicht über die Ganglionanordnung ebenso wie ein gänzliches Fehlen eines Sinneszapfens als irrig zurückweisen. Daß sich dann aber die KELLERSche *Phyllocaulus gayi* anders verhalten sollte, ist nicht sehr wahrscheinlich. Da ich die gleiche Art zur Anfertigung von Schnittpräparaten nicht zur Verfügung hatte, konnte ich nur eine makroskopische Prüfung vornehmen. Diese aber hat mich, soweit dies möglich war, von dem grundsätzlich gleichen Bau überzeugt. Der in der Fig. 18 auf Taf. 2 dargestellte Schnitt zeigt aber weiter, daß der Zapfen nicht nur, wie es SIMROTH darstellt, völlig innerhalb der Höhle bleibt oder, wie er es für einen Fall beschreibt, „die Öffnung gerade erreicht“ (1890, p. 898), sondern daß er aus der erweiterten Spalte eben hervortritt. Es ist sogar wahrscheinlich, daß er am lebenden Tier noch weiter vorgestreckt wird. Dies wird fast zur Gewißheit, da STRUBELL ein beständiges Aus- und Einstülpen eines spitzen Zapfens seitlich vom unteren Tentakel direkt beobachtet hat (SIMROTH 1897, p. 138). Damit steht im vollen Einklang, daß die Muskulatur des Mundlappens wieder deutliche Längszüge erkennen läßt. — Am Grunde der Vorhöhle mündet eine große Drüse ein. Nach SIMROTH, der sie entdeckt hat, besteht sie „aus zahlreichen Schläuchen von annähernd zylindrischem Querschnitt“ (1890, p. 898), nach P. und F. SARASIN (1899, p. 81) und KELLER (1902, p. 611) ist sie geknäult, tubulös. Es ist nicht leicht, ein klares Bild über den Bau zu gewinnen, doch glaube ich, ebenfalls eine geknäulte, tubulöse Drüse annehmen zu dürfen. Ihr Epithel besteht aus großen, fast kubischen Zellen, deren relativ kleiner Kern ganz basal liegt, von wenig Plasma umgeben (Taf. 2, Fig. 16). Das feinkörnige, fast homogene Sekret, das sich nur mit Eosin leicht rosa färbt, wird durch Dehiszenz der vorderen Zellwand in das Lumen entleert. Zwischen den Windungen des Drüsenschlauches finden sich Bindegewebs-elemente. SIMROTH scheinen sie entgangen zu sein, da er betont, daß „andere Gewebselemente nicht zwischen sie (die einzelnen Schläuche) eindringen“ (1890, p. 898). Dagegen vermochte ich keine „feine Tunica propria“ zu finden, die nach ihm „die Drüse im ganzen“ umgeben soll. Die gesamte Drüse stellt ein längliches kompaktes Gebilde dar, das schon bei schwacher Vergrößerung erkennbar ist (Textfig. 4). — Besonders erwähnt seien dann noch eigenartige Zellen, Spindelzellen, die im Bindegewebe des unteren wie oberen Fühlers häufig angetroffen (Taf. 2,

Fig. 17) und bei gewöhnlicher Hämatoxylinfärbung ziemlich dunkel werden. Es sind große, spindelförmige Gebilde mit sehr großem Kern. Diese Zellen finden sich auch bei anderen Pulmonaten, aber stets nur in den Fühlern. FLEMMING (1870, p. 444—445) hat zuerst auf sie bei *Helix* hingewiesen. Er hält sie möglicherweise für nervöse Elemente, doch schließt er einen drüsigen Charakter nicht aus. SIMROTH (1890, p. 897—898) erwähnt sie für Vaginuliden, ohne sich über ihre Bedeutung zu äußern. BEUTLER (1901, p. 404) beschreibt sie von *Paryphanta*, ebenfalls ohne Erklärung. YUNG (1911, p. 363) beschreibt sie wiederum von *Helix* und hält es nicht für unmöglich, „qu'elles pourraient bien être capables de sécréter un liquide destiné à faciliter ces mouvements“ (die Einstülpung und Kontraktion). Später stellt sie SIMROTH (1914, p. 156, 212) zum Bindegewebe. Irgendeine sichere Entscheidung vermag ich nicht zu treffen. Nervöse Elemente dürften es sicher nicht sein, da sie kaum RETZIUS (1892)



Textfig. 4. *Belocaulus pulcher*. Unterer Kopfanhang von der Dorsalseite her geöffnet. — Vergr. 5:1.

oder anderen (SAMASSA, NALEPA) entgangen wären. Um Drüsen handelt es sich aber auch kaum, da jegliche Verbindung mit der Oberfläche fehlt und mir die von YUNG (1911) angenommene Funktion nicht ganz einleuchtend ist. Und so scheint mir die bindegewebige Natur am annehmbarsten. Es könnte sich wohl um Reservestoffbehälter oder auch um Zellen, die mit unbrauchbaren Abfallstoffen

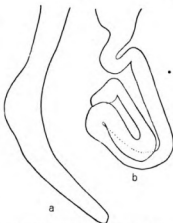
beladen werden, handeln. Letzteres glaube ich weniger annehmen zu sollen, da der Kern mehr dem einer tätigen Zelle gleicht, was für vollständig mit Exkreten beladene Zellen weniger zutreffen würde. Ich muß mich mit diesen Andeutungen begnügen und weiteren, besonders cytochemischen Untersuchungen eine Klärung überlassen.

Was endlich die Deutung dieses zweilappigen, unteren Fühlers anlangt, so dürfen die von P. und F. SARASIN (1899, p. 80—82) auf Grund ontogenetischer Untersuchungen gewonnenen Ansichten als die richtigen anerkannt werden. Danach stellt er „nicht so wohl den unteren Fühler, als vielmehr den Mundlappen der Basommatophoren und Stylommatophoren dar, auf dessen oberen bzw. vorderen Ende der untere Fühler mit seiner Sinneskalotte eben über die Oberfläche hervorzuknospen beginnt“ (l. c. p. 81). Im einzelnen sei auf ihre Darstellung verwiesen.

d) Fußdrüse.

Die Fußdrüse gehört bei den Vaginuliden nicht eigentlich mehr zum Integument, da sie aber genetisch aufs engste damit in Verbindung steht, soll sie gleich hier behandelt werden. Ihre Mündung liegt am Vorderrand der Sohle, unmittelbar unter dem Kopf (Textfig. 1, 2; Taf. 1, Fig. 1, *fdroe.*). Sie durchbricht die Haut und liegt frei am Boden der Leibeshöhle als mäßig langes, gerades, geschlängelt oder auch mehrfach geknicktes schlauchförmiges Gebilde. Die Abbildung (Textfig. 5) mag im einfachen Umriß etwa die beiden Extreme der Form zeigen. SIMROTH legt nun immer auf die Gestalt

der Fußdrüse großen Wert und zieht sie zu taxonomischen Zwecken heran. Ich habe bei allen von mir auch nur makroskopisch untersuchten Stücken die Umrisse skizziert, um mir ein Urteil über die Brauchbarkeit dieses Merkmales bilden zu können. Dabei bin ich zu dem Schluß gekommen, daß SIMROTH den Wert der Drüse für systematische Zwecke viel zu stark überschätzt hat. Lage und Gestalt derselben wechselt am toten Tier innerhalb der Art recht beträchtlich. So zeigt ein Exemplar der *Sarasinula plebeja* an Stelle

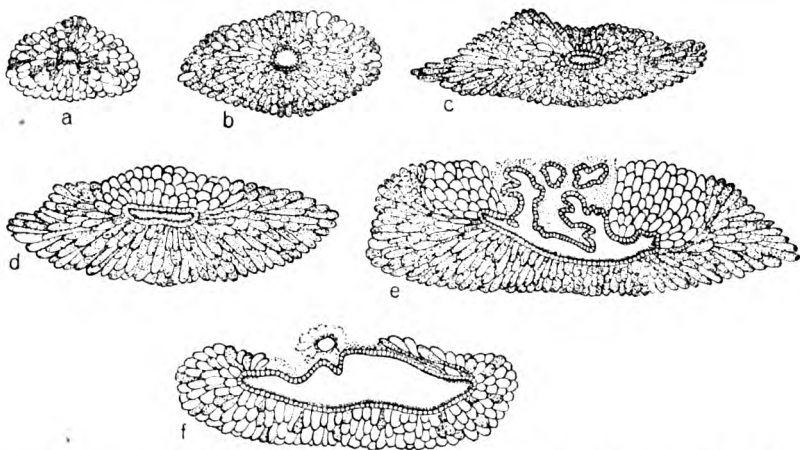


Textfig. 5. Umriß der Fußdrüse von a) *Sarasinula plebeja*; b) *Meisenheimeria alte*. — Vergr. a) 11,25:1; b) 8,25:1.

der meist geraden Fußdrüse eine dreifach geknickte, wie sie fast regelmäßig der *Meisenheimeria alte* zukommt. Unter letzterer fand ich aber ein Stück, das nur einen kurzen rückläufigen Schenkel an Stelle zwei- bis dreifacher Knickung aufwies; und ähnliches wiederholt sich bei anderen Spezies. Die Formen gingen zum Teil völlig ineinander über. Ich will zugeben, daß an lebenden Tieren etwas schärfere Grenzen zu ziehen sein mögen — am konservierten Objekt wird die Kontraktion Lage und Gestalt zum Teil unnatürlich verändern —, doch wird auch da durch den Arterien- und Nervenverlauf oder durch verschieden starkes Wachstum während der Entwicklung der Drüse auf deren Gestalt der verschiedenste

Einfluß ausgeübt werden. Eine Sonderstellung nimmt nur *Vagina conradti* ein, bei der nach SIMROTH (1913 A, p. 192 bis 193) eine frei in die Leibeshöhle ragende Fußdrüse fehlt. An ihrer Stelle findet sich nur eine kleine, sackförmige Bildung, die aber völlig im Integument liegt.

Die Drüse stellt einen etwa dorso-ventral abgeplatteten Schlauch dar (Textfig. 6). Das hintere Ende, meist ein wenig breiter, zeigt bei *Vanigula bleekeri* und *Phyllocaulus gayi* (hier nach KELLER 1902, p. 614) ein rundliches Gebilde, daß sich deutlich aus der übrigen Umgebung heraushebt. An dieser Stelle tritt ein Gefäß in die Drüse. Die mikroskopische Untersuchung



Textfig. 6. Halbschematische Querschnitte durch die Fußdrüse von: a+b) *Meisenheimeria alte*; c) *Semperula maculata*; d) *Vanigula bleekeri*; e) *Vanigula bleekeri* (durch das blinde Ende); f) *Meisenheimeria alte* (durch das blinde Ende). Die mit Hämatoxylin gut färbaren Zellen sind punktiert. — Vergr. a—c, f) 127,5:1; d, e) 52,5:1.

ergab für diesen Bezirk einen schon von KELLER erwähnten ganz abweichenden Bau (s. u.). Die anderen untersuchten Arten, denen eine solche äußerlich sichtbare dorsale Anschwellung fehlt, zeigten dann gleichwohl dort ähnliche histologische Verhältnisse, aber in weit geringerer Ausprägung. Ich darf vermuten, daß wir bei allen Vaginuliden das gleiche Verhalten antreffen. Eine zweite äußerlich sichtbare Besonderheit betrifft die Farbe der Drüse. Diese zeigt am größten Teil ihrer Oberfläche die gelbliche bis graue Farbe konservierter Bindegewebs- oder Drüsenzellen. Bei vielen Arten aber (z. B. *Phyllocaulus gayi*; *Cylindrocaulus olivaceus*, *fuhrmanni*; *Belocaulus langsdorfi*, *pterocaulus*; *Sara-*

sinula plebeja, *grandidieri*; *Vanigula seychellensis*, *voeltzkowi*) hebt sich auf der Dorsalseite ein schmaler, weißer (kreidiger) Streif ab, der aber durchaus nicht konstante Umrisse hat. Es gilt allgemein die Ansicht, daß wir hier ein anderes histologisches Element anzunehmen haben als im übrigen Teil der Drüse¹⁾. Dem scheint aber zu widersprechen, daß der „Deckenstreifen“ nicht artkonstant auftritt. Entweder fehlt er ganz oder tritt stark zurück, oder breitet sich auch über die ganze Oberfläche aus (innerhalb der gleichen Art). SIMROTH vermutet, daß die „weißen“ Zellen mit zunehmender Entwicklung immer mehr das übrige Gewebe verdrängen (1913 A, p. 136, 199). Am nächsten liegt es, im histologischen Bau eine Erklärung zu finden. Das Innere der Fußdrüse wird von einem runden bis spaltförmigen Lumen durchzogen, dessen auskleidendes Wimperepithel aus etwa kubischen Zellen besteht (Taf. 2, Fig. 18). Das Epithel wird von zahlreichen Ausführungsgängen großer schlauchförmiger Drüsen durchsetzt, deren große Kerne basal liegen. Der Inhalt derselben nun zeigt ein doppeltes Verhalten gegenüber den angewendeten Farben. Der eine Teil der Zellen nimmt das Hämatoxylin intensiv auf und erscheint schwarzblau, ein anderer Teil verhält sich gegen diese Farbe ganz indifferent und wird nur durch das Eosin rötlich gefärbt. Ganz ähnliche Differenzen haben bereits SIMROTH (1890, p. 873) und KELLER (1902, p. 612 bis 613) festgestellt. Ersterer gibt an, daß die hellen Zellen, wie ich der Kürze halber die mit Hämatoxylin nicht färbbaren bezeichnen will, im Gegensatz zu den „dunklen“, die die Farbe annehmen, nur dorsal entsprechend dem weißen Streifen zu finden seien, die dunklen überall sonst. Letzterer kommt zum gleichen Schluß, gibt aber zu, daß keine absolute Beschränkung auf die dorsal-lateralen bzw. lateral-ventralen Bezirke herrscht, und daß dunkle Zellen zwischen hellen und umgekehrt zu finden sind. Vergleichen wir damit das in Textfig. 6a gegebene Übersichtsbild, so kann man schwerlich von zwei schärfer gesonderten Zellkomplexen sprechen. Die dunklen Zellen sind allerdings ventral etwas geringer an Zahl als dorsal, aber auch wenn man eine Trennung anerkennen wollte, so würde das ja gerade ein entgegengesetztes Verhalten zu der SIMROTH-KELLERSchen Ansicht bedeuten, d. h.

SIMROTH nimmt an (1913 A, p. 199), daß die „weißen“ Zellen Guanin ausscheiden. Ein Grund hierfür wird nicht angegeben, und ich habe keine Arbeit von ihm oder anderen finden können, die diese Vermutung wenigstens als Analogieschluß zulassen würde.

die dunklen Zellen dorsal, die hellen ventral. Verfolgen wir die Serie weiter nach der Mündung der Drüse zu, so nimmt die Zahl der dunklen Zellen mehr und mehr zu. Ventral fehlen die hellen Elemente fast ganz (Textfig. 6b). Wir können also wohl mit einigem Recht behaupten, daß beide Zellsorten durcheinander vorkommen. Dieses für *Meisenheimeria* gewonnene Ergebnis fand ich bei *Semperula maculata* und *siamensis* bestätigt (Textfig. 6c). Anders dagegen bei *Sarasinula plebeja*. Hier konnte ich allerdings eine schärfere Trennung beider Zellarten feststellen, und zwar dorsal die dunklen, ventral die hellen (Taf. 3, Fig. 22), also gerade umgekehrt, wie es SIMROTH für *Vaginula hedleyi*, die mit *S. plebeja* identisch ist, angibt. Und endlich fand ich bei *Vanigula bleekeri* abermals ein anderes Verhalten, ventral die dunklen und dorsal die hellen Zellen (Textfigur 6d). Handelt es sich nun wirklich um verschiedene Drüsen, dann müßte die letzte Art einen weißen Deckenstreifen haben, *S. plebeja* dagegen nicht, und *M. alte* würde als Zwischenstufe gelten müssen. Die tatsächlichen Befunde ergaben gerade das Gegenteil. Spricht dies, sowie die schon erwähnte Inkonzanz des weißen Streifens gegen die Annahme verschiedener Drüsen, so wird das noch unsicherer durch gelegentliche Beobachtungen beider „Sekrete“ in der gleichen Zelle. In Fig. 18 auf Taf. 2 ist bei x eine solche gezeichnet. Wir können dafür kaum eine andere Deutung geben, als die Annahme verschiedener Bildungsstadien des gleichen Sekretes. Dann würden die „verschiedenen“ Drüsen nur verschiedenen Sekretionszuständen ein und derselben entsprechen. Ich gebe allerdings zu, daß es etwas befremdlich ist, daß die „Ruhestadien“ etwa vielfach fast ausschließlich dorsal oder ventral vorkommen, ein Grund, der KELLER abhielt, eine solche von ihm schon erörterte Annahme zu machen. Gleichwohl glaube ich damit die früheren und die von mir gefundenen, sonst kaum zu vereinbarenden Tatsachen am besten erklären zu können. Und ich möchte die Vermutung aussprechen, daß bei allen Vaginuliden der gleiche Bau vorherrscht. Weitere Untersuchungen an eigens für cytochemische Zwecke behandeltem Material sind also nach wie vor erforderlich. Darüber aber kann kaum ein Zweifel bestehen, daß die Drüsenzellen der Fußdrüse (zum wenigsten die „dunklen“) mit den Sohlendrüsen identisch, d. h. Schleimzellen sind. Ich konnte ebenso wie KELLER (1902, p. 614) an Sagittalschnitten den kontinuierlichen Übergang beider Drüsen ineinander feststellen.

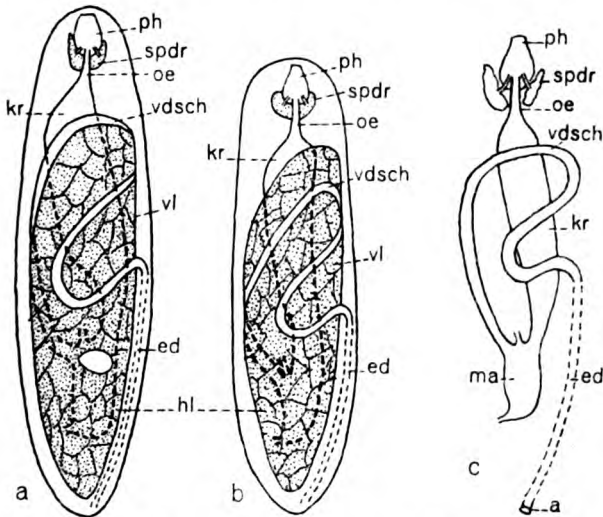
Eine Besonderheit bietet noch das hintere Ende der Fußdrüse. KELLER (l. c. p. 614) hat dort als erster auf ein rundliches, aus einer Anzahl Tubuli zusammengesetztes Gebilde aufmerksam gemacht. Die Epithelzellen der Schläuche enthielten „runde Kügelchen — —, welche ohne Zweifel als Abscheidungsprodukt — — anzusprechen sind“ (l. c.). Eine Deutung gibt er nicht. Ich konnte zunächst ähnliches bei meinem Material nicht finden, bis ich bei *Vanigula bleekeri* an der gleichen Stelle diese Eigentümlichkeit bemerkte. Textfig. 6e mag einen Querschnitt davon zeigen. Die kleinen schlauch- oder sackförmigen Ausstülpungen der dorsalen Wand, die oft kaum den Namen „Tubulus“ verdienen, fallen sofort durch ihr ganz anders gestaltetes Epithel auf. Die zylindrischen bis kubischen Zellen mit großen, chromatinarmen, basalen Kernen werden nach dem Lumen zu meist von einem dunklen Saum begrenzt (Taf. 2, Fig. 19). Ich vermochte jedoch nicht sicher festzustellen, ob es sich etwa um einen „Stäbchensaum“ handelt; dagegen fehlen Cilien bestimmt. Der Zellinhalt ist bald homogen, bald zeigt er im distalen Teil gröbere Körnelung oder Vakuolen, die, von verschiedener Größe, schließlich ihren Inhalt in das Lumen ergießen. Das zwischen den Epithelien liegende Gewebe zeigt öfters mit stark färbbaren Körnern erfüllte Zellen. Endlich finden sich zwischen ihnen feine Gefäße, die mit der Fußdrüsenarterie in Verbindung stehen. Ehe wir auf die mögliche Bedeutung dieses Gebildes eingehen, will ich erwähnen, daß es mir dann auch gelang, dasselbe bei den anderen Arten nachzuweisen. Allerdings tritt es bei diesen nicht so augenfällig in Erscheinung, ist aber gleichwohl deutlich in der Umgebung des Gefäßeintrittes zu finden (Textfig. 6f.) Das eigenartige cilienlose Epithel und das Fehlen der Drüsen lassen keinen Zweifel. Die Vakuolenbildung in den Zellen und deren Entleerung in das Lumen machen es fast zur Gewißheit, daß es sich um Exkretzellen handelt. Wir finden nun derartige Zellen auch bei anderen Pulmonaten. SARASIN (1883, tab. fig. 22—23) bildet von zwei *Helix*-Arten Lamellen ab, die von der Decke der Drüse in das Lumen herabhängen und ein anderes Epithel besitzen. Genauer geht ANDRÉ (1894) auf diese Verhältnisse ein. Er beschreibt von einer ganzen Anzahl Lungenschnecken in der Fußdrüse außer den Drüsenzellen („cellules ordinaires“ und „cellules des masses supérieures“) noch die „cellules à vacuoles“. Diese liegen entweder an der Dorsalseite des Lumens oder auf vorspringenden Falten. Wie der Name besagt, enthalten sie Vakuolen und bis-

weilen Granulationen. Cilien tragen sie außer bei *Helix aspersa* nie. Nachdem endlich CUÉNOT (1892) für *Limax*- und *Arion*-Arten das Vorhandensein exkretorischer Zellen im Dach der Fußdrüse experimentell nachgewiesen hat, kann kaum ein Zweifel bestehen, daß wir auch bei den Vaginuliden eine derartige Funktion am Epithel der Tubuli annehmen müssen. Das Vorhandensein von Gefäßen in dem zwischenliegenden Gewebe und die Lage der Tubuli unmittelbar an der Eintrittsstelle der Arterie können die Annahme nur stützen. Somit kommen der Fußdrüse zwei physiologisch verschiedene Elemente zu: 1. sekretorische, die Drüsenzellen; 2. exkretorische, die Vakuolenzellen, wie die Zellen der Tubuli in Anlehnung an ANDRÉ genannt sein mögen.

D. Darmkanal.

Die Darstellung der äußeren Verhältnisse, wie sie bereits BLAINVILLE (in FÉRUSSAC 1823, p. 96 q ff.) für den historischen Typ der Familie, *Vaginula taunayi*, gibt, wird durch die späteren Untersuchungen (LEIDY 1851 I für V. [= *Cylindrocaulus*] *floridana*; KEFERSTEIN 1864 für V. [= *Vanigula*] *bleekeri*; FISCHER und CROSSE 1875 für V. [= *Cylindrocaulus*] *occidentalis*; V. *moreleti* [= *Cylindrocaulus floridanus*] und zum Teil V. [= *Sarasinula*] *plebeja*; STREBEL und PFEFFER 1882 für V. *mexicana* [= *Cylindrocaulus floridanus*]; SIMROTH 1890 für V. *leydigi* [= *Meisenheimeria alte*], V. *hedleyi* [= *Sarasinula plebeja*] und V. *hennigi* [= *Semperula maculata*]; JHERING 1891 für V. [= *Phyllocaulus*] *tuberculosa*; KELLER 1902 für V. [*Phyllocaulus*] *gayi*) in allen wesentlichen Punkten bestätigt. Die Abbildung mag die Verhältnisse in situ (Textfig. 7 a und b) und schematisch auseinander gelegt (Textfig. 7 c) noch einmal vor Augen führen. An den etwa birnenförmigen Pharynx schließt sich ein dünner Ösophagus an, der sich nach dem Durchtritt durch den Schlundring beträchtlich erweitert, zu einem langgestreckten Kropf. Dieser zieht annähernd geradlinig etwas rechts der Mediane nach hinten. Am Ende des zweiten Körperdrittels geht er in einen blindsackartigen kurzen Magen über. Am linken Vorderrand desselben tritt der eigentliche Darm aus, der nach vorn bis etwa zur Höhe des Gehirns zieht. Hier schlägt er sich nach rechts und unten um (vordere Darmschlinge), führt unter der großen Arteria anterior durch und dann wieder nach links hin, bildet noch vor dem Magen eine zweite Schlinge (hintere Darm-

schlinge) und geht scharf nach rechts, dabei öfters in flachem Bogen nach vorn und tritt etwa in Höhe der weiblichen Genitalöffnung in das Integument des Hyponotums ein. Hier führt er wohl besser als Rektum bezeichnet, direkt zu dem am Hinterende gelegenen After. — Die beiden Speicheldrüsen liegen unmittelbar dem Schlundkopf an. Ihre Ausführgänge, die nicht durch den Schlundring gehen, münden zu beiden Seiten des Ösophaguseintrittes. Die „Lebern“ oder, wie sie richtiger bezeichnet werden, die Mitteldarmsäcke, bestehen aus zwei ungleich großen Teilen; ein kleinerer hinterer, der in das Hinterende des



Textfig. 7. Schemata zur Topographie des Intestinaltrakts. a) vordere Darmschlinge als Grenze des Intestinalsacks; b) vordere Darmschlinge in der Mitteldarmdrüse eingebettet; c) auseinanderpräpariert; die Mitteldarmdrüsen sind entfernt.

Magens mündet, und ein größerer vorderer, der seine Mündung zwischen Kropf und Darm hat. Ein Punkt bedarf in diesem Zusammenhang besonderer Erwähnung. Bei der Mehrzahl der Arten liegt die vordere Darmschlinge in die Masse der Mitteldarmsäcke eingebettet, so daß letztere die vordere Begrenzung des Intestinalsackes ausmacht. Bei einigen aber liegt diese Schlinge ganz vorn, vor der „Leber“, und bildet damit den Abschluß des Eingeweidekomplexes. SIMROTH hat zuerst auf diese konstante Eigenart aufmerksam gemacht (1890, p. 869). Nun scheint es nicht Zufall zu sein, daß die wenigen Arten, bei denen die Darmschlinge ganz vorn liegt, auf Grund ihrer Begattungs-

glieder zu einer engeren Gruppe zusammengefaßt werden können, die mit dem Charakter einer Gattung als *Meisenheimeria* bezeichnet werden soll (s. S. 119). So kommt also für diesen Fall der „Leber“-Darmtopographie eine gewisse generische Bedeutung zu. Weitere von den Untersuchern erwähnte Besonderheiten sollen in Zusammenhang mit dem genaueren Aufbau der einzelnen Teile berücksichtigt werden, dem wir uns damit zuwenden können.

a) Pharynx.

Genau genommen, müßten wir mit der Mundhöhle beginnen, die zwischen Mundöffnung und Kiefer liegt. Eine solche fehlt aber den Vaginuliden, da wir bei ihnen Lippen- und Mundlappenbildungen im Sinne der Stylommatophoren nicht vorfinden. Mundlappen sind zwar vorhanden, und wir haben sie bereits oben als innere Teile der unteren Kopfanhänge kennen gelernt (s. S. 35 bis 36), da sie aber nicht an der Begrenzung einer Mundhöhle teilhaben, können sie nur als Homologa der gleichnamigen Bildungen anderer Pulmonaten betrachtet werden. Die Mundöffnung wird rings von radiär gestellten schmalen Wülsten umgeben (Taf. 2, Fig. 20). Die Zahl und die Gestalt derselben wechselt auch innerhalb der Art, doch konnte ich nie weniger als zehn beobachten (meist 12—16). Bei dem nicht übermäßig kontrahierten (bzw. retrahierten) Kopf läßt sich über der querspaltigen Öffnung fast regelmäßig der Kiefferrand erkennen. Der Pharynx selbst hat die schon erwähnte birnenförmige Gestalt (Textfig. 7; Taf. 2, Fig. 21). An der hinteren, dorsalen Wand tritt der Ösophagus aus und unmittelbar daneben die beiden Speicheldrüsengänge, von denen der linke vielfach etwas weiter vorn als der rechte entspringt. An der hinteren bzw. ventralen Seite liegt die kleine Radulapapille. Die genauere Betrachtung der Oberfläche läßt nun eine Anzahl Muskelzüge erkennen, die der Hauptmenge nach an der Bildung der Pharynxwand beteiligt sind. Betrachten wir diese zuerst, so beginnen wir am besten mit einer Seitenansicht (Taf. 2, Fig. 21 a). Von hinten, unten schräg nach vorn, oben zieht ein breiter Muskel, der sich am Kiefer inseriert. Seinen Ursprung nimmt er an den hinteren Seitenteilen der Radulastütze, von der überhaupt nahezu alle Muskeln entspringen. Wir wollen ihn *M. jugularis anterior*¹⁾

1) Dieser wie die folgenden Namen der Pharynxmuskeln sind in möglichster Anlehnung an jene gewählt, die TRAPPMANN (1916) für *Helix* beschrieben hat.

nennen. An der dorsal gelegenen Wand zieht ein sehr dünner Muskel fast geradlinig nach vorn. Seine Fasern kommen aber ebenfalls von der ventralen hinteren Seite, von der Radulastütze. Sie gehen von dort nach hinten, biegen zu beiden Seiten der Radulapapille und des Ösophagus nach oben um und erreichen so die Rückenfläche, wobei beide stark verbreitert nach vorn gehen und sich am Kiefer inserieren. Dieser Muskel mag als *M. jugularis posterior* bezeichnet werden. Die zwischen beiden Systemen bleibende Lücke wird von einem mächtigen Ringmuskel erfüllt, der die Hauptmasse der Pharynxwand ausmacht. An der breitesten Stelle des Pharynx, die wohl auch als „Backen“ bezeichnet wird, ist der zirkuläre Verlauf der Muskeln ziemlich gestört, da hier ein Teil der Fasern an der unmittelbar darunterliegenden Radulastütze ansetzt. Bei einer Ansicht von oben (Taf. 2, Fig. 21 b) erkennen wir nur die drei genannten Muskeln wieder, und zwar den Ringmuskel nur schwach durch den dünnen *M. jug. post.* hindurchschimmernd. Auf der Ventralseite dagegen (Taf. 2, Fig. 21 c) erscheinen zwischen den nach vorn zu divergierenden *M. jug. ant.* zwei ganz ähnlich verlaufende, die an der Radulastütze entspringen und an der unteren Umgebung der Mundöffnung inserieren. Es ist dies der *M. anterior*. Dazu kommt noch ein schmaler Quermuskel ganz vorn, der aber dem System des Ringmuskels angehört, seiner oberflächlichen Lage wegen nur als ein besonderer Muskel erscheint. Außer diesen „Wandmuskeln“ finden sich noch zwei schmale „freie“ vor. Ein oberer, der *M. protractor dorsalis*, der an der Kopfhaut inseriert, und ein unterer *M. protractor ventralis*, der unter dem Pharynx vorn und ein wenig seitlich an der Haut ansetzt. Beide erscheinen als isolierte Partien des *M. jug. post. bzw. ant.* Es ist mir nicht gelungen, eine ihnen besonders zukommende Ursprungsstelle aufzufinden. Diese beiden Muskeln können wohl nur als Protraktoren des Pharynx funktionieren. Höchstens dem unteren könnte man in bestimmten Fällen eine retrahierende Tätigkeit zusprechen. Da ein typischer Pharynxretraktor, wie er der Mehrzahl der Styломmatophoren in meist sehr beträchtlichem Umfange zukommt, hier völlig fehlt, wird man diese Tätigkeit zwei anderen Muskeln zuteilen müssen. Einmal dem dorsalen Retraktor des Kopfes, der sich von dem *M. longitudinalis dorsalis* des Rückens absplattend über den Pharynx bis zu den Mundwülsten zieht (Taf. 3, Fig. 22), außerdem aber dem Teil der Fasern, der sich vom gemeinsamen Tentakelmuskel absplattet und in der Umgebung der Mundes inseriert. Die Retraktion

des Pharynx kann also nur bei gleichzeitiger, wenigstens teilweiser Zurückziehung des Kopfes erfolgen.

Zu diesen äußeren Muskeln kommen dann noch einige kleinere innere, die wir am besten an einem medianen Sagittalschnitt durch das Vorderende einer Vaginulide erkennen (Taf. 3, Fig. 22). Zunächst finden wir im Längs- bzw. Querschnitt einen Teil der schon erwähnten Muskeln, soweit sie in die Mediane fallen. Ferner zwei Muskeln der Radulastütze, ein vorn inserierender, der *M. tensor inferior*, dessen Ursprung an den unteren seitlichen Teilen des Stützbalkens ist, und sein Antagonist, der *M. tensor superior*. Und endlich die beiden entsprechenden Muskeln der Radulapapille, der *M. papillaris superior* und *inferior*, deren Fasern am Hinterende der Papille mehr oder weniger ineinander übergehen.

In der Literatur finden wir über die Pharynxmuskulatur der Vaginuliden fast nichts. Verhältnismäßig am genauesten geht BLAINVILLE (in FÉRUSAC 1823, p. 96 r) darauf ein. Er erwähnt zwei Muskelpaare, ein oberes und ein seitliches, die den beiden Protraktoren entsprechen, wie aus seiner Beschreibung der Insertionsstellen und der Abbildung (tab. VIII C, fig. 2) zu entnehmen ist. Dazu sollen noch Muskeln kommen, die „viennent du pourtour de la lèvre — — pour se terminer à la masse“ (l. c.). Ich möchte darin die Enden der *M. jug. ant. et post.* sehen. SIMROTH nennt nur neben der Radulapapille „nach unten konvergierende Muskelwülste“ (1890, p. 865). Es ist nicht klar, ob er die „Backen“-Muskeln oder die hinteren Jugularissysteme meint. Außerdem findet er nur die beiden unteren Protraktoren. Da ich die gleiche Art wie SIMROTH untersuchte, kann an ein verschiedenes Verhalten der Spezies nicht gedacht werden, was an sich schon höchst unwahrscheinlich wäre. Ganz unverständlich bleibt aber eine Bemerkung SIMROTHS: „In der Regel kommen nur die Muskeln der Fühler und des Pharynx in Betracht, die einzeln am Boden der Leibeshöhle entspringen. Den Pharynxmuskel¹⁾ sah ich gelegentlich weithin zusammen mit dem Penisretraktor seinen Ursprung nehmen — —“ (1913 A, p. 199). Ich habe bei keiner Art je einen Pharynxretraktor bemerken können, so daß SIMROTH ohne Zweifel den Tentakelmuskel oder wenigstens Teile desselben mit ihm verwechselt haben muß.

Der innere Bau des Schlundkopfes fügt sich wieder im wesentlichen dem Schema der übrigen Pulmonaten ein. Das

1) Von mir gesperrt.

vordere, mehr röhrenförmige Lumen wird von einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet, das an der dorsalen Wand mit einer besonders starken Kutikula versehen ist (Taf. 3, Fig. 23). Letztere erreicht etwa die doppelte Höhe der Zellen und läßt eine feine Streifung von Zellbreite deutlich erkennen. Nach innen zu nimmt dann die Dicke der Kutikula mehr und mehr ab, verschwindet aber nirgends am Pharynxepithel ganz. Das Dach des Schlundkopfes besteht ebenfalls aus Zylinderepithel, das aber nach dem Ösophagus hin in zunehmender Zahl von schlauchförmigen Schleimdrüsen durchsetzt ist. Diese senken sich weit in die darunterliegende Muskel- und Bindegewebsschicht ein (Taf. 3, Fig. 24). Ihre großen, grobstrukturierten Kerne liegen basal; die Drüsen häufen sich in der Umgebung der Speichelgangmündungen. Letztere liegen ein Stück vor der Mündung des Ösophagus auf je einer in das Lumen hereinhängenden Falte (Taf. 3, Fig. 25). Von der ventralen Wand erhebt sich zapfenartig der etwa löffelförmig gestaltete Stützbalken der Radula (Taf. 3, Fig. 22, 25). Der eigenartige Bau der Zungenstütze ist schon wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen, für eine Vaginulide speziell hat ihn **SEMPER** (1858) beschrieben. Seiner Darstellung (l. c., p. 272 bis 273, tab. XII, fig. 5) ist nichts Neues zuzufügen. Zwischen zwei schmalen epithelartigen Scheiden sind zahlreiche Muskeln ausgespannt, zwischen denen große blasige Zellen mit meist wandständigem Kern liegen (Taf. 3, Fig. 26). Daß letztere nicht, wie **SEMPER** noch annahm, Knorpelzellen sind, ist bereits mehrfach, zuletzt wohl am überzeugendsten von **SCHAFFER** (1913) zurückgewiesen worden. Da bei unseren Formen den Blasenzellen jede Grundsubstanz fehlt, müssen wir das Gewebe des Radulapolsters als chordoides Stützgewebe auffassen (**SCHAFFERS** Typus A).

Nach hinten zu schließt sich dann die Radulapapille an, die im Längsschnitt etwa oval, im Querschnitt rund ist (Taf. 3, Fig. 22, 27). Das Lumen der Papille wird durch einen von dem Dach herabhängenden zylindrischen Bindegewebskomplex, den „Pfropf“ oder „Kolben“, bis auf einen schmalen, ringförmigen Raum zurückgedrängt. Der Kolben wird ebenso wie die übrige Radulatasche von einem zylindrischen Epithel umkleidet. Das Kolbengewebe selbst ist ein straffes Bindegewebe von auffallend fester Konsistenz. Die Radulatasche zeigt das von den Pulmonaten her bekannte Bild (Taf. 3, Fig. 28). Kurz vor dem Hinterende stehen fünf große Odontoblasten. Zwei weitere kleinere, nach rückwärts gelegene Zellen gleichen den großen auffallend.

Es sind Übergangsstadien vom normalen hochzylindrischen Taschenepithel zu den breiteren Bildungszellen. Umgekehrt lassen die vor den Odontoblasten gelegenen Zellen deutlich den allmählichen Übergang zu den schmalen Basalzellen der Zunge erkennen. Am Dach der Tasche werden die Epithelzellen außerordentlich lang und senken sich zwischen die Zahnschmelzspitzen der Raspel. Man erkennt deutlich ein fädiges Sekret, das von diesen Zellen an die Radula herantritt. Die Beteiligung des Deckenepithels an der Zahnbildung, die zuerst von RÜCKERT (1883) und ausführlicher von RÖSSLER (1885) angegeben wurde, ist später von SCHNABEL (1903) durchaus gelegnet worden. Die neuesten Untersuchungen von SPEK (1921) aber, der der Frage mikrochemisch nachging, haben wohl den endgültigen Beweis erbracht, daß den Deckenzellen ein wesentlicher Teil der Zahnbildung zufällt. Meine Befunde sprechen ebenfalls für diese Annahme.

Was nun die Radula selbst anlangt, so können wir zunächst sagen, daß ihr nur ein geringer taxonomischer Wert beigelegt werden kann. Es kann also die Beschreibung im wesentlichen für alle Vaginuliden gelten. Der Mittel- oder Rhachiszahn ist fast ausnahmslos kleiner als die übrigen. Auf einer etwa rhombischen, unten bzw. hinten bifiden Basalplatte sitzt ein kleiner, meist stumpfer Zahn (Textfig. 8). Nur bei *Semperula idae* steht der Rhachiszahn an Größe kaum den Lateralzähnen nach, doch ist er im Gegensatz zu diesen symmetrisch (Textfig. 8 p). Ein Sockel kommt den Mittelzähnen bei keiner Art zu. Die Basalplatte der Lateralzähne hat in ganz grobem Umriß die Form eines Parallelogrammes. Die nach außen gelegene Kante trägt einen höckerartigen Vorsprung. Auf dieser Platte liegt dann eine zweite, ähnlich gestaltete, aber festere, der Sockel. Dieser hat an der medianen Seite eine einspringende Wölbung, die etwa dem Höcker der Basalplatte entspricht. Beide greifen ineinander, wodurch der Radula ein festeres Gefüge erteilt wird. Der Sockel endlich trägt den eigentlichen Zahn, den Konus oder das Dentikel, der dem Mesokonus zwei- oder dreispitziger Zähne der Stylomatophoren entspricht. Ein typischer Ekto- und Entokonus fehlt stets. Weiter marginad wird die Form von Basalplatte und Sockel immer einfacher, etwa hoch-rechteckig bis quadratisch. Das Dentikel nimmt mehr und mehr an Größe ab und wendet gleichzeitig seine Spitze immer mehr der Mediane zu (Textfig. 8 t). Unterscheiden sich also auch die seitlichen Zähne von den mehr nach innen gelegenen, so ist es doch nicht möglich, eine schärfere

Grenze zwischen Lateral- und Marginalzähnen zu ziehen, wie dies FISCHER und CROSSE (1878) tun. Der Übergang ist ein ganz allmählicher.

Ich habe nun in Textfig. 8 die Raspeln verschiedener Arten zusammengestellt, soweit ich sie dem mir vorliegenden Material entnehmen durfte. Ein Vergleich der einzelnen Bilder zeigt sofort die relativ große Übereinstimmung, und es war mir auch sehr bald klar, daß die Radula nicht als Artmerkmal Verwendung finden konnte. Andererseits fallen aber doch Unterschiede zwischen einzelnen Gruppen auf. Aber gerade diese Gruppen gehören auch auf Grund anderer Merkmale eng zusammen; sie bilden, wie wir noch sehen werden, Gattungen. Wir können also die Radula als ein wenn auch wenig bedeutendes Genusmerkmal hinnehmen. Wir finden:

Genus *Meisenheimeria*: R (hachiszahn) schmal, rhombisch, stumpf; L (ateralzähne) lang, stumpf (Textfig. 8 b, c).

Genus *Vanigula*: R. elliptisch, stumpf; L. mäßig lang, etwas zugespitzt (Textfig. 8 d, e).

Genus *Cylindrocaulus*: R. schmal, elliptisch, spitz; L. mäßig lang, spitz (Textfig. 8 f, g).

Genus *Pleuropocta*: R. keulig, stumpf; L. kurz zugespitzt (Textfig. 8 a).

Genus *Vaginula*: R. blattförmig, zugespitzt; L. kurz, stumpf (Textfig. 8 h).

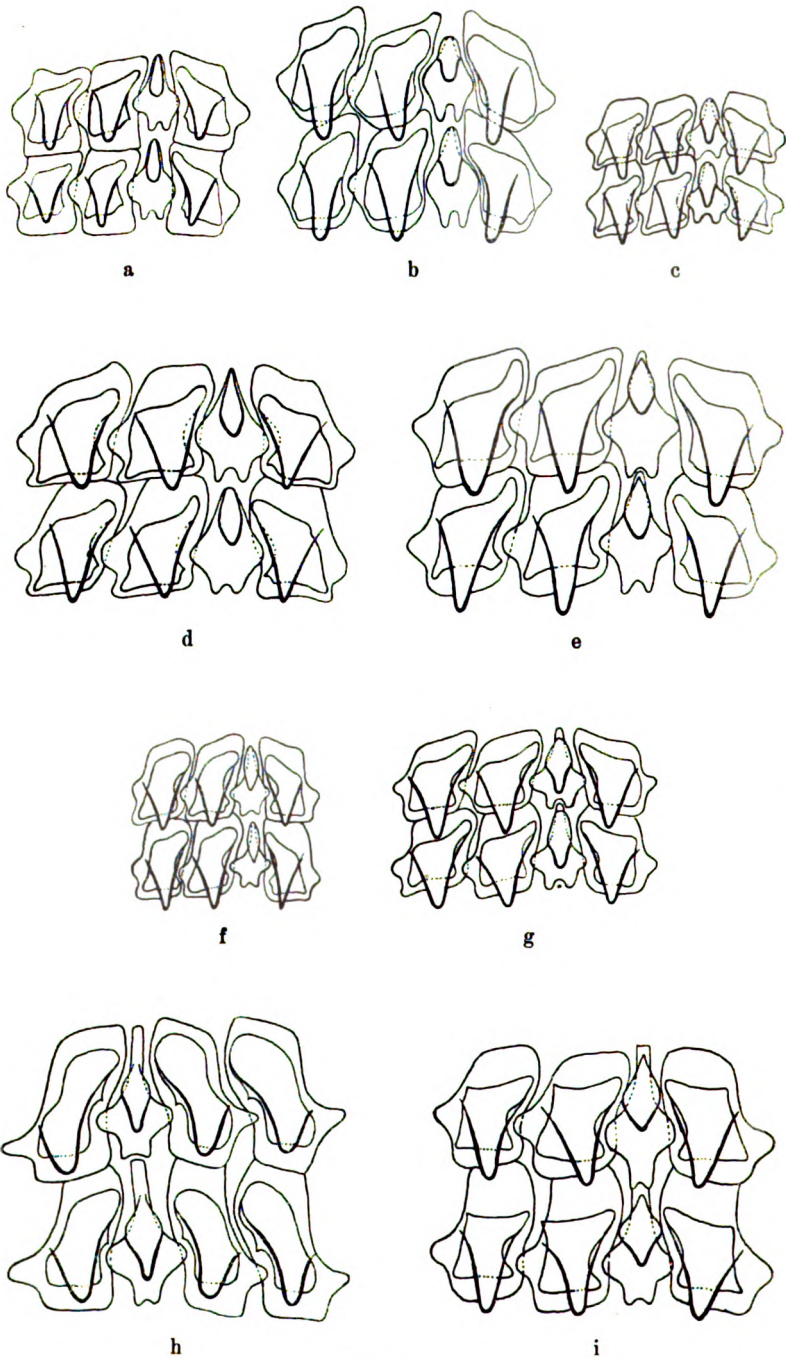
Genus *Phyllocaulus*: R. breit, rhombisch, lang, zugespitzt; L. mäßig lang, stumpf (Textfig. 8 i—l).

Genus *Sarasinula*: R. eiförmig, stumpf (Basalplatte sehr breit); L. lang zugespitzt (Textfig. 8 q).

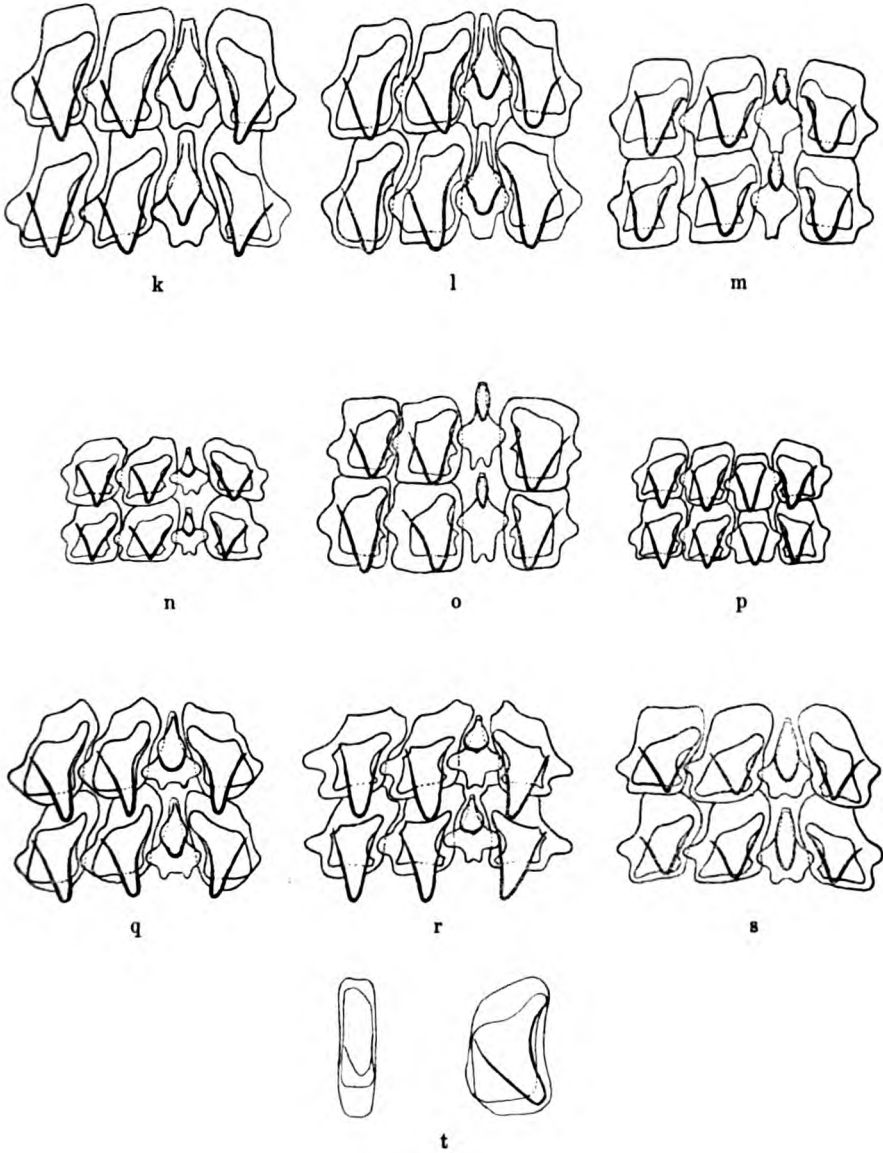
Genus *Belocaulus*: R. eiförmig, zugespitzt (Basalplatte sehr breit); L. lang (selten kurz), stumpf (Textfig. 8 r, s).

Genus *Semperula*: R. schmal, lanzettlich (selten sehr groß, auf großer Basalplatte); L. kurz, zugespitzt oder spitz (Textfig. 8 m—p).

Zu noch geringerem Resultat führte dann der Versuch, aus der Zahnzahl bzw. der Zahnformel spezifische Merkmale zu gewinnen. Es kommen allgemein einer größeren Art nicht nur größere Zähne, sondern auch eine größere Zahl in der Querreihe zu als einer kleineren. So hatte ein über 100 mm langer *Phyllocaulus tuberculosus* die Formel 67-1-67, eine nur halb so große *Vanigula bleekeri* dagegen 45-1-45. Dies gilt aber nicht nur für verschieden große Arten, sondern auch für



Textfig. 8.



Textfig. 8. Radula (Rhachis- und drei Lateralzähne) von: a) *Pleuroprocta liberiana*; b) *Meisenheimeria alte*; c) *Meisenheimeria stuhlmanni*; d) *Vanigula voeltzkowi*; e) *Vanigula bleekeri*; f) *Cylindrocaulus occidentalis*; g) *Cylindrocaulus floridanus*; h) *Vaginula taunayi*; i) *Phyllocaulus gayi*; k) *Phyllocaulus solea*; l) *Phyllocaulus tuberculosus*; m) *Semperula maculata*; n) *Semperula birmanica*; o) *Semperula siamensis*; p) *Semperula idae*; q) *Sarasinula plebeja*; r) *Belocaulus langsdorfi*; s) *Belocaulus sloanei*; t) *Phyllocaulus gayi* (Lateralzähne nahe des rechten Seitenrandes). — Vergr. 340:1.

verschieden große Tiere der gleichen Spezies. Ich fand für einen sehr jugendlichen *Cylindrocaulus floridanus* (Länge 18 mm) die Formel 34-1-34. FISCHER und CROSSE (1878, p. 674) geben für die gleiche Art, deren Größe nicht genannt ist, die aber als geschlechtsreifes Tier — und ein solches hatten die Untersucher sicher vor sich — bis 65 mm lang werden kann, die Formel 60-1-60 an. Geringere Schwankungen gibt COLOSI (1922, p. 481) an, wohl für annähernd gleich große Stücke der *V. borelliana* (*Phyllocaulus solea*), und zwar von 50-1-50 bis 54-1-54. Die Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß die Angabe der „Zahnformel“ völlig wertlos ist. Die Anzahl der Querreihen schwankt etwa um 100, wenn man nur die voll entwickelten Reihen zählt. Die Zahngrößen in ein Verhältnis zu Körperlänge, Volumen usw. zu bringen und daraus bestimmte „gesetzmäßige“ (?) Abhängigkeit abzuleiten, wie dies SIMROTH (1890, p. 867—868) tut, halte ich für völlig zwecklos.

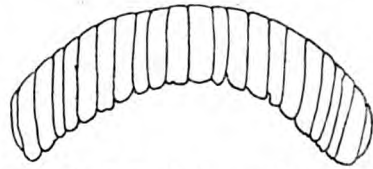
In der Literatur finden wir zahlreiche Angaben über die Radula¹⁾. Soweit die beigegebenen Abbildungen genau und zuverlässig sind (leider nur sehr wenige), lassen sie sich ohne Zwang in obiges Schema einreihen. Falls die Arten älterer Autoren eingezogen werden (s. S. 119 ff.), bestätigt sogar die Radula diesen

1) GRAY 1853, p. 331—332 (*V. spec.*); KEFERSTEIN 1865, p. 119, tab. IX, fig. 6 (*V. bleekeri*), *ibid.* fig. 7 (*V. mollis*); HEYNEMANN 1868, p. 38, tab. I, fig. 2c (*V. myrmecophila*); 1868 A, p. 100—101, tab. IV, fig. 1 (*V. langsdorfi*?); BINNEY und BLAND 1870, p. 285, fig. 5 (*V. floridana*); GUPPY 1870, p. 193 (*V. sloanëi*); BLAND und BINNEY 1872, p. 163—164, tab. XII, fig. 7 (*V. spec.*); BINNEY 1875, p. 232—233, fig. 76, tab. XVII fig. 11 (*V. floridana*); FISCHER und CROSSE 1875, p. 674, tab. XXVIII, fig. 23—24 (*V. occidentalis*), tab. XXIX, fig. 8—9 (*V. moreleti*), tab. XXIX, fig. 15 (*V. plebeja*); BINNEY 1878, p. 240, tab. V, fig. P (*V. floridana*); BINNEY 1879, p. 337 (*V. olivacea*); STREBEL und PFEFFER 1882, p. 127—128, tab. XIX, fig. 1—8 (*V. mexicana*); HEUDE 1885, p. 99, tab. XXVI, fig. 2b (*V. fargesianus*); HESSE 1886, p. 5—9, tab. IA, fig. 6 (*V. tuberculosa*), fig. 7 (*V. boetzkessi*), fig. 8 (*V. arcuata*), fig. 9 (*V. andensis*); SCHEPMAN 1887, p. 5, tab. II, fig. 1 (*V. hasselti*); SIMROTH 1890, p. 866—868 (*V. leydigii*, *hedleyi*, *hennigi*); NOBRE 1894, p. 160, tab. VIII, fig. 2—3 (*V. simrothi*); P. und F. SARASIN 1899, p. 69—71, tab. XV, fig. 133 (*V. djiloloensis*), fig. 135 (*V. melotomus*), fig. 135—135a (*V. boviceps*); ROBINS und COCKERELL 1909, p. 383, tab. XXXII, fig. 4 (*V. tahitiana*); LONGSTAFF, PRESTON und ROBSON 1914, p. 266—268, fig. 1 (*V. nilotica*); ROBSON 1914, p. 388, fig. 4 (*V. hovarum*).

Schritt. Es sei aber nochmals betont, daß die Raspel auch für die Systematik der Genera nur eine untergeordnete Rolle spielen kann.

Als letzter Teil des Pharynx bleibt somit nur noch der Kiefer (Textfig. 9). Er findet sich unmittelbar hinter den oberen Mundwülsten (Taf. 2, Fig. 20) und stellt ein bogenförmiges Gebilde dar, dessen Vorderseite mit zahlreichen radiär gestellten Rippen besetzt ist, die durch eine zarte Membran zusammengehalten werden. Die Kauränder an der konkaven Seite des Bogens sind oft unregelmäßig, gleichsam ausgefranst. Der Vaginulidenkiefer ist also goniognath. Die Zahl dieser Lücken wechselt stark innerhalb der Art. Deshalb ist es klar, daß dem Kiefer keinerlei taxonomischer Wert zukommen kann, und es ist zwecklos, genaue Zählungen der Leisten vorzunehmen.

Nicht eigentlich zum Pharynx gehörig, aber mit ihm in engster Beziehung stehend, sind noch die Speicheldrüsen zu erwähnen. Auf ihre Lage vor dem Schlundring hat SIMROTH (1890, p. 865) zuerst aufmerksam gemacht, ein Verhalten, das nur noch den Oncidiiden [zuerst von PLATE (1893) festgestellt] unter den Pulmonaten zukommt. Sie erfüllen den ganzen Raum zwischen Pharynx und Gehirn; dabei ist regelmäßig die linke Drüse größer



Textfig. 9. *Cylindrocaraus floridanus*. Kiefer. — Vergr. 40:1.

als die rechte, was leicht verständlich wird, da rechts vom Schlundkopf die männlichen Begattungsorgane einen erheblichen Teil des Platzes einnehmen. Meist sind die beiderseitigen Drüsen in der Mittellinie so sehr miteinander verschlungen, daß eine Trennung kaum möglich ist. SIMROTH unterscheidet nun hinsichtlich des Baues zwei Typen (1890, p. 866), eine kompakte Form für *V. leydigi* und eine mehr lockere, mehr blättrige für *V. hedleyi*. Ich gebe zu, daß man wohl solche Unterschiede treffen kann. Dazu kommen aber noch die verschiedensten Übergänge, wo eine Zuteilung zu der einen oder anderen Type schwer durchzuführen ist. Es ist mir nicht gelungen, eine scharfe Verteilung auf die Arten nachzuweisen, so daß ich zu der Überzeugung gekommen bin, es handele sich nur um mehr oder weniger zufällige Bildungen, bedingt durch die Konservierung und den Druck bei übermäßiger Kontraktion des Körpers im Tode. Die Speicheldrüsen treten, wie schon erwähnt, zu beiden Seiten des Ösophagus mit diesem zusammen in die Pharynxwand ein, münden aber erst

ein Stück vor der Speiseröhrenöffnung in das Lumen (Taf. 3, Fig. 25). Der histologische Bau fügt sich durchaus dem von anderen Gastropoden bekannten ein. Es lassen sich unschwer Drüsen verschiedenen Inhalts nachweisen, die nach den neuesten Untersuchungen FRANCKENBERGERS (1923) nur verschiedene Sekretionsstadien der gleichen Drüsenart darstellen, nach den älteren Anschauungen dagegen zwei Formen, Schleim- und Fermentzellen, angehören. Da mein Material nicht für spezifisch cytochemische Untersuchungen konserviert war, vermag ich für die Vaginuliden keine endgültige Stellung zu nehmen. Die Speichelgänge lassen nie ein Wimperepithel erkennen.

b) Ösophagus und Kropf.

Der Ösophagus verläßt den Pharynx an der hinteren dorsalen Fläche (Taf. 2, Fig. 21, Taf. 3, Fig. 22), zieht an dessen Hinterwand ventralwärts (Taf. 2, Fig. 21), tritt dann durch den Schlundring und erweitert sich zu dem Kropf.



Textfig. 10. Schemata des Überganges vom Ösophagus zum Kropf.

In vielen Fällen erfolgt diese Verbreiterung ganz unvermittelt (Textfigur 10), in anderen ist eine allmähliche Zunahme der Dicke zu beobachten und endlich unterbleibt eine Erweiterung ganz. Nur im ersten Falle läßt sich eine genaue Grenze beider Teile angeben. Da ich nun

bisweilen alle drei Typen innerhalb der gleichen Art antraf, scheint es mir fast gewiß, daß das ganze Stück des Darmtraktes vom Pharynx bis zum Eintritt in den Magen als einheitliches zu betrachten ist, das man dann also nur als Ösophagus anzusehen hätte. Noch könnte es sich um zwei physiologisch verschiedene Bezirke handeln, doch fehlt einer solchen Annahme jede Stütze durch die histologischen Befunde, die für beide gleich sind. Wenn ich nun gleichwohl eine Trennung in Ösophagus und Kropf anwende, so können damit nur rein deskriptive Bezeichnungen verstanden werden, die nur gewählt wurden, um der tatsächlich in den meisten Fällen vorhandenen starken Erweiterung dieses Abschnittes Rechnung zu tragen. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß letztere lediglich von der Menge der gerade aufgenommenen Nahrung abhängt. Es ist ja bekannt genug, daß die Schnecken, zumal nach längeren Hungerperioden, sehr beträchtliche Mengen Futter aufnehmen, viel mehr als sie an dem Ort der eigentlichen Verdauung (Mittel-

darmdrüsen) aufspeichern können. Der Überschuß wird also im unteren Teil des Ösophagus angesammelt, der sich so mehr und mehr weitet. Dann aber dürfte die Bezeichnung Kropf nicht unangebracht sein, eine Bezeichnung, die ich einer öfter gebrauchten, „Vormagen“ (SIMROTH 1890, u. a. O.), vorziehen möchte, da sich mit letzterer zu leicht der Begriff einer vom Ösophagus verschiedenen physiologischen Funktion verbindet. BLAINVILLE (in FÉRUSAC 1823) und LEIDY (1851 I) betrachten diesen Abschnitt als „Magen“ (den eigentlichen Magen als Blindsack [cul-de-sac]), was sicher abzulehnen ist. FISCHER und CROSSE (1878), JHERING (1891) und KELLER (1902) rechnen ihn zum Ösophagus, ohne ihn besonders zu benennen, wogegen natürlich nach dem oben Gesagten nichts eingewendet werden kann. Die Bezeichnung „Vorderdarm“ („intestino anteriore“, COLOSI 1922) ist etwas zu indifferent. Weiter ist aber verständlich, daß die Gestalt des Kropfes nicht als Artcharakteristikum Verwendung finden kann, wie dies SIMROTH (1890, 1913, 1913 A) und neuerdings COLOSI (1922) versuchen. Der magenwärts gelegene Teil des Kropfes nimmt in der Regel wieder an Breite ab, mitunter aber nur in so geringem Maße, daß man kaum von einer Verengung sprechen kann. Auch hier finden die Differenzen ihre Erklärung durch die Menge der aufgenommenen Nahrung.

Die Innenfläche zeigt die bekannten Längswülste, durchschnittlich 10—12, die im Ösophagus höher und enger stehen (Taf. 3, Fig. 29 a), im Kropf dagegen flacher und voneinander weiter entfernt sind (Taf. 3, Fig. 29 b). Bei starker Ausdehnung des letzteren können sie ganz verschwinden. Über den histologischen Bau ist wenig zu sagen, und es genügt, auf die Abbildung (Taf. 3, Fig. 30) zu verweisen; ein hohes flimmerndes Zylinderepithel, das von großen schlauchförmigen Zellen durchsetzt wird. Die Muskeln sind im Innern in unregelmäßigen Längsbündeln und in einer schärfer ausgeprägten äußeren Ringschicht angeordnet. Die Wand des Kropfes zeigt in allem den gleichen Aufbau wie der Ösophagus.

c) Magen.

Der Magen stellt ein zylindrisches sackförmiges Gebilde dar. An der vorderen rechten Ecke mündet der Kropf ein, an der linken vorderen Ecke geht der eigentliche Darm ab. Man muß nun aber dessen Anfangsteil bis zu einer noch zu erwähnenden klappenartigen Falte zum Magen rechnen, ihn also als Pylorus desselben betrachten. KELLER (1902, p. 625) und nach ihm SIM-

ROTH (1914, p. 343) vertreten diese Ansicht, der ich mich anschließen möchte. Wenn aber KELLER außerdem noch zwischen Kropf und Magen einen Cardiateil einschieben will, so kann ich ihm darin nicht folgen. Zwar scheint die Abbildung, die er gibt (tab. XVIII, fig. 13), ihn zu einer solchen Annahme zu berechtigen. Ich fand ganz ähnliche Verhältnisse; aber mindestens eben so oft gingen die Längswülste des Kropfes ohne Unterbrechung in die des Magens über (Taf. 3, Fig. 31), so daß man unmöglich von einem besonderen cardialen Abschnitt des Magens sprechen kann. PLATE (1897, p. 133) gliedert auch in drei Abschnitte, Vorder-, Mittel- und Hintermagen, doch geht er nicht näher darauf ein. Die Mündungen der Mitteldarmdrüsen liegen, wie schon erwähnt, an den beiden entgegengesetzten Enden des Magens, und zwar liegt die Mündung der hinteren nach links verschoben, die der vorderen zwischen Kropf und Pylorus (Textfig. 7 c). Besonderheiten bietet dann aber das innere Relief (Taf. 3, Fig. 31). Der Hauptteil der Wandung ist mit schmalen, längsverlaufenden Wülsten bedeckt, die einfachen Epithelfalten entsprechen, wie ein Querschnitt (Taf. 4, Fig. 34) erkennen läßt. Im vorderen Bereich aber liegt eine starke Falte, die aus dem Gang der vorderen „Leber“ bogenförmig nach dem Pylorus bis zu dessen Ende zieht. So wird der muskulöse Abschnitt des Magens mehr oder weniger nach vorn zu abgeschlossen. Der Querschnitt (Taf. 3, Fig. 32), der durch diese Region geführt ist, zeigt, daß diese Falte mit einer viel kleineren, eine schmale Rinne umschließt. SIMROTH, der zuerst bei einer Vaginulide auf diese Falte aufmerksam macht, gibt an, daß sie sich auch „in dem Vormagen — — eine Strecke weit fortsetzt“ (1890, p. 870); ihr Zweck sei, das Lebersekret in beide Darmabschnitte zu leiten. Auf die physiologische Deutung kommen wir im Zusammenhang zurück, die morphologische Beschreibung aber dürfte sicher auf einem Beobachtungsfehler beruhen. Ich habe die Falte stets nur in den „Leber“-Gang hinein verfolgen können. Die Beschreibung KELLERS bleibt etwas unklar. Die „Magenwand“ sei nach vorn hin „durch einen kontinuierlichen Wulst abgesetzt, neben welchem eine Rinne herläuft. Von dem — — Wulst setzt sich — — eine Falte fort“ (1902, p. 625). Daß der Wulst (die Fortsetzung der Pylorusfalte) ringförmig geschlossen sei, habe ich nie beobachten können, auch nicht bei *Phyllocaulus gayi*, derselben Art, die KELLER untersuchte, und ich muß eine irrtümliche Deutung der oben geschilderten Verhältnisse annehmen. — Wir kennen ähnliche Reliefbildungen auch von einigen Stylommatophoren. Als

erster beschrieb sie GARTENAUER (1875) für *Helix*, *Arion*, *Limax*. Sie werden für *Helix* dann genauer, besonders hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung von BIEDERMANN und MORITZ (1899) und neuerdings eingehend von v. HAFNER (1923) untersucht. Wenn auch die Falten bzw. Rinnen sich etwas komplizierter gestalten als bei Vaginuliden, zum Teil wohl infolge der etwas anderen Lage der „Leber“-Mündungen, so kommt ihnen in beiden Fällen aber zweifellos die gleiche Aufgabe zu. Hinsichtlich dieser kann ich auf die ausführliche Darstellung bei BIEDERMANN und MORITZ verweisen. Für unsere Form habe ich in der Fig. 31 auf Taf. 3 durch Pfeile anzudeuten versucht, welchen Weg die Nahrung nehmen dürfte. Daß eine zweite konstante Falte bzw. Rinne den Weg der in der hinteren Mitteldarmdrüse verdauten Nahrung regelt, habe ich nirgends beobachten können. Doch dürfte trotzdem die unsymmetrisch gelegene Mündung eine gewisse gleichmäßige „Zirkulation“ gewährleisten. Den Abschluß des Pylorus nach vorn bildet eine Klappe (Pylorusklappe) (Taf. 3, Fig. 31, *pykl*). SIMROTH nennt sie „ringförmig-reusenartig, darmabwärts gerichtet“ (1890, p. 870), später sagt er direkt, daß sie „als Trichter in den Mitteldarm vorspringt — — und sich vermutlich als Sphinkter schließen kann“ (1914, p. 343). Wenn ich SIMROTH recht verstehe, meint er also eine allseitig von der Darmwand vorspringende Falte, eine Ansicht, die auch KELLER (1902, p. 625) zu haben scheint. Meine Untersuchungen ergaben aber, daß es sich nicht um eine ringförmig geschlossene Falte handle, sondern nur um eine $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ -Ringfalte, die als Klappe allerdings in gleicher Weise wie eine geschlossene funktionieren muß. Ein Querschnitt (Taf. 4, Fig. 33) mag die Richtigkeit meiner Annahme bestätigen. Der Zweck der Klappe ist klar.

Der histologische Aufbau des Magens bietet wenig Besonderheiten. Die Muskulatur wird im Bereich des blindsackartigen Teiles sehr mächtig (Taf. 4, Fig. 34). Ring- und Längsmuskeln finden wir fast zu gleichen Teilen, und ich konnte nicht wie SIMROTH (1890, p. 870) ein Überwiegen der Längsmuskeln feststellen. Die innere Auskleidung ist ein normales wimperndes Zylinderepithel, in dem nicht sehr zahlreiche becherförmige Schleimzellen eingestreut liegen. Niemals konnte ich die großen ins Bindegewebe eingesenkten Drüsen wie im Ösophagus oder Kropf beobachten. Im wesentlichen den gleichen Bau zeigt auch der Pylorus, nur daß hier die Muskulatur zurücktritt. Wieder finden sich nur relativ kleine Schleimdrüsen. Anders dagegen an der Pylorus-

falte. Hier wird die Rinne, die man wohl mit v. HAFNER (1923) als „Leitrinne“ bezeichnen kann, von einer dichten Drüsenmasse umgeben (Taf. 4, Fig. 35). Die Drüsen, die ihr Sekret nur der Rinne zuführen, stehen so dicht, daß die Epithelzellen mehr nur den Eindruck von Stützzellen machen (Taf. 4, Fig. 36). An diesem Drüsenbände kann man den ganzen Pylorus hindurch die Leitrinne bis auf die Pylorusklappe (Taf. 4, Fig. 33) sicher verfolgen. Es ist eigenartig, daß nach v. HAFNER bei *Helix* die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen, die Leitrinne gar keine, das übrige Epithel sehr zahlreiche Schleimzellen aufweist, obwohl die Befunde von BIEDERMANN und MORITZ eher ein den Vaginuliden gleiches Verhalten vermuten ließen.

Eine bisher nirgends wiedergefundene Eigenart gibt COLLINGE für *V. brunnea* (= *Sarasinula plebeja*) an. „At the posterior portion of the stomach and on the ventral side, is a small bean-shaped glandular body, connected by a series of fine ducts. — Possibly it functions as a digestive gland“ (1900 A, p. 435). Ich habe eine solche Bildung niemals finden können, auch nicht an der gleichen Art, die COLLINGE vorlag. Nun hat dieser zweifellos ein sehr jugendliches Tier untersucht, wie aus der Längenangabe (18,5 mm) hervorgeht. Außer Darm und Fußdrüse hat er nach eigener Angabe nichts weiter anatomisch geprüft, also auch nicht den Genitalapparat. Es erscheint mir nun so viel als gewiß, daß dieses eigenartige Organ am Magen nichts anderes ist als die Zwitterdrüse, die bei jungen Tieren noch nicht ganz so weit kaudalwärts liegt wie bei älteren. Die feinen Kanäle dürften dann Bindegewebsfasern, der Arteria visceralis und dem Zwittergang entsprechen, dessen Verbindung mit dem übrigen Apparat zerrissen gewesen ist. Bis eine genauere Untersuchung auf Schnitten nicht einwandfrei die Verbindung mit dem Magen erweist, möchte ich an dieser Deutung festhalten.

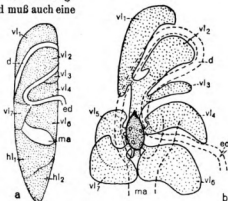
d) Mitteldarmdrüse.

Die hintere kleine Mitteldarmdrüse erfüllt den hinter dem Magen gelegenen Teil der Leibeshöhle, wo nur noch die Zwitterdrüse zu liegen kommt. Die viel größere vordere Drüse dagegen breitet sich zwischen den Darmschenkeln und den Genitalorganen aus. Über die Lage der vorderen Darmschlinge zur „Leber“ ist bereits oben gesprochen (s. S. 43), ebenso über die Mündungen in den Darm. Die „Hinterleber“ wird meist als einheitlich, nur von KELLER (1902, p. 626) als zweiteilig angegeben. Ich kann

letztere Angabe bestätigen. Von der „Vorderleber“ gibt bereits BLAINVILLE (in FÉRUSAC 1823, p. 96 r) an, daß sie aus 7—8 Teilen besteht. Die eigenartige Darstellung der „Leber“, die KEFERSTEIN (1865, p. 119) für *V. bleekeri* gibt, kann nur auf Präparationsversehen beruhen. Sie schließt sich dem normalen Bau an, wie ich an Stücken der gleichen Art feststellen konnte. SIMROTH geht nicht näher auf den Bau ein und sagt nur, daß „durch die Einbettung des Darmes (in die Leber) — — keine Einteilung — — gegeben“ wird, „sondern sie zieht kontinuierlich darunter hinweg“ (1890, p. 869). KELLER endlich zählt sieben Lappen, „an deren Grenzen sich die Darmschlingen anpassen“. Ich finde ebenfalls eine 7-teilige

Mitteldarmdrüse und muß auch eine durch die Darmschlingen bedingte Anordnung zugeben, wenn diese vielleicht auch nicht so scharf durchgeführt ist, wie es KELLER will. Aus den Abbildungen (Textfigur 11 a, b) kann man das einzelne

ersehen. Die Ausführgänge aller Lappen münden in einen weiten



Textfig. 11. *Phyllocaulus tuberculosus*. Die Mitteldarmdrüse. a) in situ; b) schematisch auseinandergelegt. — Vergr. 0.75 : 1.

gemeinsamen Gang, der sich dann in den Magen öffnet. JHERING gibt an, daß „les deux foies secondaires (= Vorderleber) sont rapprochés mais non confondus“ (1891, p. 204), daß also wie bei Oncidiiden drei Mitteldarmdrüsen vorhanden seien. Die Abbildung dazu (tab. IV, fig. 7) läßt indessen fünf Lappen erkennen, die in einen gemeinsamen Gang zusammenlaufen, der dann seinerseits in den Magen mündet, ein Verhalten also, wie ich es stets beobachten konnte. SIMROTH (1893, p. 68) erwähnt, daß der *V. newtoni* (= *Semperula maculata*) die hintere Mitteldarmdrüse fehlen soll. Ich konnte das Original nachuntersuchen und muß seine Angabe bestätigen. Man findet nur einen ganz minimalen blindsackförmigen Anhang. Daß es sich um eine

normale Erscheinung handelt, ist völlig auszuschließen. Es scheint mir sicher, daß wir es nur mit einer Art Hemmungsbildung zu tun haben. Das Epithel des Sammelganges gleicht so sehr dem des Kropfes oder des Pylorus, daß es an Schnitten nicht möglich ist, eine Grenze anzugeben, hier wie dort sind es die gleichen flimmertragenden Zylinderzellen. Erst in den Seitenkanälen nehmen die Zellen an Höhe etwas ab, um dann ganz unvermittelt durch die zunächst niedrigen epithelartigen „Leberzellen“ abgelöst zu werden. Auf den feineren Bau der letzteren brauche ich nicht einzugehen, da den Untersuchungen von BARFURTH (1883) und BIEDERMANN und MORITZ (1899) nichts Neues zugefügt werden könnte. Wir finden auch bei den Vaginuliden die drei Zellsorten: Sekretzellen (= Fermentzellen BARFURTHS); Resorptionszellen (= Leberzellen B's); Kalkzellen. Wenn nun SIMROTH (1890, p. 871) die Lebergänge dicht mit Chymus erfüllt fand, was auch ich oft beobachten konnte, so darf wenigstens auch für die Vaginuliden die für *Helix* von BIEDERMANN und MORITZ gewonnene Annahme sichergestellt sein, daß die Mitteldarmdrüse „die Resorption der Verdauungsprodukte allein oder ganz vorwiegend vermittelt“ (BIEDERMANN und MORITZ 1899, p. 31). Daß sie zugleich ein verdauendes Sekret ausscheidet und als Speicherorgan funktioniert, darf im Hinblick auf die Resultate der eben genannten Forscher ebenso angenommen werden.

e) Mittel- und Enddarm.

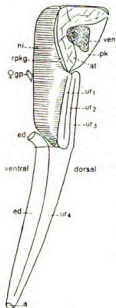
Über die Topographie dieser beiden letzten Abschnitte des Intestinaltraktes ist bereits oben (s. S. 43) alles Wesentliche gesagt worden. Hier muß nur noch auf die Eintrittsstelle in die Körperhaut kurz eingegangen werden. Bei der Mehrzahl der Arten liegt diese unmittelbar neben oder besser hinter der Eintrittsstelle der weiblichen Genitalendwege durch die Haut. Bei einigen aber senkt sich der Darm erst weiter kaudalwärts in das Integument ein. Ein solches Verhalten finden wir nur bei den Arten der Gattungen *Vaginula* und *Phyllocaulus*. Bestimmt wird diese Stelle bei allen durch die Lage der hinteren Nierenspitze. Unmittelbar hinter dieser erfolgt der Übertritt in die Haut. Daraus folgt, daß sich nicht diese Eintrittsstelle von dem Genitalapparat aus nach hinten verschoben hat, sondern umgekehrt letzterer nach vorn zu verlagert ist. Histologisch zeigen beide Abschnitte ganz den Bau wie der Ösophagus. Nur hinsichtlich der Drüsenverteilung finden sich kleine Unterschiede. Im Mitteldarm sind

die Schleimzellen nur in geringer Zahl und als typische Becherzellen von Epithelhöhe vorhanden. Gegen das Rektum hin werden sie häufiger und sind in diesem selbst fast ebenso zahlreich wie im Ösophagus. Sie sind dann auch wieder größer und in das Bindegewebe eingesenkt. Die Muskulatur, innen längs, außen zirkulär verlaufend, verliert sich am Enddarm kurz nach seinem Übertritt in die Körperwand in der Muskulatur des Integumentes mehr oder weniger, und es bleiben nur undeutliche Ringmuskelfüge.

Besonderer Erwähnung bedarf ferner noch eine eigenartige Bildung, die bisher nur von einer einzigen Art, *Meisenheimeria alte*, bekannt geworden ist, ein kurzer enger Verbindungskanal, etwa in der Längsmittle des Rektums zwischen diesem und dem neben ihm verlaufenden Hohlraum, den ich als Ureter und nicht als Lunge auffasse. KELLER (1902, p. 623) hat ihn zuerst für *V. willeyi* (= *Meisenheimeria alte*) nachgewiesen, doch ist nicht ausgeschlossen, daß ihn COLLINGE (1900 A) bereits gesehen und als Mündungsröhrchen der Niere gedeutet hat, was durch KELLERS Nachuntersuchungen unhaltbar geworden ist. Ich habe die Verbindung ebenfalls gesehen (Taf. 4, Fig. 37), so daß es sich um keine zufällige Bildung handeln kann. Das Epithel des Kanälchens gleicht durchaus dem des Enddarmes, nicht dem des Ureters. Ob nun anderen Arten der Gattung *Meisenheimeria* und Angehörigen anderer Genera diese Bildung auch zukommt, muß offen bleiben. Ich konnte nur wenige Spezies in Schnittserien zerlegen und makroskopisch gelang der Nachweis nur ganz selten. Den untersuchten Arten (*Sarasinula plebeja*, *Semperula maculata*, *siamensis*, *Vanigula bleekeri* und nach KELLER *Phyllocaulus gayi*) aber fehlt sie bestimmt. Über die Bedeutung dieses Verbindungsstückes wage ich kaum eine Vermutung zu äußern, glaube indessen sicher KELLERS Ansicht (1902, p. 623) ablehnen zu müssen, der dem Enddarm eine respiratorische Funktion zuschreibt und deshalb die Verbindung mit der „Lunge“ für durchaus verständlich hält. Es scheint mir nicht ganz ausgeschlossen zu sein, daß er dazu dient, die nur flüssigen Bestandteile des Darminhaltes direkt dem aus der „Lunge“ entstandenen Ureter zuzuführen, von wo aus sie in ziemlich regelmäßigem Strome nach außen fließen könnten, während die festen Exkremente nur in gewissen Intervallen ausgestoßen werden. Daß wir den Kanal nur bei einem Genus oder vielleicht nur bei einer einzigen Art finden, würde dieser Annahme nicht unbedingt entgegenstehen. Es handelt sich gerade bei *Meisenheimeria* um

phyletisch alte Formen, bei denen wir am ehesten eine solche Differenzierung erwarten können, eine Differenzierung, wie sie bei jüngeren Arten noch nicht eingetreten sein würde. Ich muß mich mit diesem Hinweis auf eine mögliche Deutung begnügen, da nur Untersuchungen am lebenden Objekt Genaueres feststellen könnten.

Zum Schluß soll noch auf den Gebrauch des Wortes „After“ für die am hinteren Körperende der Vaginuliden gelegene Öffnung hingewiesen werden. Genau genommen ist diese Bezeichnung unrichtig, da zugleich mit dem Rektum auch der Ureter, nach anderer Auffassung auch die Lunge, an der gleichen Stelle nach außen mündet. Wir suchten früher diesem Umstand Rechnung zu tragen, indem wir die Öffnung als „Proctopneumon“-Öffnung bezeichneten (GRIMPE und HOFFMANN 1925), wobei wir eben noch das Vorhandensein einer Lunge annahmen. Nachdem mich meine weiteren Untersuchungen davon überzeugt haben, daß eine solche fehlt, wird auch obiger Name hinfällig, und man müßte dann von einer Kloaken-Öffnung sprechen. Gleichwohl habe ich es vorgezogen, die gebräuchlichere Benennung „After“ beizubehalten, doch darf man nicht vergessen, daß hier pars pro toto steht.

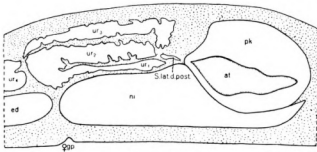


Textfig. 12. *Phyllocaulus tuberculosus*. Die Pallialorgane von der Leibeshöhle aus gesehen. Vergr. 1,25:1.

E. Niere und „Lunge“.

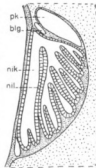
Herz, Niere und „Lunge“, kurz die Pallial-Organen, sind, wie schon seit den klassischen Untersuchungen BLAINVILLES (in FÉRUSSAC 1823) bekannt ist, in der rechten Körperwand, etwa in den hinteren zwei Dritteln als schmaler, langgestreckter Komplex eingebettet. Die Textfig. 12, die einen Anblick von der Leibeshöhle darstellt, sowie ein Längsschnitt (Textfig. 13) mögen zur allgemeinen Orientierung über Form und Lageverhältnis dienen. Nach vorn hin bildet das Perikard mit dem Herzen den Abschluß. Auf seinen Bau soll erst später im Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem eingegangen werden. Die Niere zeigt bei seitlicher Ansicht in grobem Umriß etwa die Gestalt eines gleichschenkeligen

Dreieckes, die Basis nach der Ventralseite zu gelegen. Der vordere Zipfel reicht bis zum Vorderrand des Herzbeutels, der hintere bis zur Eintrittsstelle des Enddarmes in die Haut. Die dorsalwärts



Textfig. 13. *Sarasinula plebeja*. Längsschnitt durch die Pallialorgane. Vergr. 11:1.

gerichtete Spitze des Dreieckes enthält den Nierenporus. Im Querschnitt (Textfig. 14) stellt sich das Organ etwa als ovaler Körper dar. Dorsal der Niere verläuft ein dreischenkliges gebogenes Rohr, dessen Schenkel wir, von unten nach oben (in Textfig. 12 von links nach rechts) gehend, mit PLATE (1897, p. 129) bezeichnen wollen als Ureter inferior (s. primus), Ureter medianus (s. secundus), Ureter superior (s. tertius). Das hintere Ureterknie liegt stets in Höhe der hinteren Nieren spitze oder nur ganz wenig weiter rückwärts. Das vordere Knie dagegen wechselt etwas mehr in der Lage. Meist erreicht es nicht die Höhe des Nierenporus, so daß der Ureter inferior länger bleibt als die beiden anderen. Bei Arten der Gattung *Phyllocaulus* finden wir dagegen gleich lange Schenkel (Textfig. 12). Bei *Meisenheimeria alte* endlich (ob auch bei anderen Arten des Genus, muß noch dahingestellt bleiben) liegt das vordere Ureterknie deutlich nach hinten verschoben, und die beiden Schenkel haben nur reichlich die halbe Länge des Ureter inferior. Der Ureter superior öffnet sich dann in ein Rohr, daß vorn etwa die Breite der drei



Textfig. 14. *Meisenheimeria alte*. Querschnitt durch die Niere vor dem Nierenporus (halbschematisch). — Vergr. 40:1.

Ureterschenkel zusammengenommen hat, sich nach hinten zu aber mehr und mehr verengt. Sein Durchmesser ist nirgends wesentlich größer als der des Enddarmes, eher etwas geringer. Diesen allgemein als „Lunge“ bezeichneten Abschnitt möchte ich Ureter posterior (s. quartus) nennen. Er liegt dorsal vom Rektum, hat am Vorderende häufig eine kleine bindsackartige Vorwölbung, die wenig über die Eintrittsstelle des Ureter superior nach vorn zu hinaufgreift, und mündet neben dem Enddarm in eine Kloake. Nur bei *M. alte* fehlt eine solche, und beide Organe münden dicht nebeneinander nach außen, wobei aber dennoch beide Öffnungen in einer gemeinsamen Analfalte liegen. Wir können also ganz allgemein sagen, daß die zuerst von PLATE (1897) für *Phyllocaulus gayi* festgestellten, von KELLER (1902) bestätigten Verhältnisse, die gleichzeitig und unabhängig von SIEGERT (1897) für *Vanigula seychellensis* beobachtet wurden, im wesentlichen für alle Vaginuliden Geltung haben. Eine Besonderheit, die stärker von diesem Schema abzuweichen scheint, geben P. und F. SARASIN (1899) für *V. djiloloensis* und *V. boviceps* an. Hier soll die Niere eine auffallend schmale, bandartige Form haben. Ich habe dies bei *Semperula maculata*, die ich unbedingt für identisch mit *V. djiloloensis* halten muß, durchaus nicht bestätigen können, so daß ich die Vermutung äußern möchte, daß bei der Rekonstruktion aus einer Schnittserie mit Hilfe linearer Projektion, die die beiden Forscher anwendeten, sich irgendein Versehen eingeschlichen hat. Ihre Annahme, die Gestalt der Niere verändere sich postembryonal noch so sehr, daß man auch bei *Phyllocaulus gayi*, bei dem PLATE (1897) an einem jugendlichen etwa 10 mm langen Stück eine dreieckig gestaltete Niere angab, später die bandartige Form erwarten könnte, ist bereits von KELLER tatsächlich als irrig abgelehnt worden. Bei allen älteren Darstellern (BLAINVILLE [in FÉRUSAC 1823, p. 96 r]; LEIDY 1851 I, p. 237; KEFERSTEIN 1865, p. 120; JHERING 1885, p. 267—269; 1891, p. 205 ff.; SIMROTH 1890, p. 274—275; 1894) wird der dreischenkellige Teil des Ureters stets der „Lunge“ zugerechnet, wobei aber die Zusammensetzung aus drei Kanälen übersehen wurde. Nur JHERING (1885, p. 268) gibt zwei intermediäre Taschen mit ihm rätselhafter Bedeutung an, die dem Ureter medianus + superior entsprechen. Wenn LEIDY (l. c.) die „Lunge“ sich bis zur linken Körperseite ausdehnen läßt, so hat er, wie aus der Abbildung (tab. IV, fig. 5) ersichtlich wird, irrtümlich venöse Sinus mit zu diesem Organ gerechnet. Verwunderlicher erscheint es, daß noch

viel später von COLLINGE (1900 A) trotz der bereits vorliegenden Arbeiten PLATES und SIEGERTS die ältere Darstellung der „Lunge“ angegeben wird. Die Unhaltbarkeit seiner Ansicht ist von KELLER (1902, p. 623) bewiesen worden. Ein Ureter fehlt dann überall in den genannten Arbeiten. Eine Entscheidung herbeizuführen, ob das Rektum in die „Lunge“ mündet oder umgekehrt, was PELSENEER (1901, p. 24) zu tun versucht, ist völlig zwecklos, wenn man den hinteren gemeinsamen Abschnitt eben als Kloake bezeichnet. Wir können uns damit dem feineren Bau der einzelnen Abschnitte zuwenden.

a) Niere.

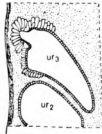
Hier vermag ich den Darstellungen KELLERS (1902, p. 620 bis 621) kaum etwas Neues hinzuzufügen. Ein Querschnitt durch das Organ (Textfig. 14) läßt die bekannten „Nierenlamellen“ erkennen, die von der äußeren und ventralen Wand in das Lumen hineinragen, untereinander durch Querlamellen verbunden sein können und so ein dichtes Geflecht darstellen. Die nach der Leibeshöhle zu gelegene „Harn“- oder besser vielleicht Nierenkammer ist ziemlich flach und durchzieht die Niere fast ihrer ganzen Länge nach. Ich sehe deshalb nicht recht ein, warum KELLER (l. c., p. 620) die Darstellung einer „spaltförmigen Harnkammer“, wie sie SIMROTH (1890, p. 876), PLATE (1897, p. 129) und SIEGERT (1897, p. 258) angeben, für ungenau hält. Soweit aus den Abbildungen, die KELLER gibt, zu ersehen ist, kann man auch bei *Phyllocaulus gayi* nicht von einer auffallend breiten Nierenkammer sprechen, so daß ich den Ausdruck „spaltförmig“ durchaus für zweckmäßig erachte. Merkwürdig ist aber, daß JHERING (1885, p. 269) einen Hohlraum der Niere so gut wie ganz leugnet und nur einen ganz feinen Kanal dafür abbildet (tab. XVII, fig. 3). Es ist durchaus unwahrscheinlich, daß bei der von ihm untersuchten Art V. (= ? *Belocaulus*) langsdorfi ein solch abweichendes Verhalten angetroffen werden sollte. Es dürfte sich wohl nur um nicht genügend exakte Prüfung und Darstellung handeln. Im vorderen Nierenzipfel findet sich dann noch der Renoperikardialgang (Textfig. 12), dessen relativ enges Lumen von einem hohen, mit langen Flimmern versehenen Zylinderepithel ausgekleidet ist (Taf. 4, Fig. 38). Das Nierenepithel zeigt den normalen Bau (Taf. 4, Fig. 39). Der bindegewebigen Lamelle sitzen beiderseits große, etwa kubische Zellen an, deren chromatinarmer Kern basal liegt. Bei den meisten Zellen wird der größte Teil des Innenraumes von einer ansehnlichen Vakuole eingenommen,

deren Inhalt durch Platzen der vorderen Zellwand in das Lumen entleert wird. Nierenkonkremente konnte ich bei den von mir untersuchten Arten nur relativ selten in den Vakuolen beobachten. Die Angaben der Literatur zu letzterem Punkte lauten recht verschieden. SEMPER (1877, p. 484 Anm. 2), SIMROTH (1890, p. 876), SIEGERT (1897, p. 258) und KELLER (1902, p. 621) finden teils gar keine, teils nur vereinzelte wenige Konkretionen in den Nierenzellen. Dagegen haben sie JHERING (1877 A, p. 20) und PLATE (1897, p. 133), letzterer für die gleiche Art, die KELLER untersuchte, in Mengen nachgewiesen. Am ehesten könnte es sich um „zeitliche Unterschiede, um funktionell verschiedene Zustände“ (STROHL 1914, p. 476) handeln. Dem scheint allerdings das viel häufigere Fehlen entgegen zu stehen. Auch kann verschieden langer Aufenthalt in Alkohol scheinbar nicht dafür verantwortlich gemacht werden, da JHERING (l. c.) auch bei altem Spiritusmaterial die Konkreme nachweisen konnte. Wenn nun wirklich ein solcher sekundärer Einfluß abzulehnen ist, was aber noch nicht sicher ist, dann dürfte bei Vaginuliden die Harnsäure im allgemeinen in flüssigem Zustande ausgeschieden werden und es nur unter gewissen Umständen, vielleicht bei starker Zunahme der Konzentration, zur Bildung fester Konkreme kommen. Eine erneute Untersuchung an frischem Material in zeitlichen Abständen könnte allein eine Klärung bringen. Sicher aber darf bei unseren Formen eine merokrine und keine holokrine Entleerung der Nephridialzellen angenommen werden. Die von KELLER zwischen den Nierenzellen beobachteten „stäbchenförmigen Stützzellen“ habe ich nicht finden können. Wenn sie auch, woran ich nicht zweifle, „hier und da“ zu sehen sind, so möchte ich sie doch lieber als degenerierende Nierenzellen ansehen.

b) Ureter (Ureter inf. + med. + sup.).

Der oben gegebenen anatomischen Darstellung ist hier nur noch hinzuzufügen, daß das vordere wie hintere Ureterknie keine einfache Umbiegung des Kanales ist, sondern nach vorn bzw. nach hinten zu eine kleine blindsackartige Erweiterung hat, wie wir sie vielleicht in extremster Form von den Athoracophoriden her kennen. Das innere Relief der Kanäle zeigt eine große Zahl von Falten (Taf. 4, Fig. 40), die, bei älteren Tieren deutlicher als bei jüngeren, zahlreiche Nischen und Kammern abteilen. Es sind einfache Epithelfalten, die im Inneren Bindegewebe und Gefäße enthalten. Das Epithel selbst (Taf. 4, Fig. 41) besteht aus zylindrischen,

höchstens kubischen Zellen mit großem distalwärts verschobenem Kern. Nicht allzu selten finden sich auch große Vakuolen, die auf den ersten Blick becherförmige Drüsen vortäuschen; da sich ihr Inhalt nie mit Hämatoxylin oder Thionin färbt, ist die Annahme von Schleimzellen abzulehnen. Es handelt sich zweifellos um Exkretvakuolen. Das unter dem Epithel gelegene Bindegewebe wird von feinen Gefäßen durchzogen, doch finden sich diese hier wie auch in den Falten nicht auffallend zahlreicher als im übrigen Gewebe. Das Vorhandensein von Flimmerzellen zwischen den gewöhnlichen Epithelien, wie es KELLER (1902, p. 618) namentlich in der Nähe des Nierenporus beschreibt, habe ich nicht beobachten können. Eine Besonderheit zeigt der Ureter superior. Er ist entlang seiner dorsalen und inneren lateralen Seite mit Drüsen besetzt (Textfig. 15). Sie sind zuerst von PLATE (1897, p. 129) und SIEGERT (1897, p. 259) angegeben worden. Wenn KELLER die Drüsen an der „pedalen“ Wand und „zum Teil auch auf die dorsale übergreifend“ beschreibt, so beruht dies offensichtlich nur auf einem Versehen in der Darstellung, da er sie richtig, d. h. gerade in umgekehrter Anordnung abbildet. Es sind große schlauchförmige Drüsen mit basalem Kern (Taf. 4, Fig. 42), die dicht gedrängt stehen. Die angewendeten Tinktionsmittel lassen in ihnen Schleimdrüsen vermuten, ohne daß ich dies ganz sicher behaupten könnte. Die Drüsenmündungen durchbrechen nicht in etwa gleichmäßigen Abständen das Epithel, sondern stehen in einzelnen Gruppen dicht beieinander, so daß dort das Ureterepithel bis auf ganz wenige Zwischenzellen verschwunden scheint. Die Bedeutung der Drüsen ist noch recht unklar. SIMROTH (1885) gab eine „Schleimdrüse“ neben der Uretermündung für unsere einheimischen Nacktschnecken (*Limax*, *Arion*) an. PLATE (1891) und ROLLE (1908) weisen diese Deutung zurück. Nach ihnen handelt es sich nur um einen Blindsack, auf den das mit Schleimzellen durchsetzte Gewebe der Lungenhöhle übergreift. So bleibt nur eine gleiche Bildung bei *Atopos*, für den P. und F. SARASIN (1899, p. 112) eine „Ureterdrüse“ angegeben, „die ziemlich umfangreich in den schleifenförmig aufgerollten Ureter mündet, an der Stelle, wo er nach seiner mittleren Partie umbiegt“. Die beigegebene



Textfig. 15. Meisenheimeria alte. Querschnitt durch den Ureter superior mit der Ureterdrüse. — Vergr. 127,5:1.

Abbildung (tab. XVI, fig. 141) läßt dies allerdings nicht mit der wünschenswerten Klarheit erkennen. Bei anderen Pulmonaten sind mir ähnliche Bildungen wenigstens nicht in diesem Maße bekannt. Vielleicht ist es nicht ganz von der Hand zu weisen, wenn man darin die bei Opistho-(und Proso-)branchiern weit verbreitete Hypobranchialdrüse erblickt, die nach HESCHELER (in LANG 1900, p. 157) unter den Pulmonaten nur der *Amphibola* zukommen soll. Die Funktion würde allerdings vermutlich gewechselt haben. Ich kann nur die Möglichkeit andeuten, da sowohl ontogenetische wie biologische Beobachtungen über diese Ureterdrüse ganz fehlen.

c) Die „Lunge“ (Ureter posterior).

Ganz das gleiche Bild, makroskopisch wie mikroskopisch, das wir eben vom Ureter kennen lernten, zeigt uns nun auch der erweiterte, meist als „Lunge“ bezeichnete Kanal. Der Vergleich der beiden Abbildungen (Taf. 4, Fig. 43, 44), die diesem Abschnitt entnommen sind, mit denen des Ureters (Taf. 4, Fig. 40, 41) macht dies sofort deutlich. Nur die eigenartigen Drüsen des Ureter superior fehlen, dagegen finden sich, worauf besonders hingewiesen sei, in den Epithelzellen gleichfalls die Exkretvakuolen. Es ist mir deshalb nicht recht verständlich, wenn PLATE (1897, p. 129) und KELLER (1902, p. 619) angeben, daß eine Verschiedenheit des Epithels eine scharfe Grenze zwischen Harnleiter und „Lunge“ zu ziehen gestattet. Die diesbezüglichen Darstellungen KELLERS — PLATE erwähnt nur die Beobachtung, läßt aber, wie in der ganzen Arbeit, die Histologie beiseite — rechtfertigen dies absolut nicht. Vom „Lungen“-Epithel gibt er an, daß es aus „platten bis kubischen bis zylindrischen Zellen“ besteht, „denen ein — — verhältnismäßig großer Kern in der Regel in der Nähe der Oberfläche eingelagert ist“ (l. c. p. 617). Das Ureterepithel aber „besteht aus verschiedenen hohen, in der Regel kubischen Zellen mit einem in der Mitte liegenden „Kern““ (l. c. p. 618). Wohl aber ist eine Grenze gegeben durch das verschiedene Lumen und den „Drüsenbesatz“, wie beide Autoren mit Recht anführen. Physiologisch sind aber beide Abschnitte nicht zu trennen, da sie beide zugleich als Harnleiter und, wenn wir dies zunächst einmal annehmen, als Lunge funktionieren, wobei letzteres auch anatomisch durch die im ganzen Verlauf vorhandenen Epithelfalten bestätigt wird. Deshalb gelten allgemein die Vaginuliden als uretropneust. Betrachten wir nun aber nochmals die Epithelien (Taf. 4, Fig. 41, 44), so erscheinen die kubischen bis zylindrischen Zellen für einen

Gasaustausch recht wenig günstig zu sein, denn wir finden sonst überall das Lungenepithel aus ganz flachen, oft nur bei starker Vergrößerung erkennbaren, platten Zellen gebildet. Dazu kommt, daß die Zahl der Gefäße unter dem Epithel gar nicht auffallend groß ist, wie man es eigentlich erwarten sollte. Ich komme deshalb zu dem Schluß, daß die sogenannte Lunge der Vaginuliden nicht oder besser nicht mehr respiratorisch tätig ist. Vielmehr erfolgt der gesamte Gasaustausch durch die Haut, die, wie oben (s. S. 23) gezeigt wurde, für diese Funktion besonders geeignete Anpassungen erworben hat. Somit steht der hintere, erweiterte Kanal allein noch im Dienste der Harnableitung und ist als Ureter (Ureter posterior) zu bezeichnen. Ohne Rücksicht auf die histologischen Befunde der Epithelien halten es bereits P. und F. SARASIN „für soviel als gewiß, daß der weitaus größte Teil der Atmung bei Vaginula durch die Haut vor sich geht, welche — — von Blut aufs reichlichste durchtränkt ist“ (1899, p. 94). Wenig später sagt PELSENEER, daß „le conduit parallèle au rectum“ (1901, p. 25) keine Lunge sei. Zum Beweis dient ihm die Struktur: „Les lacunes sanguines y manquent beaucoup et l'épithélium en est très élevé, à apparence glandulaire — —“ (l. c.). Als zweites Argument führt er die Lage der „Lunge“ „fort éloigné du cœur“ (l. c.) an, während bei allen Pulmonaten beide Organe in engster Beziehung ständen und dort, wo die Lunge nach hinten verlagert sei (Oncidium, Testacella, Daudébardia), auch das Herz im gleichen Sinne verschoben wäre. Dieser letzteren an sich berechtigten Annahme könnte aber entgegen gehalten werden, daß der durch die Detorsion gestörte Konnex zwischen Herz und Lunge dadurch ausgeglichen sei, daß der Ureter respiratorisch tätig wurde, die Lunge also physiologisch wieder bis zum Perikard reicht. Den histologischen Beweisen, die ich in vollem Umfange bestätigen und zum Teil erweitern konnte, ist schwerlich etwas entgegen zu halten. Und SIMROTH hat sich später (1913, 1914) auch mehr und mehr der Ansicht PELSENEERS angeschlossen. Zweifellos ist nun die völlige Hautatmung erst eine sekundäre, und zwar relative späte Erwerbung. Dafür sprechen die zahlreichen Epithelfalten des gesamten Ureters. Ganz sicher waren dies „Lungenbildungen“, Gefäßfalten mit typischem Plattenepithel, die in eine weite sackartige Atemhöhle hineinhangen, in deren Fundus Enddarm und Ureter mündeten. So wenigstens dürfen wir uns die Verhältnisse nach den ontogenetischen Befunden P. und F. SARASINS vorstellen. Auf diesem Stadium konnte die Öffnung

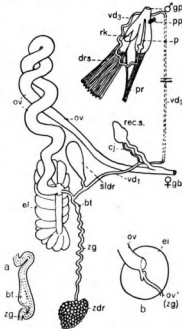
nach außen noch weit vorn gelegen haben. Die Detorsion mußte die Atemhöhle mehr und mehr zum Rohr strecken, dessen Lumen außerdem noch durch die Abspaltung des Rektums weiter verringert wurde. Der enge, langgestreckte Kanal, der schließlich resultieren mußte, war, wie leicht ersichtlich, für die Atmung nicht sehr brauchbar, da eine rasche genügende Erneuerung der Atemluft beeinträchtigt wurde. So übernahm die Haut mehr und mehr die respiratorische Funktion, und die „Lunge“ wurde zum Ureter. Da nun die Epithelzellen zum Teil typische Exkretvakuolen zeigen, so liegt der Gedanke nahe, daß die einmal vorhandenen Gefäße bereits hier die Abfallstoffe an das Epithel abgaben, so daß die Ureterwand die Tätigkeit der Niere unterstützt. Zu ähnlichen Schlüssen kommt auch PLATE (1891), der im Ureterepithel unserer einheimischen Nacktschnecken Exkretzellen fand. Er vermutet, daß hier die leichtlöslichen Salze usw. ausgeschieden werden. Damit würde es sogar verständlich sein, daß SIMROTH (1890, p. 876) in Zellen des Harnleiters und der Lunge echte Konkreme in Vakuolen fand. Die eben geschilderte Ableitung kann, wie ich betonen möchte, bei der noch so ungenügenden Kenntnis der Ontogenie unserer Formen durchaus nur hypothetisch sein¹⁾.

1) In diesem Zusammenhang muß ich ganz kurz auf die Nephropneusten-Theorie JHERINGS (1877, 1885) zu sprechen kommen, zumal er sie in neuester Zeit (1922) trotz zahlreicher ablehnender Gegenschriften doch aufrecht erhält. Ich kann mir ein genaueres Eingehen auf diese wohl allgemein aufgegebenen Theorie sparen. Nur soweit er die Vaginuliden als Beweis heranzieht (1922, p. 100—105), daß die Lunge der modifizierte Endabschnitt des Ureters sei, soll davon gesprochen werden. Gewiß läßt heute der Ureter sowohl wie die Lunge die Epithelfalten sehen, die zweifellos Lungenfalten waren, wie eben gezeigt wurde. Die Ontogenie zeigt aber doch deutlich genug, daß der Ureter in eine viel weitere Atemhöhle mündet, ja es ist sogar ziemlich sicher anzunehmen, daß sich der Ureter ähnlich wie bei *Limax* (nach MEISENHEIMER 1896) als Ausstülpung derselben anlegt. Es unterliegt doch wohl keinem Zweifel, daß dann erst sekundär „Lungengewebe“ auf den Ureter übertreten kann. Nur in diesem Sinne sprechen PLATE (1897, p. 129) und P. und F. SARASIN (1899, p. 94) von „nephropneust“. Der Ureter bildet durchaus nicht die direkte Fortsetzung der „Lunge“, wie es JHERING (1922, p. 104, fig. 9) in der aus dem SARASINSchen Werke entnommenen Figur darstellt, die, wenn auch schematisiert wiedergegeben, doch allzu sehr den Eindruck macht, als sei sie für den augenblicklichen Zweck zurecht gebogen, da sie außer Ungenauigkeiten direkte Fehler enthält. Die enge kanalartige „Lunge“ hat erst sekundär diese Form erhalten; sie ist sicher ursprünglich eine ähnlich weite Einstülpung wie bei anderen

F. Genitalorgane.

a) Topographie und Morphologie.

Die Genitalorgane nehmen den ventralen Raum der Leibeshöhle ein. Nur bei voll geschlechtsreifen Tieren werden vorn links auch die seitlichen Teile davon erfüllt und dabei der Intestinaltraktus nach rechts zur Seite gedrückt. Wir wollen gleich an Hand einer Abbildung (Textfig. 16), die den Genitalapparat auseinandergelegt darstellt, die Morphologie des Organkomplexes kurz schildern. Die ziemlich große, mehr oder weniger kugelige Zwitterdrüse (*zdr*), die kurz hinter dem Magen in den Lappen der hinteren Mitteldarmdrüse eingebettet liegt, ist aus einer großen Zahl runder Acini zusammengesetzt. Der lange aber stark geschlängelte Zwittergang (*zg*) zieht zunächst fast geradlinig nach vorn bis etwa zur Mitte der Körperlängsachse. Hier wird er auf eine kurze Strecke hin breiter, um sich dann kurz danach zu gabeln. Die Verbreiterung des distalen Endes des Zwitterganges, die in dieser Form nur von SIMROTH für *V. leydigi* (= *M. alte*) angegeben wird (1890, p. 876, tab. L, fig. 1), enthält eine am Gang ansitzende, sackartige Ausstülpung, deren blindes Ende nach der Zwitterdrüse zu gerichtet ist (Textfig. 16 a, bf). Es ist eine meist als *Vesicula seminalis* bezeichnete Befruchtungstasche. Ich



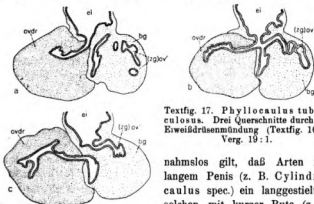
Textfig. 16. *Meisenheimeria alte*. Genitalorgane auseinandergelegt (halbschematisch); a) Befruchtungstasche; b) Mündung der Eiweißdrüse in den Ovidukt.

Pulmonaten. Nichts spricht bei Vaginuliden dafür, daß ein Harnleiter sekundär sich etwas erweiterte und diese Erweiterung erst nachträglich zur „Lunge“ geworden ist.

habe dieselbe nur selten so deutlich gesehen, wie in der Textfigur 16a dargestellt ist. Meist ist sie nur schwach angedeutet und wird wahrscheinlich erst kurz vor der Eiablage so umfangreich, wie ich dies für *Limax maximus* direkt nachweisen konnte (1922, p. 497). Darin ist wahrscheinlich auch der Grund zu erblicken, weshalb PLATE (1897, p. 133) und KELLER (1902, p. 627) das Vorhandensein einer „Vesicula seminalis“ leugnen. Niemals aber habe ich es als ein kleines gestieltes Säckchen beobachten können, wie es SIMROTH für *V. hedleyi* (= *Sarasinula plebeja*) (1890, p. 877, tab. L, fig. 2) oder JHERING (1891, tab. V, fig. 10) für *V.* (= *Phyllocaulus*) *tuberculosa* angeben. Da ich selbst von beiden Arten Tiere untersuchen konnte, muß ich ihre Darstellung entweder für zu stark schematisch oder für irrig erklären.

Der eine, und zwar kürzere Ast des Zwitterganges scheint in die Eiweißdrüse (*ei*) zu münden, aus der dann unabhängig davon der Ovidukt auszutreten scheint. Die Verhältnisse liegen indessen anders, doch gelingt es nur selten, bei der starken Brüchigkeit der Gebilde ein klares Bild zu gewinnen. Beide Gänge haben unmittelbar nebeneinander eine Öffnung in die Eiweißdrüse, doch stehen sie außerhalb derselben durch einen ganz feinen Kanal miteinander in Verbindung. Dabei bildet dieser enge Gang eine sehr kleine, vom Ovidukt abgewandte, blindsackartige Vorstülpung. Die ein wenig schematisierte Abbildung (Textfig. 16b) vermag die Verhältnisse vielleicht am besten zu erklären. Die drei derselben Serie kurz hintereinander entnommenen Schnitte (Textfig. 17) sollen die Richtigkeit der Deutung dartun. Der Ovidukt stellt also die direkte Fortsetzung des Zwittergangastes dar. An der Stelle, wo sich der Durchmesser des letzteren plötzlich erweitert, mündet von der einen Seite her die Eiweißdrüse ein. Diese stellt ein zur Zeit der Eiablage sehr voluminöses Gebilde dar. Sie besteht aus einer größeren Zahl von Lappen, die einem langgestreckten Sammelkanal ansitzen, der sich an der eben erwähnten Stelle in den Ovidukt (*ov*) öffnet. Letzterer, fast an seiner ganzen Oberfläche mit einem dichten Drüsenbesatz versehen, windet sich in seinem weiteren Verlauf korkzieherartig auf in etwa drei rechtläufigen und in ebensoviel rückläufigen Spiraltouren. Der ganze Komplex bildet nach vorn und links den Abschluß der zwittrigen Genitalorgane. Das aus der Spirale austretende Ende des Ganges verläuft dann ziemlich geradlinig nach rechts direkt zur weiblichen Genitalöffnung; die äußerlich sichtbare Drüsenmasse

tritt an diesem Abschnitt stark zurück und verliert sich bald ganz. Kurz vor der Mündung nach außen nimmt der Ovidukt noch ein etwa kugeliges Receptaculum seminis (*rec. s.*) auf. Dieses ist bald lang, bald kurz gestielt, bald fast sitzend. Maßgebend ist für die Länge des Stieles diejenige des Begattungsgliedes. Ganz aus-



Textfig. 17. *Phyllocaulus tuberculatus*. Drei Querschnitte durch die Eiweißdrüsenmündung (Textfig. 16b). Verg. 19:1.

nahmslos gilt, daß Arten mit langem Penis (z. B. *Cylindrocaulus spec.*) ein langgestieltes, solchen mit kurzer Rute (z. B. *Semperula spec.*) ein fast sitzend-

des *Rec. sem.* zukommt. Die Beziehung zwischen beiden Organen liegt ohne weiteres auf der Hand. Eine Besonderheit im Verlauf des weiblichen Ausführungsganges bietet nur *Cylindrocaulus floridanus*. Hier sitzt nämlich unmittelbar an der Mündung nach hinten gerichtet ein blasenartiges Gebilde an (Textfig. 18). LEIDY, der es bei der Art entdeckte, nannte es „oval sac“ (1851 I, p. 223). FISCHER und CROSSE, die LEIDY'S Angabe bestätigen, bezeichnen es als „poche ovoid“ (1878, p. 676). Beiden bleibt der Zweck der Blase unbekannt; doch soll es nach letzteren Autoren „fournit probablement un liquide destiné à lubréfier le vagin“ (l. c.). PFEFFER (in STREBEL und PFEFFER 1882, p. 129, 131) findet ebenfalls diese Blase, „welche vielleicht (?) als *Rec. seminis* dient“ (l. c. p. 131). Das sonst als *Rec. sem.* angegebene Organ bezeichnet er als primären (den eigentlichen Penis als sekundären) Penis. Die eigenartigen Deutungen sind von SIMROTH (1913, p. 293) richtig gestellt worden. Er sieht aber auch in dieser Blase eine „sekundäre



Textfig. 18. *Cylindrocaulus floridanus*. Akzessorische Blase am Ende des weiblichen Ausführungsganges (schematisch).

Bursa" (= Rec. sem.). Da mir mit Ausnahme eines ganz jugendlichen Tieres kein Material dieser Art zur Anfertigung von Schnitten zur Verfügung stand, so daß ich vielleicht durch die Histologie einen Anhalt für die Aufgabe dieser Blase gewonnen hätte, so muß ihr Zweck noch ganz problematisch bleiben. Ich will sie deshalb einfach nur als „akcessorische Blase“ bezeichnen.

In dem zweiten Ast des Zwitterganges beginnt der männliche Ausführgang (*vd.*). Bald nach der Gabelungsstelle mündet in ihn ein keulenförmiges, kurz gestieltes Gebilde (*sldr.*). Die von SIMROTH (1890, p. 878) gegebene Deutung dieses Organes als Spermatocyste ist bereits von PLATE (1897, p. 133) zurückgewiesen worden. Es handelt sich um eine Drüse, die als Prostata- oder besser wohl als Samenleiterdrüse anzusehen ist. Von hier zieht das Vas deferens (*pars posterior*, *vd₁*) am Ovidukt entlang bis zu dessen Eintrittsstelle in die Haut, senkt sich dort ebenfalls in das Integument ein, biegt aber gleichzeitig nach vorn um und verläuft nun im Gewebe zwischen Fuß und Hyponotum (als *pars marginalis*, *vd₂*) nach vorn. Kurz vor der männlichen Geschlechtsöffnung tritt es wieder in die Leibeshöhle ein, geht in stark geschlängeltem Verlaufe (als *pars anterior*, *vd₃*) wieder ein Stück nach hinten und mündet schließlich von hinten her in den Penis. Eine bisher nur von den Vaginuliden bekannte Bildung am *pars posterior* ist noch nachzutragen. Kurz vor dessen Eintrittsstelle in die Körperwand spaltet sich ein kurzer Gang ab, der zum Receptaculum führt, der Canalis junctor (*cj.*) (*canalis receptaculo-deferentinus*, PLATE 1897, p. 133; *canalis intermedius*, SIMROTH 1897, p. 142). Dabei lassen sich zunächst zwei Typen unterscheiden. Bei der einen tritt der Canalis junctor an den Receptaculumstiel, zieht an diesem aufwärts und mündet neben dem Stiel in die Endblase (Textfig. 19a). So fand ich es bei den Gattungen *Meisenheimeria*, *Semperula*, *Vanigula*, *Sarasinula* und bei *Belocaulus sloanei*. Nach SIMROTH (1913 A, p. 193) ist es auch für *Vaginina* wahrscheinlich. Bei der zweiten Type mündet der Kanal gerade umgekehrt in das obere Ende der dann meist an dieser Stelle nach der Seite zipfelförmig ausgezogenen Endblase (Textfig. 19c). So bei den Gattungen *Vaginula*, *Phyllocaulus*, *Cylindrocaulus* und *Belocaulus* mit obiger Ausnahme. Nun ist aber eine scharfe Trennung nicht immer möglich. Es gibt Arten (z. B. *Vaginula limayana*, *Sarasinula erinacea*), bei denen man eine Mittelstellung antrifft. Zweifellos kann eine der beiden Typen als primär gelten. Wenn

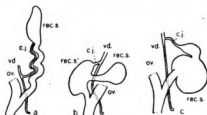
ich nun die erste Gruppe mit der Mündung neben dem Stiel als die ursprünglichere Form betrachte, so sind es zunächst die auf den ersten Blick ganz eigenartigen Verhältnisse bei *Vanigula voeltzkowi* (Textfig. 19 b), die mich dazu veranlassen. Der *Canalis junctor* mündet in den oberen Teil einer ovalen Blase, deren kurzer Stiel sich mit der Vagina verbindet; seitlich sitzt aber eine zweite mehr kugelige Blase an. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich die ovale Blase als erweiterten Gang der kugeligen auffasse. Ob diese Bildung ganz konstant auftritt, wage ich nicht zu entscheiden, da mir gerade von dieser Art nur zwei Exemplare zur Verfügung standen. Jedenfalls ist leicht einzusehen, daß eine stärkere Erweiterung der ovalen Blase auf Kosten der kugeligen zum Zustand der zweiten Type überführt. Als primäre Ursache dieser Umgestaltung dürfen wir wohl annehmen, daß bei rasch aufeinanderfolgender Begattung das Sperma nicht mehr in die prall gefüllte

Receptaculumblase eindringen konnte, sondern den Stiel blasenartig weiten mußte.

Einen weiteren und wohl den wichtigsten Anhaltspunkt für die

Ursprünglichkeit

dieses Verhaltens bietet die Entwicklung des Organsystems, doch will ich diese, soweit sie mir bekannt geworden ist, im Zusammenhang am Schluß dieses Abschnittes (S. 87) bringen, um hier die Darstellung der anatomisch-histologischen Verhältnisse nicht unnötig zu unterbrechen. Nach SIEGERT (1897, p. 260) soll der *Canalis junctor* einer Art von den Seychellen (= *Vanigula seychellensis* nach SIMROTH 1913 A, p. 133 Anm.) fehlen, doch dürfte dies auf einem Versehen beruhen, da ich bei der gleichen Art den Kanal stets vorfand und auch SIMROTH (1913 A, p. 139) von den Angaben seines Schülers nichts erwähnt. Ferner gibt JHERING an „un canal qui fait communiqué le réceptaculum avec l'uterus“ (1891, p. 211). Auch hier handelt es sich um eine versehentliche Angabe, da die Verhältnisse auf der beigegebenen Figur (tab. V, fig. 10) richtig dargestellt sind.



Textfig. 19. Mündung des *Canalis junctor* in das Rec. sem. a) *Meisenheimeria alte*; b) *Vanigula voeltzkowi*; c) *Phyllocaulus tuberculosus*. — Vergr. etwa 2,5:1.

Und endlich wäre noch der Frage nach der physiologischen Funktion dieses Verbindungskanals näher zu treten. P. und F. SARASIN erklären ihn lediglich als Folge der Entwicklungsweise des pars marginalis (vgl. darüber S. 90), „da ja das genannte Stück keinen Nutzen haben kann und auch bei anderen Pulmonaten sich nicht bleibend erhält“ (1899, p. 99). Ich möchte gerade umgekehrt schließen, daß es bei den Vaginuliden eine besondere Funktion haben muß, weil es sich hier stets findet, während es den übrigen Pulmonaten fehlt oder dort nur als Anomalie auftritt. SIMROTH deutet anfangs die Verhältnisse so, daß der bei der Begattung in das Rec. sem. übertragene Samen durch den Canalis junctor „und das über ihm gelegene proximale Stück“ (1890, p. 878) des Vas deferens emporsteige, vorerst nur in die Spermatocyste, von wo aus er zum Ort der Befruchtung „im proximalen Teile des Oviduktes“ (l. c.) gelange. Er ist der Ansicht, „daß eine Selbstbefruchtung durch diesen Ast“ (= Canalis junctor), „eine direkte Überleitung von Sperma in das Receptaculum, so nahe sie liegt, höchst unwahrscheinlich ist“ (l. c.). Schon wenig später (1897, p. 143; 1900, p. 143) neigt er sehr der Annahme innerer Selbstbefruchtung bei Mangel eines Partners zu. Diese Ansicht vertritt er schließlich sehr energisch. Bei Vaginuliden trete, wie bei unseren Limaciden und Arioniden, „die Neigung zur Selbstbefruchtung“ auf. „Sie bewirkte die Abspaltung eines Zweiges vom Samenleiter und seinen Durchbruch zur Bursa als Canalis junctor, sein durchgängiges Vorkommen beweise die Regelmäßigkeit der inneren Selbstbefruchtung“ (1913, p. 336; und ähnlich an anderen Stellen 1913 A, p. 200; 1914, p. 637). Wenn auch bei *Arion* und *Limax* Selbstbefruchtung beobachtet worden ist, so kann man doch wohl nicht von einer „Neigung“ dazu sprechen. Noch viel weniger aber liegt die Notwendigkeit vor, die „Regelmäßigkeit innerer Selbstbefruchtung“ bei Vaginuliden anzunehmen. Die Tiere leben nach Angaben verschiedener Autoren (s. S. 8 ff) zu mehreren zusammen, so daß also Begattung, wie natürlich, die Regel sein wird. Ich kann mich also der späteren Ansicht SIMROTHS nicht anschließen. Wohl aber hat seine erste Deutung meiner Ansicht nach das Richtige getroffen, von der fälschlich als Spermatocyste bezeichneten Samenleiterdrüse abgesehen. Der Weg, den das Sperma vom Rec. sem. bis zur Befruchtungstasche zurücklegen müßte, falls ein Canalis junctor fehlt, wäre im Verhältnis zu anderen Pulmonaten enorm lang, da sich ja der Ovidukt in die umfangreiche Spirale legt, also sehr

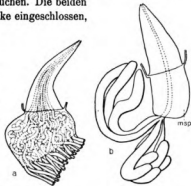
stark verlängert ist. Anders, wenn der Samen durch den Canalis junctor und das obere Vas deferens bis zu der am distalen Ende des Zwitterganges vor seiner Gabelung gelegenen Befruchtungstasche gelangen kann. Das Vorhandensein des Verbindungsganges erscheint mir also für eine Verkürzung des Weges auf ein normales und vielleicht notwendiges Maß verständlich oder gar erforderlich zu sein. Ob gelegentlich auch innere Selbstbefruchtung vorkommt, entzieht sich noch völlig der Kenntnis. Ist sie auch nicht gänzlich ausgeschlossen, so ist sie zweifellos nicht die Regel.

Kehren wir zu unserer Beschreibung zurück, so bleiben nur noch die männlichen Genitalendwege, die Begattungswerkzeuge, übrig. Diese bestehen aus dem eigentlichen Penis und einem Reizkörper mit Drüenschläuchen. Die beiden

ersten sind in häutige Säcke eingeschlossen, die sich zu einer Art Atrium vereinigen. Der Penis ist in seiner Gestalt außerordentlich stark wechselnd, bald zylindrisch, mit oder ohne Ringwulst, bald keulig oder asymmetrisch, mit oder ohne Reizpapillen, bald auch mit

breitem löffelförmigen Hüllblatt oder Spatha. Da wir seine verschiedenen Formen (Taf. 5, 6, Fig. 45) fast allein zur Charakterisierung der einzelnen Gat-

tungen und Arten heranzuziehen haben, kann ich mir hier ein genaueres Eingehen ersparen und auf den folgenden systematischen Teil verweisen. Im Gegensatz dazu ist der Reizkörper von großer Einförmigkeit. Im allgemeinen stellt er ein konisches, zugespitztes Gebilde dar, das je nach dem Grade der Kontraktion seine Gestalt etwas wechseln kann (Textfig. 20), so daß eine Verwendung zu systematischen Zwecken so gut wie unmöglich wird. Nur dem Genus *Phyllocaulus* kommt ein auffallend kleiner Reizkörper zu, und der noch ganz unsicheren Gattung *Vaginina* fehlt er ganz. Am basalen Ende des Reizkörpers sitzen Drüenschläuche von wechselnder Zahl und Länge an. Soweit diese für die Systematik in Frage kommen,



Textfig. 20. Reizkörper von a) *Meisenheimeria alte*; b) *Pleuroprocta liberriana*. — Vergr. a) 19:1; b) 11:1.

werden sie dort für die einzelnen Arten behandelt. Sie liegen zu einem dichten Büschel vereinigt frei in der Leibeshöhle und erfüllen oft alle Lücken zur Seite und hinter dem Pharynx, schieben sich bei größerer Länge auch unter den Darm und weit nach rückwärts. Vor ihrem Eintritt in den Reizkörper werden sie regelmäßig von einer muskulösen Hülle umgeben, die die Schläuche fest miteinander verbindend sich zwischen deren freie Abschnitte und die Reizkörperbasis wie eine Spindel einschiebt. Eine Besonderheit bietet nur *Pleuroprocta liberiana*. Hier vereinigen sich die Schläuche schon vor Eintritt in die Muskelspindel, so daß diese nur von einem einzigen Kanal durchzogen wird (Textfig. 20 b). Ganz kurz muß noch auf die Benennung dieser beiden Anhangsgebilde eingegangen werden. SEMPER (1885) führt dafür die Bezeichnung „Penisdrüse mit Endpapille“ ein. SIMROTH (1890, p. 878) möchte dafür den bestimmteren Namen „Pfeildrüse“ und „Pfeilpapille“ anwenden. Die Tatsache, die er „für solche Homologisierung“ (l. c.) anführt, erkenne ich durchaus an. Zweifellos handelt es sich hier um ein Reizwerkzeug, aber ebenso wie man bei unserem *Agriolimax* nicht von einer Pfeilpapille spricht, möchte ich auch bei den Vaginuliden den Ausdruck vermeiden, solange wir wenigstens nichts Sicheres über die Verwendung des Organes bei der Kopula wissen. Deshalb wende ich nur die Bezeichnung „Reizkörper“ und „Drüenschläuche“ an. Als Reizkörper im gleichen Sinne ist dann auch die Spatha der *Phyllocaulus*-Arten anzusehen. KELLER deutet sie als Klammerorgan, das „bei der Begattung Verwendung finden dürfte“ (1902, p. 630). Ich kann mich dieser Ansicht, für die bisher auch keinerlei Beobachtungen sprechen, nicht anschließen. Es scheint mir doch kein bloßer Zufall zu sein, daß bei den Arten mit Spatha (*Phyllocaulus spec.*), und zwar nur bei diesen, ein so auffallend kleiner Reizkörper vorkommt. Hier ist eben die Funktion dem Hüllblatt übertragen, eine Annahme, die dadurch noch gestützt wird, daß die Spatha bei *Ph. tuberculosus* außerdem noch zahnartige Papillen, Reizpapillen, besitzt.

So bleiben nur noch die Pro- und Retraktoren des Penis zu erwähnen (Textfig. 16). Letzterer inseriert sich am basalen Ende der Rute oder besser an deren Scheide. Seinen Ursprung nimmt er etwa am Ende des vorderen Körperdrittels, dicht neben dem rechten Tentakelmuskel (Textfig. 26 A). Oft ist er mit diesem eine Strecke weit verbunden und scheint dann viel weiter vorn zu entspringen. Kurz vor der Insertion gibt er einen bis-

weilen auch zwei schwache Muskeln an die Scheide des Reizkörpers ab. SEMPER (1885) vermißt diese öfters, doch habe ich sie überall feststellen können. Der Protraktor setzt an der dorsalen Seite der Penisscheide, etwa an deren Übergang in das Atrium, an und zieht schräg nach vorn oben, wo er an der Rückenhaut seine Wurzel hat.

In den wesentlichen Punkten ist der Bau der Geschlechtsorgane schon von den älteren Untersuchern (BLAINVILLE, LEIDY, FISCHER und CROSSE, PFEFFER) richtig dargestellt worden. Daß die beiden ersten Bearbeiter noch nicht die Zwitternatur erkannten, liegt im damaligen Stand der Kenntnisse begründet. Nur KEFERSTEIN (1865) kommt zu gänzlich abweichenden, falschen Schlüssen. Er beschreibt einen aus zwei Halbrinnen bestehenden Spermoovidukt, der sich erst kurz vor der Mündung in Ovidukt und Vas deferens gabeln soll. Da es sich sicher um eine Vaginulide handelt, kann nur mißlungene Präparation zu dieser Annahme geführt haben.

Wenden wir uns nun dem histologischen Aufbau der einzelnen Teile zu, so fügt er sich im allgemeinen dem ein, was wir von anderen Pulmonaten kennen.

b) Zwitterdrüse.

Die ziemlich großen kugeligen Acini, die alle gleichmäßig typisch zwittrig sind, werden innen von einem schmalen Keimepithel ausgekleidet, das ein Syncytium darstellt, da nirgends Zellgrenzen aufzufinden sind (Taf. 7, Fig. 46). In diesen liegen zweierlei Kerne, kleine langgestreckte, die indifferenten Geschlechtszellkerne, und größere runde, die Nährzellenkerne. Letztere finden sich vielfach in höckerartigen Vorwölbungen oder auch ganz davon gelöst. Zahlreiche Spermatozoen stecken dann mit ihren Köpfen in diesen Nährzellen, die infolgedessen bald degenerieren und verschwinden. Als letztes Element, das im Keimepithel vorkommt, sind die Eizellen zu nennen. Sie werden durch ein Follikelepithel gegen das Lumen abgegrenzt. Der Innenraum endlich ist mit dem auf verschiedenen Entwicklungsstufen befindlichen männlichen Geschlechtselementen erfüllt. Es lassen sich unschwer drei Sorten von Zellen erkennen, die man wohl als Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden ansehen kann. Wenn ich in der beigegebenen Abbildung (Taf. 7, Fig. 46) diese Bezeichnungen auf die drei Elemente verteilt habe, so kann ich damit keinen Anspruch auf volle Richtigkeit erheben, da ich kein Material vor mir habe, das die Spermatogenese lückenlos und

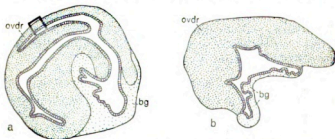
sicher verfolgen läßt. Ich habe lediglich in Analogie zu den Befunden von BURESCH (1912) für *Helix arbustorum* die Benennungen getroffen. Als letztes, viertes Element kommen dann noch die Spermatozoen dazu. Sie zeigen ein sichelförmig gebogenes Kopfstück und einen mindestens 30 mal so langen einfachen Schwanzfaden (Taf. 7, Fig. 47).

c) Zwittergang und Befruchtungstasche.

Beide Teile zeigen ein normales, hohes, Flimmern tragendes Zylinderepithel. Die Außenwand besitzt Ring- und Längsmuskeln, doch treten letztere etwas mehr zurück (Taf. 7, Fig. 48 a, 48 b).

d) Ovidukt.

Der kurze schmale Anfangsteil des Oviduktes, zwischen Zwittergang und Eiweißdrüsenmündung, zeigt noch in allem den

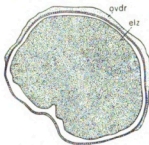


Textfig. 21. *Phyllocaulus tuberculosus*. Querschnitte durch den Ovidukt. — Vergr. 31:1.

Bau des Zwitterganges selbst. Ganz anders der Hauptteil des Eileiters. Er läßt mit Ausnahme des letzten geraden Abschnittes schon äußerlich einen ungeheuren Drüsenreichtum erkennen. Auffallend ist aber, daß an der meist der Achse der Spirale zugekehrten Seite ein schmaler Streif drüsenfrei bleibt. Die beiden aus verschiedenen Stellen der Spirale entnommenen Schnitte (Textfigur 21) bestätigen den äußeren Befund. Der erste Eindruck, den man bei der Betrachtung hat, ist der, daß es sich um einen Querschnitt durch einen normalen Spermovidukt handelt (besonders bei Textfig. 21 a). Jegliches Fehlen einer Samenleiterdrüse überzeugt dann aber sofort von der einheitlichen Funktion des Ganges. Lassen wir zunächst den geraden Teil des Eileiters außer Betracht, so besteht das auskleidende Epithel des übrigen Teiles aus Zylinderzellen mit mittelständigem Kern und langen Flimmern

(Taf. 7, Fig. 49). Es scheint, als ob die Cilien des drüsenlosen Stückes (Taf. 7, Fig. 49 a) regelmäßig länger sind als die des drüsigen (Taf. 7, Fig. 49 b). In letzterem wird das Epithel von zahlreichen Ausführungsgängen der Drüsen durchsetzt. Diese haben eine lange schlauch- bis flaschenförmige Gestalt und senken sich tief unter das Epithel ein. Zwischen ihnen findet sich spärlich Bindegewebe und verstreute zirkulär angeordnete Muskeln. Bei dem außerordentlich stark gefalteten Lumen ist es nicht leicht, ein klares Bild zu gewinnen über die Anordnung dieser Drüsenteile, die ja bei dem Mangel breiter äußerer Bindegewebsschichten mehr oder weniger frei herausragen müssen. Am ehesten gelingt dies an einer möglichst außen gelegenen Stelle, wie sie in Textfigur 21 a markiert und in Fig. 50, Taf. 7, etwas stärker vergrößert dargestellt ist. Hier erkennt man, daß mehrere solche Drüsenbäuche durch eine dünne Bindegewebshaut kugelig (im Schnitt scheibenförmig) zusammengehalten werden. Am Grunde zwischen je zwei solcher Komplexe sieht man dann in etwas dichterem Gewebe die Muskeln. Entsprechend dieser Anordnung wechseln dann auch am Epithel Bezirke mit zahlreichen Drüsenmündungen und solche, denen sie fehlen. Der grobfädige bis körnige Inhalt der Drüsen färbt sich zwar mit Hämatoxylin blau, aber nicht wie bei Schleimdrüsen intensiv, sondern mehr grau-blau. Das Ausbleiben jeder Mucinreaktion (nach Mucikarmin, Thionin) beweist dann auch, daß es sich nicht um echte Schleimdrüsen handelt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß ihnen die Aufgabe der Bildung der gallertigen Schale zufällt. SIMROTH vermutet nun, daß „der aufsteigende Ast des Spiralganges — — die Schalen-, der absteigende die Laich- (oder Nidamental-) Drüse sei“ (1913, p. 305; 1913 A, p. 200). Histologische Untersuchungen aber hat er nicht gemacht; solche hätten ihm sofort gezeigt, daß die Drüsen beider Äste vollständig übereinstimmen, so daß auch der rückläufige Ast, allerdings nur soweit er mit dem äußeren Drüsenbesatz versehen ist, als Schalendrüse funktioniert. Ein glücklicher Zufall spielte mir dann ein Exemplar der *Vanigula bleekeri* in die Hände, das während der Eiablage gesammelt worden sein muß. Hier fand ich im Drüsenteil des Oviduktes zwei Eier. Textfig. 22 zeigt einen Schnitt durch diese Stelle. Wie zu erwarten war, sind alle Falten des Ganges vollständig ausgeglichen. Aber auch dann scheint noch nicht genügender Platz für das Ei vorhanden zu sein. Die im ruhenden Eileiter hochzylindrischen Epithelzellen sind hier fast zu Plattenzellen

herabgedrückt bzw. gedehnt (Taf. 7, Fig. 51), das Ei selbst besaß an dieser Stelle bereits eine relativ starke Schale. Die Ringmuskeln sind bis aufs äußerste ausgezogen. Sie scheinen mir für die Vorwärtsbewegung des Eies die Hauptrolle zu spielen. Es ist wenigstens schwer verständlich, daß die im Verhältnis zu Ei mit Dotter und Schale recht kleinen Cilien allein die Bewegung bewerkstelligen, zumal doch vielerlei Hindernisse durch das Auseinanderdehnen der Ovidukt wand zu überwinden sind. Jeder Ringmuskel aber, der bei Durchgang des Eies völlig erschlafft, wird bei Kontraktion im Bereich der hinteren Eihälfte dieser eine Bewegung nach vorn erteilen und dabei zugleich die Muskeln weiter vorn dehnen. Im Prinzip den gleichen Bau zeigt dann auch der glattwandige, gerade Endteil des Eileiters. Im einzelnen aber birgt



Textfig. 22. Vanigulableekeri. Querschnitt durch den Ovidukt mit durchgehendem Ei. Vergr. 29:1.

er manche Besonderheit (Taf. 7, Fig. 52). Die großen unregelmäßig ins Lumen vorspringenden Falten sind durch zahlreiche kleine ersetzt. Das auskleidende Epithel ist weniger hoch, mehr kubisch. Die Schlauchdrüsen sind etwas kleiner und vollständig in Bindegewebe eingebettet, so daß sie nirgends nach außen hin hervortreten. Zu den Ringmuskeln treten dann noch in geringer Zahl längsverlaufende. Zu diesen histologischen Unterschieden kommt noch ein

physiologischer. Der Inhalt der Drüsenzellen ist hier nämlich typischer Schleim, wie aus seinem Verhalten zu den Färbemitteln hervorgeht. Zweifellos wird an dieser Stelle der Schleim abgeschieden, der die Eier überzieht und miteinander zur Schnur verbindet. Also nur dieser Abschnitt könnte als „Laich- oder Nidamentaldrüse“ bezeichnet werden.

e) Eiweißdrüse.

Die Form der Eiweißdrüse kann man mit SIMROTH am treffendsten mit einem „Fiederblatt, dessen Blättchen sich nach einer Seite zusammendrängen“ (1913, p. 304—305), vergleichen. Diese Nebenäste sind ihrerseits wieder größere Sammelkanäle, in die allseitig zahlreiche kleine, oftmals wieder verzweigte Schläuche münden. Auch dem Hauptgang sitzen in geringer Zahl solche

Tubuli an. Im Querschnitt durch einen solchen Nebenast (Textfigur 23) sind letztere bald quer, bald mehr längs getroffen. Die Drüsenzellen selbst sind etwa hochrechteckig und radiär um das Lumen gestellt (Taf. 7, Fig. 53). Ihre mächtigen, mit großem Nukleolus und grobkörnigem Chromatin versehenen Kerne liegen ganz peripherwärts, oft nur von ganz wenig Plasma umgeben. Der übrige Teil des Zellinneren wird von dem Eiweiß erfüllt. Zwischen den inneren Enden der Drüsen findet man nicht sehr häufig kleine, etwa kugelige Zellen, die Reste der nicht drüsig gewordenen Epithelzellen. Diese Annahme, daß die das Lumen auskleidenden Epithelzellen selbst unter Größenzunahme in die sezernierenden Elemente übergehen, wird zur Gewißheit, wenn wir die Wand eines Hauptkanales betrachten (Taf. 7, Fig. 54). Diese zeigt noch zahlreiche normale Epithelzellen mit zentralen chromatinarmen Kernen. Dazwischen aber finden sich größere Zellen, die, schon etwas aus dem Verband heraustretend, den mächtigen Kern der Drüsenzelle erkennen lassen, denen aber noch jedes Sekret fehlt. Im Gegensatz zu den feinen Gängen bemerkt man hier außerdem einen dichten Besatz langer Flimmern. Alle Teile der Eiweißdrüse werden außen von einer Schicht lockeren Bindegewebes überzogen. Die Entleerung der Sekrete erfolgt durch Platzen der inneren Zellwand.



Textfig. 23. *Phyllocaulus tuberculosus*. Querschnitt durch einen Ast der Eiweißdrüse. — Vergr. 85:1.

f) Receptaculum seminis.

Das Epithel der Endblase besteht aus auffallend langen schmalen Zylinderzellen, deren langgestreckte Kerne in verschiedener Höhe liegen (Taf. 8, Fig. 55). Ist das Receptaculum aber stark gefüllt, dann werden die Zellen niedriger und breiter. Einen Wimperbesatz konnte ich nicht feststellen. Ganz ähnlich ist das Epithel am oberen Receptaculumstiel gebaut, nur findet sich hier ein kurzer Cilienbesatz. Nach außen tritt eine kräftige Ringmuskelschicht hinzu (Taf. 8, Fig. 56 a). Weiter nach der Mündung in den Ovidukt zu ändert sich der Charakter. Dort sind dann oft große und breite Drüsenzellen zwischen die normalen Epithelzellen eingelagert (Taf. 8, Fig. 56 b). So ist dann auch der kurze gemeinsame Gang von Eileiter und Rec. sem. ausgekleidet. Im

Gegensatz zu anderen Pulmonaten kommt bei den Vaginuliden nur dem Stiel eine sekretorische Funktion zu.

g) Vas deferens und Canalis junctor.

In seinem ganzen Verlauf wird das Vas deferens von hohen zylindrischen Zellen ausgekleidet (Taf. 8, Fig. 57). Merkwürdig ist aber, daß ein Cilienbesatz, der sich doch sonst im ganzen Bereich des männlichen Ausführungsganges findet, hier nur an bestimmten Teilen auftritt. Nur das Stück vom Zwittergang bis zum Abgang des Canalis junctor und dann der vordere Abschnitt (Pars anterior) zeigen Flimmern (Taf. 8, Fig. 57), während diese dem übrigen freien Teil der Pars posterior sowie dem gesamten Pars marginalis fehlen (Taf. 8, Fig. 58). Die in den freiliegenden Abschnitten starke äußere Ringmuskulatur verliert sich an dem in der Körperwand eingeschlossenen Teil, in der Muskulatur letzterer gänzlich (Taf. 8, Fig. 58). Die Lage des Pars marginalis erhellt aus der Textfig. 24. Je nach dem Grad der Kontraktion befindet er sich direkt über oder etwas innerhalb, seltener außerhalb der Fußrinne. Der Canalis junctor zeigt ganz den gleichen Bau wie das hintere Vas deferens, wimperndes Zylinderepithel.



Textfig. 24. *Semperula siamensis*. Teil eines Querschnittes durch die rechte Körperseite, um die Lage des V. def. (p. marg.) zu zeigen. Vergr. 85:1.

h) Die Samenleiterdrüse.

Daß es sich um eine echte tubulöse Drüse und nicht, wie SIMROTH (1890, p. 877) annahm, um eine Spermatocyste handelt, ist von KELLER (1902, p. 629) sicher bewiesen worden. Ich habe seiner histologischen Darstellung nichts hinzuzufügen. Da den Drüsentubuli ein besonderes Epithel fehlt (Taf. 8, Fig. 59), müssen also die ursprünglichen Epithelzellen zu erheblicher Größe herangewachsen sein und die sekretorische Funktion übernommen haben. Der kurze Ausführungsgang der Drüse zeigt den gleichen Bau wie das Vas deferens.

i) Der Penis.

Die Hauptmasse des Penis besteht aus Muskulatur, die zirkulär-, radiär- und längsverlaufende Fasern erkennen läßt (Taf. 8, Fig. 60a); letztere fast ausschließlich zu größeren Bündeln vereinigt peripherwärts zwischen den radiären Strängen, Ringmuskeln

dagegen nur um den zentral verlaufenden Kanal, die direkte Fortsetzung des Vas deferens, mit dem das auskleidende Epithel auch vollkommen übereinstimmt (Taf. 8, Fig. 61). Nicht überall ist aber die Wand dieses Zentralkanales glatt. In anderen Fällen erscheint sie in unregelmäßige kleine Falten gelegt, wobei es sich aber ziemlich sicher um Wirkung starker Kontraktion des ganzen Gliedes handelt (Taf. 8, Fig. 61b). Anders bei den Arten der Gattungen *Vaginula* und *Phyllocaulus*. Hier wird das Lumen durch eine Art Kolben, der von der dorsalen Seite hereinragt, stark zurückgedrängt (Taf. 8, Fig. 61c). Daß es sich dabei um eine zufällige Kontraktionserscheinung handelt, ist nicht anzunehmen, da einmal die Bildung zu konstant auftritt und dann das den Kolben erfüllende Gewebe an Mächtigkeit das unter der übrigen Wandung liegende viel stärker übertrifft, als sich durch einfache Faltenbildung erklären ließe. Welche Bedeutung dieser Besonderheit zuzumessen ist, kann ohne biologische Beobachtung kaum vermutungsweise angegeben werden. Der Abschluß der Muskulatur nach außen hin wird durch ein einfaches Epithel gebildet. Die annähernd kubischen Zellen besitzen eine dünne Kutikula (Taf. 8, Fig. 62). Zu diesen bisher erwähnten Elementen tritt dann noch ein für die Funktion des ganzen Organes wichtiger Bestandteil, Blutlakunen. In der Regel finden sich solche verstreut zwischen den Muskelbündeln, sie häufen sich aber nach dem Zentralkanal zu und erreichen auch dort eine bedeutendere Größe. Daß es sich nicht um Schrumpfungerscheinungen als Folge der Konservierung handelt, wie ich zunächst vermutete, geht einmal wiederum aus der Regelmäßigkeit des Vorhandenseins hervor und dann aus der absolut scharfen Kontur, die bei anomalen Zerreißen kaum mit solcher Exaktheit auftreten würde (Taf. 8, Fig. 61b). Das Vorhandensein dieser Geweblücken erklärt es auch, warum an stark kontrahierten Begattungsgliedern der zentrale Kanal einen geschlängelten Verlauf zeigt. Die Bedeutung der Lakunen für die Streckung und Schwellung des Organes liegt vollkommen klar. Besonderer Erwähnung bedürfen noch zwei Bildungen, die wir bei einer Anzahl Arten finden, die Glans und die Spatha. Beide zeigen bis auf den hier fehlenden Kanal im Inneren ganz den gleichen Bau wie der übrige Penis. Die wabenartigen Bildungen an der Glans von *Semperula siamensis* (Taf. 6, Fig. 45_{k₃}) und *S. birmanica* (Taf. 6, Fig. 45_{k₁}) stellen sich auch auf Schnitten als einfache taschenartige Einstülpungen der Oberfläche dar (Taf. 8, Fig. 60b).

Weder die Wand dieser Taschen noch die zwischen ihnen liegenden Leisten lassen irgendwelche besondere Bildungen ihrer Zellelemente erkennen. Der Reichtum von Blutlakunen legt deshalb nur die Vermutung nahe, daß die eben erwähnten Leisten stark geschwellt werden können und so als besonderes Reizorgan funktionieren. Die Spatha dürfte ebenfalls starker Schwellung fähig sein, wie aus großen, ziemlich oberflächlich gelegenen Lakunen geschlossen werden darf (Taf. 8, Fig. 63). Von den papillenartigen Erhebungen an der Innenseite der Spatha des *Phyllocaulus tuberculosus* sagt SIMROTH, sie seien „knorpelig, vermutlich aus Chondroidgewebe“ (1913, p. 282). Ich kann dies für die gleiche Art nicht bestätigen; die Papillen zeigen in keiner Weise ein besonderes Gewebe.

Das Außenepithel des Penis geht am Grunde kontinuierlich in das der Penisscheide über. Im Gegensatz zu jenem wird aber dieses von den „Hälsen“ zahlreicher langer flaschenförmiger Schleimzellen durchsetzt (Taf. 9, Fig. 64). Die übrige Wand der Scheide wird aus Bindegewebe, Ringmuskeln und nach außen hin spärlichen Längsmuskeln gebildet.

k) Reizkörper und Drüsenschläuche.

Ganz den gleichen Bau, den wir soeben vom Penis schilderten, finden wir dann auch für den Reizkörper. Außenepithel, zirkuläre, radiäre und Längsmuskeln, Blutlakunen und zentraler Kanal finden sich in derselben Anordnung (Taf. 9, Fig. 65). Nur an Stelle eines einheitlichen Kanales finden sich mehrere kleinere, und zwar basal mehr als terminalwärts. Es sind die Ausführungsgänge der Drüsenschläuche, die sich nach und nach miteinander vereinigend, den Reizkörper durchziehen (Textfig. 20a). Wie für das eigentliche Begattungsglied müssen wir also auch für dieses Stimulationsorgan eine beträchtliche Schwellfähigkeit annehmen. Viel eigenartiger erscheint dagegen der Bau der Drüsenschläuche. Auf einem Querschnitt (Taf. 9, Fig. 66) ist das zentrale Lumen von fünf Schichten umgeben, und zwar von innen nach außen einander folgend das Epithel des Kanales, eine „innere“ Ringmuskel-, eine Längsmuskel-, eine Drüsen- und eine „äußere“ Ringmuskelschicht. Die Drüsen (Taf. 9, Fig. 67) sind typisch flaschenförmig mit großen runden chromatinreichen Kernen und langem Ausführgang, der zwischen Längs- und inneren Ringmuskeln zum Epithel des Kanales führt. Letzteres besteht aus kubischen Zellen mit mittelständigen runden Kernen. Das Drüsensekret ist

kein normaler Schleim, wie aus seinem Verhalten gegen die Farbstoffe zu schließen ist, wodurch die Ansicht, das Sekret diene als chemisches Reizmittel (s. S. 13), eine gewisse Stütze erhält. Die Reizkörperseide endlich unterscheidet sich in ihrem Bau absolut nicht von der Penisscheide.

1) Zur Entwicklung des Genitalapparates.

Bereits in der Einleitung habe ich erwähnt, daß ich meine ursprüngliche Absicht, auch die Ontogenie der Vaginuliden zu berücksichtigen, hauptsächlich wegen Mangel an genügendem Material aufgeben mußte. Es kann und soll also auch hier keine vollständige Darstellung der Entwicklung des Geschlechtsapparates gebracht werden, vielmehr sollen lediglich ein paar mehr zufällig beobachtete Tatsachen wiedergegeben werden, die wohl imstande sein können, einiges Licht auf die Bildung dieses Organkomplexes zu werfen. Es ist bekannt, daß die Anlage des Genitalsystems zwar schon frühzeitig — bei *Limax maximus* schon am 7. Embryonaltag bei einer Embryonalzeit von etwa 24 Tagen (HOFFMANN 1922) — erfolgt, die Differenzierung in die einzelnen Abschnitte hingegen im wesentlichen erst postembryonal vor sich geht. Es war also ein ähnliches Verhalten auch für die Vaginuliden zu erwarten, und tatsächlich zeigt das jüngste mir vorliegende Tier am Genitalapparat nur verhältnismäßig wenig Teile deutlich ausgebildet (Taf. 9, Fig. 68a). Diese sowie die beiden folgenden Abbildungen (Taf. 9, Fig. 68b, c) sind durch Rekonstruktion aus Schnittserien gewonnen. Die Teile, die übereinander zu liegen kamen, sind nebeneinander abgebildet. Um nun die Figuren den tatsächlichen Verhältnissen möglichst anzupassen, habe ich die Organteile körperlich und in Schrägansicht perspektivisch wiederzugeben versucht. Die Größe der drei Tiere betrug 0,8 mm, 1,2 mm und 1,5 mm (Notumlänge), und es war auch das kleinste sicher schon eine Anzahl von Tagen vorher aus der Eihülle geschlüpft. Zwitterdrüse sowie den größeren Teil des Zwitterganges habe ich nicht mitgezeichnet, da er keine Besonderheiten bot. Wenden wir uns zunächst dem jüngsten Stadium zu (Taf. 9, Fig. 68a). Der Zwittergang (zg) mündet von hinten her in einen stark erweiterten, mit mehreren Aussackungen versehenen und nach vorn zu konvex gebogenen Teil. Etwa am anderen Ende dieses Bogens geht ein etwas stärkerer Gang ab, der nach rechts und schräg hinten bis zur Leibeshöhlenwand zieht, dort in dieselbe eintritt und direkt nach außen mündet. Unmittelbar neben

der Öffnung sitzt ihm nach rückwärts eine Blase an. Soweit der eben erwähnte Gang frei in der Leibeshöhle verläuft, wird er von einem viel schwächeren Kanal begleitet, der sich von jenem ablöst, neben ihm auch in das Integument eintritt, dann aber in diesem nach vorn verläuft. Daß dieser Kanal das Vas deferens darstellt, ist sicher; der erweiterte Gang ist der Ovidukt. Etwa an der Abzweigung des Vas deferens vom Eileiter sitzt ein gestieltes ovales Divertikel an, das Receptaculum seminis, das sich also nur im oberen Teil vom Eileiter gelöst hat. Ein zweites, ähnlich gestaltetes, aber kleineres Divertikel (*sldr*) ist die Samenleiterdrüse. Die ihm folgende weniger scharf abgesetzte Vorstülpung ist die Anlage der Oviduktspirale; und endlich die neben der Eintrittsstelle des Zwitterganges gelegene unregelmäßige, etwa zweizipfelige Aussackung stellt die Eiweißdrüse dar. Die sichere Deutung dieser einzelnen Bildungen wurde allerdings erst durch den Vergleich mit den älteren Stadien ermöglicht. Fraglich bleibt zunächst das neben der Ausmündung sitzende Bläschen. Nur bei einer einzigen Art, *Cylindrocaulus floridanus*, kennen wir beim erwachsenen geschlechtsreifen Tier eine ähnliche Bildung an der gleichen Stelle, die „akessorische Blase“. Eine andere Deutung, es könne sich um das Rec. sem. handeln, ist nicht annehmbar, da dieses stets mehr von vorn her in den Ovidukt mündet und auch höher ansitzt (etwa an der Eintrittsstelle in das Integument), und außerdem für das von mir als Rec. sem. angesehene Divertikel sonst keine Erklärung bliebe. Betrachten wir nun erst noch die beiden anderen Stadien. Im nächstälteren (Taf. 9, Fig. 68b) ist die Spaltung der einzelnen Teile weiter fortgeschritten. Der Stiel des Rec. sem. sowie das Vas deferens haben sich weiter vom Ovidukt abgelöst. Dabei ist aber letzteres ein kurzes Stück mit dem Receptaculumstiel in Verbindung geblieben. Alle übrigen Teile zeigen, von Größenzunahme abgesehen, keine Veränderungen. Beim nächsten Stadium (Taf. 9, Fig. 68c) sind die Verhältnisse im wesentlichen bereits wie beim erwachsenen Tier. Nur die Oviduktspirale stellt sich noch als einheitlicher Sack dar. Das Vas deferens hat die kurze Verbindung mit dem Receptaculumstiel aufgegeben, bleibt aber mit ihm durch einen kurzen Gang, den *Canalis junctor*, in Zusammenhang. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß das einheitliche Oviduktdivertikel sich bei der Weiterentwicklung entlang der in Fig. 68c, Taf. 9, durch angedeuteten Linie in eine u-förmige Schleife trennt, die mit weiterer Größenzunahme sich zur Spirale

einrollen wird. Dies wird fast zur Gewißheit, da bereits auf dem ältesten der drei von mir beobachteten Stadien sich in dem Blindsack von der Ventralseite her eine Falte erhebt. Die akessorische Blase muß später zurückgebildet werden und gänzlich verschwinden, da ich sie mit der einzigen Ausnahme bei erwachsenen Tieren nicht, auch nicht auf Schnitten, habe auffinden können. Lediglich bei der genannten *C. floridanus* bleibt sie erhalten. Verfolgen wir, in Gedanken wenigstens, die Entwicklungsreihe vom jüngsten Stadium an rückwärts, so gehen wir kaum in der Annahme fehl, daß der Zwittergang in einen einheitlichen erweiterten Gang, einen Spermovidukt ohne jegliche Anhangsgebilde, übergegangen ist, von dem auch das Vas deferens noch nicht abgespalten war. Dies würde bedeuten, daß der in der Haut liegende Teil des Vas deferens ebenfalls noch fehlte und sich höchstens als Rinne im Epithel vorfand, die erst sekundär durch Verschuß zum Kanal nach innen verlagert wurde. — Alle Teile zeigen in den drei Stadien noch keinerlei histologische Differenzierungen der Epithelien. Nur die akessorische Blase weicht in ihrem feineren Bau wesentlich ab. Sie besitzt stets ein von großen blasigen Drüsenzellen umgebenes Lumen.

Diese eben dargestellten Befunde stehen nun in starkem Gegensatz zu den Angaben P. und F. SARASINS, die sie auf Grund einiger weniger Beobachtungen am Embryo machten (1899, p. 98). Sie fanden dort ein etwa flaschenförmiges Bläschen, dessen Wandung von zahlreichen „Phiolenzellen“ durchsetzt wird. „Das Organ, das das Receptaculum seminis darstellt, wird nicht allein durch seine Lage in der Mitte des rechten Hyponotums bewiesen, sondern auch dadurch, daß von vorn her das Vas deferens, speziell der Canalis receptaculo deferentinus“ (= Canalis junctor) „in seinen Ausführgang einmündet“ (l. c., p. 98). Da weitere Angaben oder Abbildungen für die übrigen Teile des Genitalapparates (mit Ausnahme des Penis) fehlen, vermag ich nicht anzugeben, was die beiden Forscher veranlaßt hat, in dem nach der Figur (tab. XV, fig. 132) allerdings nach vorn zu ansetzenden gangartigen Anhängsel gerade den Canalis junctor zu sehen. Nach meinen oben wiedergegebenen Beobachtungen bildet er sich viel später. Ich komme deshalb zu einer ganz anderen Deutung. Das mit den Drüsen besetzte Säckchen ist nicht das Rec. sem., sondern die akessorische Blase, der Kanal aber, der von vorn herantritt, ist der gesamte übrige Genitalapparat, der sich sicher noch nach der Leibeshöhle hin hat verfolgen lassen

und mit der Zwitterdrüse oder deren Anlage in kontinuierlichem Zusammenhang gestanden haben wird. Ich glaube auch für die Vaginuliden zu der Annahme einer einheitlichen ektodermalen Anlage des gesamten Geschlechtsapparates berechtigt zu sein, wie ich das für *Limax maximus* sicher nachweisen konnte (1922), und wie es wahrscheinlich für alle Pulmonaten Geltung haben wird. Dies würde also einer Entwicklungsstufe entsprechen, wie ich sie oben von meinem jüngsten Stadium an rückwärtsschließend hypothetisch forderte. Receptaculum und Vas deferens spalten sich also erst postembryonal von dem anfänglich einheitlichen Genitalgang ab, wie es PLATE (1897, p. 136) bereits richtig vermutete. P. und F. SARASIN (1899, p. 89) weisen also diese PLATESche Annahme zu Unrecht zurück. Die Bildung des Canalis junctor wird durch die drei Stadien deutlich. Zugleich geht daraus hervor, daß die Mündung desselben in den Stiel des Receptaculums und nicht in die Endblase das ursprünglichere Verhalten ist, wie ich es oben (s. S. 74—75) auch aus anderem Grunde annahm. Die Notwendigkeit seiner Existenz ist früher schon (s. S. 76) erörtert. So bleibt nur noch die akessorische Blase. Da sie, abgesehen von dem einzigen Falle, nur während der Entwicklung auftritt, müssen wir für phylogenetisch ältere Formen eine bleibende Funktion annehmen. Betrachten wir nun z. B. den Geschlechtsapparat eines Tectibranchiers, etwa von *Gastropteron*, wie ihn VAYSSIÈRE (1880) beschreibt und wie er hier in einer schematischen Figur wiedergegeben sein mag (Textfig. 25a), und vergleichen wir damit ein ebenfalls schematisiertes Bild des embryonalen Genitalapparates der Vaginuliden (Textfig. 25b), so fällt sofort eine weitgehende Übereinstimmung beider auf (Flimmerrinne und Penis sind weggelassen). Ich gehe vielleicht nicht fehl, wenn ich in der akessorischen Blase den Rest der Schalen-Eiweiß-Drüse der Opisthobranchier erblicke, was durch die Tatsache noch gestützt wird, daß diese Blase bei den Vaginuliden einen zweilappigen Bau erkennen läßt. Mit zunehmender Verschiebung der Befruchtung nach innen übernahm die Wand des unterhalb der Befruchtungsstelle gelegenen Eileiters mehr und mehr die Aufgaben der Eiweiß- und Schalendrüse, bis sie schließlich allein diese Funktion hatte, wobei eine besondere Aussackung zur spezifischen Eiweißdrüse wurde. Ob sich bei anderen niederen Pulmonaten in der Entwicklung dieses Organsystems ebenfalls noch solche Anklänge an die Opisthobranchier-ähnlichen Vorfahren erhalten haben, wissen wir noch nicht. Soviel

ich sehe, stellen die Vaginuliden den ersten Fall dafür dar. Welche Funktion nun die akessorische Blase bei *C. floridanus*, wo sie sich ja allein erhielt, hat, bleibt nach wie vor ungewiß. Ganz kurz muß noch auf die Angaben der Literatur eingegangen werden, nach denen der Genitalapparat der Vaginuliden triaul sein soll (SEMPER 1888, p. 222; JHERING 1891, p. 211; PLATE 1893, p. 227). Ich muß mich darin PELSENER (1901) anschließen, der bereits feststellt, daß bei Vaginuliden „cette disposition — — est une fausse triaulie“ (l. c. 61), denn es gabelt sich ja nicht wie bei den Nudibranchiern der weibliche Ausführgang, sondern der Canalis junctor verbindet das Receptaculum mit dem Vas deferens. Wir können also eigentlich nur von einer der Nudibranchier-Triaulie analogen Bildung sprechen, wenn sie auch rein physiologisch derselben homolog gesetzt werden kann.

Auf die Entwicklung des Penis, des Reizkörpers und der Drüsenschläuche einzugehen, muß ich verzichten, da mir die vorliegenden Stadien keine einigermaßen gesicherten Schlüsse zu ziehen erlaubten. Die Angabe P. und F. SARASINS, wonach der Reizkörper sich selbständig als Hautdrüse anlegen und erst sekundär mit dem Penis in Verbindung treten soll, scheint mir nicht ganz das Richtige zu treffen. Vielmehr vermute ich auf Grund meines Materiales, daß er sich ebenso wie der eigentliche Penis innerhalb der einheitlichen Scheide als verknospende Papille anlegt, während sich die Drüsenschläuche als Ausstülpungen der Scheidenwand bilden.



Textfig. 25. Schema des Geschlechtsapparates a) von *Gastropteron* (nach VAYSSIERE); b) einer etwas jüngeren als die auf Taf. 9, Fig. 68a abgebildeten Vaginulide.

G. Nervensystem.

Das Zentralnervensystem der Vaginuliden zeigt einen ziemlich hohen Grad der Konzentration der einzelnen Ganglien. — Fast als einheitlicher Ring umgreift es an der normalen Stelle kurz hinter dem Pharynx den Ösophagus. Außer den beiden Cerebral- und Pedalganglien ist nur noch eine fast ungegliederte Visceral-kette zu erkennen. Daß wir an ihr bei genauerer Untersuchung dennoch eine Anzahl Ganglien unterscheiden können, soll weiter unten gezeigt werden. Abgesehen von der relativ langen Cerebral-

kommissur scheinen bei der äußeren Betrachtung alle weiteren Verbindungen zwischen den einzelnen Komplexen zu fehlen. Doch lassen sich bei sorgfältiger Präparation außer den beiden Pedalkommissuren noch drei allerdings nur sehr kurze Konnektive, das Cerebro-Pedal-, das Cerebro-Visceral- und das Viscero- (s. Pleuro-) Pedal-Konnektiv, erkennen. Rechnen wir die Bukkalganglien zum Zentralsystem, dann würden noch eine Bukkalkommissur und zwei Cerebro-Bukkal-Konnektive in normaler Ausbildung hinzukommen. Von den abgehenden Nerven, die im wesentlichen bei allen Arten die gleiche Lage aufweisen, ist hier nur die Topographie der großen, nach hinten ziehenden Pedal- und Visceral- (s. Pallial-) Nerven zu erwähnen. Die beiderseitigen Stränge verlaufen entweder in ihrer ganzen Länge dicht parallel nebeneinander (Taf. 10, Fig. 69) oder von Anfang an in einem gewissen, sich nach hinten zu etwas vergrößernden Abstand voneinander (Taf. 10, Fig. 70) oder endlich $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ ihrer Länge dicht zusammen und dann rasch divergierend (Taf. 10, Fig. 71). SEMPER (1885), der zum ersten Male auf diese Unterschiede aufmerksam machte, gibt nur jeweils die Tatsache an, ohne nach einer Erklärung zu suchen. SIMROTH (1890) glaubt dann eine Beziehung zu dem Blindende der Fußdrüse annehmen zu können. Zugegeben, daß dieses Ende bald weiter vorn, bald weiter hinten liegt, je nachdem ob die Drüse gerade, gestreckt oder mehr oder weniger zurückgeschlagen ist, zugegeben auch, daß für die beiden von SIMROTH untersuchten Arten (*Meisenheimeria alte* und *Sarasinula plebeja*) die Gabelungsstelle der Aorta anterior in die A. cephalica und A. pedalis durch diese Lage der Drüse beeinflusst wurde, so daß damit sekundär der Nervenverlauf bestimmt war, so würde dies aber nur für die beiden erstgenannten, gleichsam extremen Fälle Gültigkeit haben. Im dritten Fall aber, der etwa eine Zwischenstufe einnimmt, ist die Teilungsstelle der Aorta wie bei *M. alte* am Gehirn (die Fußdrüse ist aber gerade und würde folglich eine hinter dem Gehirn gelegene Gabelung erfordern), so daß also, wenn die Annahme richtig wäre, die Nerven sofort getrennt sein müßten, was aber nicht der Fall ist. Dazu kommt, daß eine so direkte Beziehung zwischen dem Drüsenende und der Aortenteilung gar nicht besteht. Wenn ich nun auch einen durch die Fußdrüse bedingten Einfluß der Gefäße auf den Nervenverlauf ablehnen möchte, so erscheint mir dennoch die Aorta bestimmend zu wirken, je nachdem sich nämlich ihr hinterer Gabelast in die Körperwand einsenkt. Dies geschieht beim

parallelen Verlauf der Nerven erst am hinteren Körperende. Bei dem teilweise divergierenden Verlauf jeweils an der Stelle, wo die Divergenz beginnt. Bei völlig getrenntem Verlauf verschwindet allerdings die Aorta nicht sofort in der Haut, sondern zieht erst ein Stück nach hinten. Aber auch hier wird ein gewisser Zusammenhang mit den Nerven deutlich, die vorn einander wesentlich näher liegen als weiter hinten. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich darin den primitivsten Zustand erblicke. Trotzdem bin ich mir bewußt, auch mit diesen Annahmen noch keine völlig befriedigende Erklärung gegeben zu haben, doch vermag ich unter den morphologisch-anatomischen Tatsachen keine anderen für die Bestimmung des Nervenverlaufes heranzuziehen.

Nach dieser allgemeinen Erörterung können wir uns dann der Einzeldarstellung zuwenden.

a) Cerebralsystem.

Die beiden Cerebralganglien (Taf. 11, Fig. 72) liegen dem Ösophagus seitlich an und sind über dessen Dorsalseite hinweg durch eine ziemlich lange und breite Kommissur verbunden. Die Ganglien zeigen eine etwa dreieckige Gestalt. An dem äußeren vorderen Ende tragen sie eine Einkerbung, durch die ein mehr dorsal gelegener Komplex abgetrennt wird. Dieser stellt den Lobus accessorius dar, der, wie P. und F. SARASIN für Vaginuliden entwicklungsgeschichtlich nachweisen konnten, aus den Cerebraltuben hervorgeht. Die Zellelemente dieses Lappens erstrecken sich dorsal an der Vorderseite bis auf die Kommissur. Ich kann darin SIMROTHS Befund (1890, p. 883) völlig bestätigen.

Die abgehenden Nerven, deren ich stets fünf (bzw. rechts sechs) zählen konnte, sind von außen nach innen gehend:

1. N. olfactorius + N. opticus. Er entspringt nach außen vom Lobus accessorius als der stärkste der Cerebralnerven. Unter der Spitze des oberen Tentakels bildet er ein großes napfförmiges Ganglion (Ganglion olfactorium), von dem aus die Nerven in die Sinneszelle der Kalotte gehen. Bis zum Eintritt in den Ommatophor sind die Fasern von N. olf. und opt. nicht zu trennen; doch erkennt man am Querschnitt (Taf. 11, Fig. 73) ein besonderes Faserbündel, den N. opt., der aber noch mit dem N. olf. in einer gemeinsamen Hülle steckt. Erst kurz vor dem Gangl. olf. löst er sich völlig los und zieht am Ganglion vorbei direkt zum Auge (Taf. 2, Fig. 12, Taf. 10, Fig. 71). KELLER irrt also, wenn er

„ein großes napfförmiges Ganglion für das Auge“ (1902, p. 632) angibt. An Schnitten sowohl wie durch Präparation läßt sich sicher nachweisen, daß der N. opt. nicht aus dem Ganglion heraustritt.

2. N. peritentacularis (n. per.). Ein zweiter viel schwächerer Nerv scheint mit dem N. olfactorius zugleich zu entspringen. Seine Wurzel liegt jedoch weiter nach innen zu, so daß er bei Betrachtung in situ bisweilen auch mediad des Lobus accessorius hervortritt und nicht laterad, wie gewöhnlich. Er liegt in seinem Verlaufe dem N. olf. meist dicht an und versorgt die Muskulatur des oberen Tentakels. Beim Eintritt in denselben gabelt er sich in zwei Äste.

3. N. labialis externus (n. lab. ex.), ein dem N. olf. an Dicke fast gleichkommender Nerv, der nach innen vom Lobus accessorius auf der vorderen Ventralseite entspringt. Nach fast geradlinigem Verlaufe nach vorn, teilt er sich in zwei kurze Äste, die die unteren und seitlichen Teile des Mundes innervieren.

4. N. labialis medianus (n. lab. med.). Dem vorigen an Stärke gleich, entspringt er mit diesem fast aus der gleichen Wurzel. Er tritt vorn in den unteren Tentakel ein, gabelt sich hier in zwei Äste, die, zu den beiden Lappen ziehend, dort je ein Ganglion bilden (Taf. 2, Fig. 15).

5. N. labialis internus (n. lab. int.). Ein viel schwächerer Nerv, der unmittelbar nach innen und unten von dem vorigen entspringt und die oberen Teile des Mundes sowie die Kopfhaut versorgt.

6. N. penis (n. p.). Der einzige unpaare Cerebralnerv, der am rechten Ganglion am weitesten innen entspringt und dann nach rechts abbiegend über die N. labiales aber unter dem N. olfactorius hindurch zu den männlichen Begattungsorganen zieht. An der Reizkörperscheide bildet er ein großes Ganglion [Ganglion penis¹⁾]. Von diesem strahlen etwa vier größere und mehrere kleine Nerven aus, die sich zum Teil auf Reizkörper und Penis-scheide ausbreiten, zum Teil die Drüsenschläuche innervieren. KELLER gibt an, daß sich „der Genitalnerv“ (= N. penis) „— vom Strange des unteren Fühlernerven“ (= N. labialis medianus) „mit

1) Die von SIMROTH (1890, p. 883) und KELLER (1902, p. 632) gebrauchte Bezeichnung „Ganglion genitale“ ist mißverständlich und mag durch die obengenannte ersetzt sein, wiewohl auch diese nicht ganz exakt ist.

zwei Wurzeln ablöst“ (1902, p. 632). Ich habe ein derartiges Verhalten nirgends beobachten können und möchte vermuten, daß KELLER durch die Arteria penis und zahlreiche Bindegewebsstränge irregeführt worden ist.

Mediad von den Labialnerven tritt dann noch das Cerebro-Bukkal-Konnektiv aus. An der hinteren Ventralseite der Hirnganglien finden sich endlich noch die äußerst kurzen Cerebro-Visceral- und Cerebro-Pedal-Konnektive. Einen N. staticus habe ich als gesonderten Nerv nicht erkennen können (dessen Vorhandensein s. S. 102).

Meine Befunde stimmen vollkommen mit denen von SIMROTH (1890, p. 883) überein. KELLER (1902, p. 632) gibt noch einen weiteren Nerven für die Kopfhaut an, den ich aber nicht finden konnte. JHERING (1877, p. 233) nennt noch zwei kleine am Vorderrand entspringende Nerven, die an die „Carotis“ und die Fußdrüse gehen sollen. Beide gehören aber dem Pedalsystem an. Eine „Labialkommissur“, wie sie von AMAUDRUT (1886, p. 118) angegeben wurde, dürfte auf einem Irrtum beruhen oder, wie schon JHERING (1891, p. 200) vermutet, auf einer zufälligen Anastomose.

b) Bukkalsystem.

Die beiden kleinen kugeligen Bukkalganglien (Taf. 11, Fig. 74) haben ihre Lage wie gewöhnlich dicht unter der Eintrittsstelle des Ösophagus an der hinteren Wand des Pharynx. Sie sind durch eine schmale Kommissur miteinander und durch die schon erwähnten Konnektive mit den Cerebralganglien verbunden. Von abgehenden Nerven lassen sich acht unterscheiden:

1.—5. N. pharyngealis I.—V. Am vorderen bzw. oberen Rande gehen drei kleinere Nerven (N. phar. I.—III.) ab, die sofort in die dorsalen Muskeln des Pharynx eintreten. Mehr seitlich ist ein etwas stärkerer Nerv (N. phar. IV.), der sich ebenfalls bald in der Muskulatur verliert. Nach hinten (bzw. unten) zu, unmittelbar neben der Eintrittsstelle des Konnektives, entspringt der stärkste Pharynxnerv (N. phar. V.). Er zieht zunächst nach unten und dann seitlich, gabelt sich dort und versorgt die seitlichen Pharynxmuskeln (Taf. 2, Fig. 21).

6. N. gastricus und 7. N. oesophagealis. Fast mit gemeinsamer Wurzel entspringen an der Hinterseite dicht neben dem Beginn der Kommissur zwei ungleiche Nerven, ein stärkerer (N. gastr.), der beiderseits am Ösophagus mehr dorsal entlangzieht und die vorderen Partien der Mitteldarmdrüse wie des

Kropfes innerviert. Der zweite kleinere (N. 8s.) ist nur ein kurzes Stück latero-ventral am Ösophagus zu verfolgen und dürfte letzteren allein versorgen.

8. N. glandulae salivalis (n. gl. sal.). Nach außen von den beiden letzten Nerven entspringt ein weiterer, der an den Speicheldrüsen entlang zur Speicheldrüse zieht, wo er sich zwischen den Lappen derselben verliert.

Von diesen Nerven hat JHERING (1877, p. 233) nur den N. gastricus, N. gland. sal. und zwei N. phar. angegeben. SIMROTH (1890, p. 883) nennt überhaupt nur einen Gastralnerv, und KELLER (1902, p. 633) endlich zählt drei auf (N. gastr., N. gland. sal. und einen N. phar.). Wiederholte Präparation meinerseits hat aber stets die genannten acht Nerven erkennen lassen.

c) Pedalsystem.

Aus Zweckmäßigkeitsgründen sei dieses System vor dem in seiner Deutung weit schwierigeren Visceralsystem behandelt. Die Pedalganglien stellen zwei etwa hochrechteckige bis ovale Gebilde dar (Taf. 11, Fig. 75). An der Außenseite zeigen sie neben ganz unbedeutenden etwa in der Mitte eine tiefere Einkerbung, wodurch eine Zweiteilung jeder Hälfte angedeutet wird. Beide Ganglien sind an den Innenseiten durch zwei Kommissuren verbunden, von denen die vordere breiter ist. Zwischen ihnen liegt ein feiner Spalt. JHERING gibt an, daß sich an dieser Stelle „ein großes Loch befindet“ (1877, p. 233), was ich aber ebensowenig wie KELLER (1902, p. 631) beobachten konnte. Die Deutung der vorderen Pedalkommissur als Subcerebral-Kommissur durch den gleichen Autor (1877, l. c.) ist schon wiederholt zurückgewiesen worden. Die abgehenden Nerven (N. pedales I.—VII.) sind von geringerem Interesse. Im allgemeinen findet man jederseits sieben Stück, doch schwankt die Zahl etwas, da einzelne oft schon an der Wurzel gespalten sind. Am Vorder- und Seitenrand entspringen fünf Nerven, die teils nach vorn, teils seitlich direkt zur Sohle ziehen. Eine Ausnahme macht der zweite Nerv von vorn. Er gabelt sich erst meist ein weiteres Stück vom Ganglion entfernt, der eine Ast zieht über den Tentakel-Kopfretraktor in die Seitenwand des Körpers, der andere Ast aber dringt in den Retraktor ein. Am Hinterrand des Ganglion entspringt ein sechster dünner Sohlennerv und unmittelbar daneben der starke bis zum Hinterende ziehende Pedalnerv. Er gibt in seinem Verlauf etwa 16 Seitenzweige ab, die sich in die Sohle einsenken. Von besonderem

Interesse ist nun der weitere Verlauf dieser in die Sohle tretenden Nerven. Sie verzweigen sich hier vielfach und bilden ein über die ganze Fläche ausgebreitetes Netzwerk mit unregelmäßigen Maschen. In den Knotenpunkten finden sich stets kleine Ganglienknötchen. Versuche, dieses Netzwerk durch Mazeration freizulegen, mißglückten. Deshalb mußte ich mich mit Flachschnitten durch die Sohle begnügen. Da auch jeder Versuch, eine spezielle Nervenfärbung anzuwenden, an dem zu alten Material fehlschlug, war es doppelt schwer, einen Einblick zu erhalten. Fig. 76, Taf. 11 stellt ein aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniertes Bild dar. Da fällt nun zunächst auf, daß beiderseits ein etwas stärkerer Nerv in der Längsrichtung verläuft, von dem besonders nach innen zu zahlreiche Äste ausgehen, die wiederum in der Längsachse miteinander verbunden sind. Das Vorhandensein eines solchen Nervennetzes hat als erster SEMPER (1877, p. 481; 1877 A, p. 123) erwähnt, wenngleich seine Darstellung recht unklar bleibt. Nach ihm sind die „Pedalnerven — — durch — — aufeinander ziemlich regelmäßig folgende Querkommissuren — — verbunden“ (1877, p. 481), so daß ein „etwas metamorphosiertes“ Strickleiternnervensystem vorhanden sei. Die Ganglienknoten fand er ebenfalls. PLATE (1897, p. 132) bestätigt die letzte Angabe, weist aber die Annahme eines Strickleiternnervensystems zurück. Er findet nur ein „die ganze Fußsohle durchsetzendes Netzwerk“. Ein gleiches gibt KELLER (1902, p. 633) an. Zweifellos ist die SEMPERsche Deutung falsch. Nimmt man aber an, daß er die beiden seitlichen stärkeren Stränge gesehen hat, die PLATE und KELLER nicht besonders erwähnen, so wird sein Irrtum wohl verständlich, andererseits kann ich mich auch KELLER nicht ganz anschließen, der ein vollständig unregelmäßiges Netz zeichnet. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich für die Vaginuliden ein ähnliches Sohlennetz annehme, wie es von BIEDERMANN (1906) für *Limax* dargestellt ist. Die Abbildung (Taf. 11, Fig. 76) wird diese Annahme verständlich machen. Nach PLATE (1897, p. 132) sollen nun die Nerven dieses Netzes „den Charakter echter Markstränge“ haben. Ich muß dieses ablehnen. Die Ganglienknoten werden durch echte Nerven miteinander verbunden, wie dies bereits SEMPER (1877 A, p. 123) hervorhebt und auch KELLER wenigstens abbildet (1902, tab. XVIII, fig. 16). Ich gebe allerdings zu, daß die oft nur sehr kurzen Verbindungen zweier Knoten mit diesen zusammen, besonders wenn letztere klein sind, den Eindruck von Marksträngen machen,

wodurch wohl auch PLATE zu seiner Annahme gebracht worden ist.

Die Eintrittsstelle der beiden Konnektive ist aus der Fig. 75, Taf. 11 ersichtlich.

d) Visceralsystem.

Die Visceralganglien bilden eine zusammenhängende, zu einem Halbkreis gebogene Masse (Taf. 11, Fig. 77). Sie ist zwar besonders am Hinterrand durch Einkerbungen in wechselnder Zahl in entsprechend viel Abschnitte gegliedert, doch ist es unmöglich, die ursprünglichen fünf Ganglienknotten zu umschreiben. Auch bei genauerer mikroskopischer Betrachtung kommt man zu keinem sicheren Schluß. Wohl aber gelingt es mit Hilfe der abgehenden Nerven, wenigstens einigen Einblick zu erlangen. Deshalb mögen erst diese besprochen werden.

1. N. cutaneus (n. cut.). Am weitesten vorn dicht neben dem Eintritt des Viscero-Pedal-Konnektives entspringt ein Nerv, der schräg nach vorn oben zur Kopfhaut zieht.

2. N. pallialis primus (n. pa. I.). Unmittelbar neben dem vorigen Nerven nach hinten zu wurzelt ein zweiter gleich starker, der nach oben seitlich verläuft und in das Gewebe des Notums eintritt.

3. und 4. N. pallialis secundus et tertius (n. pa. II. III.). Aus den seitlichen weiter hinten gelegenen Teilen entspringen zwei weitere Nerven, die schräg nach hinten und seitlich ebenfalls in die Haut gehen. Auf der rechten Seite haben beide eine gemeinsame Wurzel und trennen sich erst ein Stück vom Ganglion entfernt.

5. N. intestinalis (n. int.). Von den drei (bis vier) am Hinterende entspringenden Nerven liegt der N. intestinalis am weitesten rechts. Er steigt an der Aorta empor bis zum Herzen, in das er ein feines Ästchen abgibt und biegt dann ab an der Arteria intestinalis entlang zu den Eingeweiden.

6. N. pallialis quartus dexter (n. pa. IV. d.). Dicht neben dem N. intestinalis entspringt der rechte der beiden großen Pallialnerven. Er zieht dicht neben dem großen Pedalstrang bis zum hinteren Körperende. Ein wenig hinter dem Herzen gibt er nach rechts einen Ast ab, den

6a N. genitalis (n. gen.). Dieser legt sich der Arteria genitalis an und zieht zunächst zum Receptaculum seminis, biegt dann wieder nach innen ab und geht zwischen Ovidukt und Vas

deferens zur Eiweißdrüse und dann am Zwittergang hinab wohl bis zur Zwitterdrüse, obwohl es mir nicht gelang, ihn bis dorthin sicher zu verfolgen.

Zwischen Ursprung dieses Pallialnerven und Abgang des N. genit. zweigen noch zwei kleinere Äste, bisweilen anfangs als gemeinsamer Stamm, ab, die bald in die Seitenwand des Körpers eintreten.

Als nächster Ast biegt dann nach rechts ab der

6b N. analis (n. an.), der geradlinig zu der Stelle verläuft, wo der Enddarm sich in die Haut einsenkt. Hier tritt er ebenfalls in das Integument und versorgt das Rectum und den Ureter posterior. Leider ist es mir nicht gelungen, einen Nieren- und Ureternerv weder durch Präparation noch an Schnittserien sicher festzustellen. Ich glaube aber, daß der N. analis kleine Ästchen auch zu diesen beiden Organen abgibt. Von bedeutender Stärke können sie aber nicht sein.

Im weiteren Verlauf gehen noch fünf bis sechs Äste ab, alle zu der Seitenwand des Körpers. Es sei gleich hier erwähnt, daß diese Seitenäste ebenso wie die der linken Seite nach dem Eintritt in die Haut kleine Zweige zum Hypo- und Perinotum abgeben und dann, nach oben verlaufend, sich in den dorsalen Teilen des Notums verlieren. In den nach dem Perinotum zuziehenden Ästen sind kleine Ganglienknotten eingelagert, doch sind diese an Zahl wesentlich geringer als in der Fußsohle.

7. N. pallialis quartus sinister (n. pa. IV. s.). Er entspringt entsprechend dem rechten Pallialnerven ein wenig links der Mediane, zieht dann mit dem linken großen Pedalnerv nach hinten und gibt dabei Seitenäste ab, deren Zahl der der rechten Seite meist genau entspricht. Die dem N. genitales und analis zugeordneten Zweige gehen aber ebenso wie die anderen zum Notum bzw. Hyponotum. Sehr häufig trennt sich aber der dem N. genitales entsprechende Ast bereits an der Wurzel, so daß wir dann am Hinterende der Visceralkette vier Nerven entspringen sehen (Taf. 11, Fig. 77). Viel seltener ist der N. genitales selbst bis zum Ursprung getrennt (Taf. 11, Fig. 71).

Betrachten wir jetzt nochmals die Visceralkette mit den nun bekannten Nervenwurzeln, so scheinen zwischen diesen und den Einkerbungen, wenigstens den tieferen, Beziehungen zu bestehen. Dies wird noch deutlicher, wenn wir ein gefärbtes und aufgehelltes Präparat betrachten, nach dem auch die Abbildung (Taf. 11, Fig. 77)

hergestellt ist. Da gliedert sich in der hinteren medianen Partie ein größerer Komplex ab, der vor allem auch durch den Reichtum an Riesenzellen auffällt. Er gibt dem Intestinal-, Genital- und Pallialnerv den Ursprung, und wir gehen kaum fehl, wenn wir in ihm das verschmolzene Visceral- (s. Abdominal-) und Subintestinalganglion prosobrancher Vorfahren erblicken, wobei man speziell den rechts etwas weiter ausladenden Teil direkt als ursprüngliches Visceralganglion ansprechen könnte. An diese schließen sich rechts noch zwei Abschnitte an, die man als Supraintestinal- (s. rechtes Parietal-) Ganglion und rechtes Pleural- (s. Commissural-) Ganglion ansehen kann. Beide aber besitzen Nerven. Da nun den echten Pleuralganglien stets Nerven fehlen, müssen wir hier eine teilweise Verschmelzung beider Komplexe annehmen. Schwieriger liegt die Deutung der linken Seite, an der drei Abschnitte zu erkennen sind. Der vorderste darf wieder als Pleuralganglion gelten, das von dem linken Parietalganglion (dem zweiten Abschnitt) bereits Nerven erhalten hat, ohne daß schon eine völlige Fusion eingetreten wäre. So bleibt das letzte der drei vorderen Ganglien. Entweder ist es eine sekundäre Spaltung des Parietalganglions, bedingt durch die Trennung der auf der rechten Seite noch einheitlichen Nerven. Eine derartige Erklärung halte ich für unwahrscheinlich, da bei einer Tendenz zur Verschmelzung, wie sie die Visceralkette der Vaginuliden zweifellos zeigt, eine solche sekundäre Trennung unnatürlich sein würde. Außerdem zeigt z. B. *Sarasinula plebeja* die in Frage stehenden Parietalnerven der rechten Seite regelmäßig bis zur Wurzel getrennt (wie an der linken Seite aller Arten), ohne daß sich ein dritter akzessorischer Abschnitt erkennen ließe (Taf. 11, Fig. 77b); oder es ist ein ursprünglich zwischen Parietal- und Viscero-Subintestinal-Ganglion eingeschobenes akzessorisches Ganglion gewesen, das dann später den am weitesten nach hinten reichenden Nerv des Parietal-Ganglions überkommen hat. Eine solche Annahme scheint mir nicht ohne jede Begründung zu sein. Wir müssen die Vaginuliden, wie später noch gezeigt werden soll, als Seitenzweig einer Pulmonatenstammform ansehen. Dieser Stammform stehen aber Arten wie *Chilina* und *Latia* sehr nahe, und bei beiden werden solche akzessorische Ganglien angegeben (PLATE 1895, p. 199; PELSENER 1901, p. 16).

Die mit Ausnahme des *N. intestinalis* vollständige Symmetrie der Visceralnerven scheint mir, wie schon oben (s. S. 22) erwähnt wurde, eine Stütze für die Annahme zu bieten, daß sich der

Mantel über die ganze Rückenfläche des Tieres ausgebreitet hat. Aus diesem Grunde habe ich auch die Nerven mit wenigen Ausnahmen als *N. pallialis* bezeichnet, obwohl ich zugebe, daß es sich bei einem oder dem anderen um einen ursprünglichen Hautnerven handeln kann. Da eine Entscheidung aber nicht möglich ist, habe ich die einheitliche Bezeichnung vorgezogen.

Vergleichen wir noch kurz die Angaben der Literatur, so findet JHERING (1877, p. 233) an der Visceralmasse seichte Furchen, die vier Ganglien trennen könnten. Von „zahlreichen“ abgehenden Nerven hebt er nur einen hervor, der am Hinterrand entspringt und rechts den Genitalnerv abgibt; er entspricht wohl dem *N. pall. quart. dext.* AMAUDRUT (1886, p. 119) zählt fünf Ganglien, ohne aber näher darauf einzugehen. SIMROTH (1890, p. 884) gibt fünf bis sechs keilförmige Abschnitte an, die zum Teil weitere Kerben zeigen. Bezüglich der Nerven bleibt er ziemlich unklar, besonders hinsichtlich ihrer Wurzeln. Von sieben Nerven wird einer als *N. intestinalis* und einer als *N. analis* bezeichnet, die mit den von mir gefundenen übereinstimmen. Nach PLATE (1897, p. 132) können etwa fünf Ganglien in der Kette erkannt, aber nicht scharf gesondert werden. Das gleiche gibt KELLER (1902, p. 631) an. Er nennt dazu von Visceralnerven vier Stück nach vorn, seitlich und hinten. Ich deute sie nach seiner Abbildung (tab. XVIII, fig. 15) als *N. cut.* und *N. pall. I.—III.* Zwei große parallel den Pedalnerven verlaufende „Visceralnerven“, die dem *N. pall. IV dext.* und *sinist.* entsprechen. Dazu zwei hinten median austretende „unpaare“ Nerven, einen *N. intestinalis* und einen „*N. pallialis*“. Ersteren habe ich auch gefunden, letzterer „ist der Nerv für die Mantelorgane“ (1902, p. 632), doch ist weder aus dem Text noch aus der Abbildung zu ersehen, wie er verlaufen soll. Es könnte sich um den *N. genitalis* handeln, den ich ja auch bisweilen gesondert entspringen sah. Auf die älteren Angaben von BLAINVILLE, LEIDY, KEFERSTEIN und FISCHER und CROSSE einzugehen, erübrigt sich, da diese zu dürftig sind, um genauere Vergleiche anzustellen.

Leider muß ich verzichten, auf den feineren Bau des Zentralnervensystems sowie den Faserverlauf innerhalb der Ganglien einzugehen, da das Material für derartige Untersuchungen nicht fixiert war, so daß spezielle Nervenfärbungen resultatlos verliefen. Hinsichtlich der histologischen Elemente dürften indessen kaum neue Ergebnisse rechtzeitig worden sein.

H. Sinnesorgane.

a) Auge.

Das Auge, dessen Lage an der Spitze der oberen Fühler unmittelbar unter der Epidermis aus einem Schnitt (Taf. 2, Fig. 12) erkennbar wird, ist etwa kugelig bis oval. Schon bei mäßig starker Vergrößerung fällt eine nach innen von Pigment- und Sinneszellen gelegene Schicht auf (Taf. 11, Fig. 78), in der wir die Stäbchen der Sehzellen zu erblicken haben. Fig. 79, Taf. 11 mag den feineren Bau der Retina zeigen. Der Raum zwischen je zwei spindelförmigen Sinneszellen wird von mehreren schmalen Pigmentzellen ausgefüllt. Die Stäbchen sind pinselartig angeordnet. Die beigegebenen Abbildungen erübrigen ein genaueres Eingehen, besonders da das Auge der Vaginuliden keine auffallenden Besonderheiten gegenüber dem der Stylommatophoren zeigt, und von P. und F. SARASIN (1899, p. 88—89) das Organ bereits berücksichtigt ist. Über den Augennerv ist schon oben das wichtigste gesagt. Er tritt nicht, wie KELLER angibt, aus dem Ganglion heraus, sondern löst sich schon vom N. olfactorius los.

b) Statocyste.

Die rundlichen Statocysten liegen beiderseits dem vorderen Ende der Pedalganglien an (Taf. 11, Fig. 75). In ihrem histologischen Bau schließen sie sich in allen dem an, was zuletzt für *Helix* von PFEIL (1922) gefunden wurde (Taf. 11, Fig. 80). Zwischen und über einem Syncytium mit kleinen runden Kernen liegen die Riesenzellen mit ihren langen Ausläufern. Ihre Kerne sind schmal, elliptisch, chromatinarm und mit ein bis zwei deutlichen Nucleoli versehen. Diese Zellen tragen die spärlich stehenden Sinneshaare. Die zahlreichen kleinen Statolithen sind oval bis eckig gestaltet. Der Nerv N. staticus verläßt die Statocyste an deren Vorderrande. Eine Präparation desselben ist mir nicht gelungen. An Schnitten läßt er sich ein ganz kurzes Stück verfolgen, doch nicht weiter als bis zu den Fasern des Cerebro-Pedal-Konnektives; bei der außerordentlichen Kürze des letzteren reicht der Nerv also bis zum Hinterende des Cerebralganglions.

c) Geruch, Geschmack und Gefühl.

Da ich kein lebendes Material hatte, konnte ich keine eigenen Untersuchungen anstellen, so daß ich also lediglich in Analogie zu anderen Formen auf den Sitz dieser Sinne schließen kann. Der Sinneskalotte der oberen Tentakel dürfte im wesentlichen

nur eine Riechfunktion zukommen. Ebenso wird die Sinneskalotte der unteren Tentakel vornehmlich diesem Zwecke dienen, wiewohl hier bereits der Tastsinn zum Teil lokalisiert sein mag. Wohl fast ausschließlich Tastorgan aber dürfte der Sinnesknopf des Mundlappens (untere Spalzhälfte der kleinen Kopfanhänge) sein. Ein besonderes Geschmacksorgan scheint auch hier zu fehlen. Sinneszellen an den Mundwülsten und vielleicht auch an den unteren Tentakeln stehen wohl am ehesten im Dienste dieses Sinnes, sofern er überhaupt angenommen werden kann. Daß auch der ganzen übrigen Haut die Fähigkeit der Geruchs- und Gefühls-wahrnehmung zukommt, darf als sicher gelten. Wenn bisher auch bei Vaginuliden speziell an diesen Stellen keine Sinneszellen direkt beobachtet worden sind, so kann ihr Vorhandensein doch bestimmt angenommen werden, da die Nerven bis dicht unter die Epidermis verfolgt werden können.

I. Gefäßsystem.

a) Herz.

Die allgemeine Lage des Herzens zu den übrigen „Pallialorganen“ ist bereits bei der Niere mit erwähnt worden. Das Perikard liegt nach innen, also links und etwas dorsal vom vorderen Nierenzipfel (in der Textfig. 12, s. S. 62, die eine Ansicht von innen darstellt, liegt es rechts) und bildet den vorderen Abschluß des Pallialkomplexes. Die Wandung des Herzbeutels zeigt das normale ganz flache Plattenepithel. Die Mündung des Renoperikardialganges finden wir an der äußeren Seite nach hinten unten zu. Die Kammer zeigt eine etwa keilförmige Gestalt, die Basis pedalwärts bzw. nach innen der Leibeshöhle zugewandt, die Spitze dorsalwärts. Die Vorkammer ist etwa sichelförmig und umgreift von rechts unten her die Kammer. Das Herz hat also eine mehr transversale, nur ganz leicht nach hinten geneigte Stellung, hat also weder die typisch proso-, noch die typisch opisthobranche Lage. Kammer wie Vorkammer weichen in ihrem feineren Bau in keiner Weise von dem sonst bekannten ab. Nach außen werden sie von dem Epithel des Perikards (Peritonealepithel) überzogen. Nach innen findet die Muskulatur, die am Ventrikel wesentlich stärker ausgebildet ist als am Artrium, einen Abschluß durch ein äußerst feines Endothel. Auf das Vorhandensein einer Artrio-Ventrikularklappe (Taf. 11, Fig. 81) ist bereits von SIMROTH (1890, p. 874) hingewiesen worden. Eine Abbildung davon gibt er aber erst später (1914, p. 461, fig. 154). Die

Funktion der Klappe geht aus der Fig. 81 (Taf. 11) ohne weiteres hervor.

b) Arteriellcs System.

An der basalen Fläche der Kammer, fast genau in deren Mitte, entspringen die Arterien (Taf. 11, Fig. 81). KELLER (1902, p. 634) gibt an, daß nicht zwei, wie es auch SIMROTH (1890, p. 875) sagt, sondern vier gleichwertige Äste vom Ventrikel abgehen. Ich kann mich ihm darin nicht ganz anschließen, denn eine genauere Untersuchung hat mir stets zwei größere Hauptäste gezeigt, von denen allerdings jeder fast sofort ein etwas kleineres Gefäß abgibt (Textfig. 26).

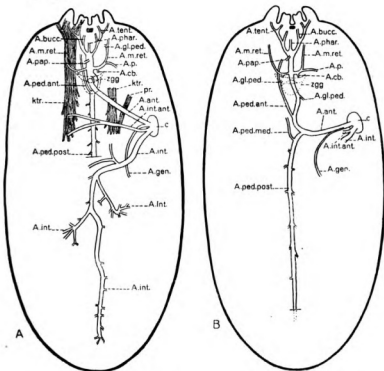
I. Arteria anterior (s. Aorta). Die vordere große Arterie verläuft vom Herzen schräg nach vorn und unten in der Richtung auf das Gehirn zu. Entweder bevor sie dieses erreicht oder unmittelbar nach dem Durchtritt durch dasselbe zwischen Visceral-kette und Pedalganglien, teilt sie sich in zwei etwa gleichwertige Äste. Das einzige bis zu dieser Gabelungsstelle von ihr abgehende Gefäß ist die

1. A. genitalis. Wie schon erwähnt, löst sie sich unmittelbar hinter der Wurzel der A. anterior von dieser los und verläuft schräg nach unten und hinten zu den weiblichen Geschlechtsorganen. Auf ihrem Weg dahin gibt sie einige kleine Seitenästchen an den Kropf ab. Sie legt sich dann dem N. genitalis dicht an und verläuft wie dieser vom Rec. sem. am Ovidukt hinauf zur Eiweißdrüse.

2. A. pedalis posterior. Der eine Ast der A. anterior zieht nach der Gabelung in der medianen Linie am Boden der Leibeshöhle entlang nach hinten. Liegt die Abzweigung unter dem Gehirn (Typus A in Textfig. 26 A), so senkt sich die Arterie bereits etwa in Höhe des Herzens in die ventrale Auskleidung der Leibeshöhle ein, verläuft dort aber ganz oberflächlich und ist bis zum Hinterende des Körpers zu verfolgen. Liegt dagegen die Gabelstelle deutlich hinter dem Zentralnervensystem (etwa in Höhe des Herzens) (Typus B, Textfig. 26 B), dann bleibt die Arterie in ihrem ganzen Verlauf frei. Daß durch dieses verschiedene Verhalten die Lage der großen Pedal-Pallial-Nervenstränge möglicherweise beeinflußt wird, ist oben (S. 92) bereits erwähnt worden. Auf ihrem ganzen Verlauf gibt sie in ziemlich regelmäßigen Abständen Seitenästchen ab, die sich rasch im Gewebe verlieren.

3. A. pedalis anterior. Beim Typus B gibt die A. cephalica kurz nach dem Abgang der A. ped. post. einen zweiten etwas

schwächeren Ast ab, der, wieder der Ventralfläche dicht anliegend, bis zum Pharynx verfolgt werden kann. Er versorgt also die vorderen Teile des Fußes. Beim Typus A entspringt diese A. ped. ant. nicht von der A. cep., sondern von der A. ped. post. unmittelbar nach deren Abzweigung. Das Versorgungsgebiet ist das gleiche.



Textfig. 26. Topographie des Blutgefäßsystems. A) von *Meisenheimeria* alte (Typus A); B) von *Sarasinula plebeja* (Typus B). Das Gefäßsystem ist in den schematischen Umriß eines Tieres eingezeichnet. In A ist der rechte Tentakel-Kopf-Re retraktor nur an seiner Wurzel gezeichnet. In B ist das Intestinalsystem weggelassen. — Vergr. etwa 3:1.

4. *A. pedalis media*. Eine solche ist nur beim Typus B zu finden. Sie geht kurz nach der Gabelung von der *A. ped. post.* ab und versorgt das Gebiet zwischen Spaltung der *A. ant.* und Abgang der *A. ped. ant.*

5. *A. cephalica*. Diese Arterie ist naturgemäß beim Typus A viel kürzer als beim Typus B. Sie verläuft geradlinig nach vorn bis zum hinteren Ende des Pharynx, wo sie sich in drei Äste gabelt. Folgende Gefäße gehen, wie aus der Textfig. 26 A und 26 B zu ersehen ist, teils paarig, teils unpaar von ihr ab.

6. *A. cerebralis dext. et sinist.*, zu den Cerebralganglien. Kleinere Seitenästchen versorgen die Visceral- und Pedalganglien.

7. *A. musculi retractoris dext. et sinist.* Ein nach vorn von der vorigen abbiegender Ast, der die Retraktormuskeln versorgt.

8. *A. penis*. Sie geht von der *A. musc. retr. dext.* ab zu den männlichen Genitalien, verzweigt sich dort und versorgt mit ihren Ästen die verschiedenen Teile des Komplexes.

9. *A. papillaris*. Kurz vor dem Ende der *A. ceph.* wird ein Ast nach oben abgegeben, der zur Radulapapille führt.

10. *A. pharyngealis*, die mediane unpaare Fortsetzung der *A. ceph.*, die den vorderen Teil des Pharynx versorgt.

11. *A. tentacularis dext. et sinist.* Sie gehen zu beiden Seiten der vorigen ab und verlaufen fast geradlinig zu den Tentakeln, in die sie mit je einem Ast eintreten. Ob sich der Ast des unteren Tentakels noch ein zweites Mal gabelt für die beiden Teile desselben, konnte ich nicht ganz sicher ermitteln, doch glaube ich, ein solches annehmen zu können.

12. *A. buccalis dext. et sinist.*, zwei kleine Gefäße, die sich von den vorigen loslösen und zur Mundöffnung gehen.

13. *A. glandulae pedalis*. Während die eben genannten Zweige der *A. ceph.* in beiden Typen hinsichtlich ihrer Wurzeln ziemlich gleich angetroffen werden, gilt dies nicht für die *A. gland. ped.* In Typus B geht diese bereits ab, ehe das Gehirn erreicht ist. Bei Typus A dagegen löst sie sich erst von der *A. musc. retr. dext. los.* Dies wechselnde Verhalten findet in der verschiedenen Form der Fußdrüse seine Erklärung. Das Gefäß geht stets zum blinden Ende der Drüse, wo es an den oben (S. 41) näher geschilderten exkretorisch tätigen Bezirk herantritt. Da nun die Fußdrüse bald ein gerader, gestreckter Schlauch, bald mehr oder weniger gewunden ist, wird ihr Ende in der Lage wechseln und damit natürlich auch die Arterie. Nun trifft aber eine gerade Drüse nicht notwendigerweise mit einer Gefäßanordnung des Typus B zusammen, und ebenso nicht eine gewundene mit Typus A. Also wird auch innerhalb der sonst gültigen Verteilung nach den beiden Typen die Lage der *A. gland. ped.* noch wechseln. Außer diesen Gefäßen treten noch einige kleinere zur Fußdrüse, aber

stets nur an deren drüsigen Teil. Solche gehen bald von der A. ped. ant. oder A. musc. retr. sinist. oder auch von der A. cep. ab, in wechselnder Zahl und Anordnung. Ich habe es deshalb unterlassen, sie besonders zu benennen.

II. *Arteria posterior* (s. *intestinalis*). Die zweite große Arterie, die das Herz verläßt, verläuft zunächst schräg nach hinten bis zum Vorderende des Magens ziemlich dorsal zwischen den Lappen der Mitteldarmdrüse, geht dann zwischen Kropf und Pylorus nach der Ventralseite des Magens, und weiter zu der Zwitterdrüse und in die Lappen der hinteren „Leber“. Auf ihrem Wege gibt sie zahlreiche kleinere und größere Äste an die einzelnen Teile des Intestinalsackes ab (Textfig. 26). Unter diesen Zweigen tritt einer etwas hervor, den man deshalb besonders bezeichnen könnte als *A. intestinalis anterior*. Sie löst sich unmittelbar hinter der Wurzel der A. post. los, zieht dann ein wenig schräg nach vorn und versorgt die vordersten Lappen der vorderen Mitteldarmdrüse sowie die in dieser eingebettete Darmschlinge.

c) Venöses System.

Das venös gewordene Blut sammelt sich dann wieder in bestimmten Sinus, von denen man besonders vier längsverlaufende unterscheiden kann (Textfig. 27).

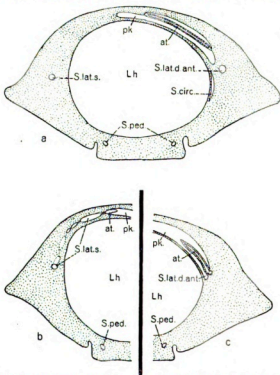
1. *Sinus pedalis dext. et sinist.* Die ganze Länge des Fußes durchzieht beiderseits je ein großer Sinus. Er nimmt einmal Äste von den *Soleolae* her auf (Taf. 1, Fig. 10) und steht andererseits durch Gefäße mit den lateralen Längs- sowie dem Ringsinus in Verbindung (Taf. 1, Fig. 3).

2. *S. lateralis sinister.* In der linken Seitenwand des Körpers zieht ebenfalls ein Sinus längs durch das ganze Tier. Etwa in Höhe des Herzens geht senkrecht nach oben ein Sinus ab, der über den Rücken hinweg zum vorderen Zipfel des Vorhofes zieht (Textfig. 27b). Man könnte diesen zum Atrium führenden Ast mit KELLER (1902, p. 635) als „Vene“ bezeichnen, doch unterscheidet er sich im Bau in keiner Weise von dem Längssinus.

3. *S. lateralis dexter posterior.* Dem linken Sinus entsprechend finden wir auch auf der rechten Seite einen solchen. Hier liegt er weiter rückwärts zwischen Rektum und Ureter IV., weiter nach vorn zwischen Niere und Ureter I.—III. eingezwängt, tritt dann unter dem Nierenporus hindurch und öffnet sich in den hinteren Zipfel des Vorhofes (Textfig. 13, s. S. 63). KELLER (l. c.)

bezeichnet den Sinus als „Lungenvene“. Da eine funktionierende Lunge fehlt, ist die Bezeichnung unzweckmäßig, und wir wollen die Blutbahn besser einfach als Sinus bezeichnen.

4. *S. lateralis dexter anterior*. Auch in der vorderen Hälfte der rechten Körperseite liegt ein Längssinus, der jedoch



Textfig. 27. *Meisenheimeria alte*. Querschnitte durch die Gegend des Herzens; a) durch das vordere Atrium; b) durch die Mündung des Sinus lateralis sinister; c) durch die Mündung des Sinus lateralis dexter anterior. Vergr. 29:1.

nicht wie der linksseitige ohne Unterbrechung bis zum Körperende führt. Er mündet vielmehr gesondert in den Vorhof etwa am Kehrpunkt der konvexen Seite (Textfig. 27 c).

5. *S. circularis*. Zu diesen Längssinus tritt dann noch ein Ringsinus, der zwischen den Bündeln des die Leibeshöhle auskleidenden *M. circularis* liegt. Er empfängt das Blut aus der

Leibeshöhle durch zahlreiche Poren, „Stomata“ (Taf. 1, Fig. 10), und leitet es weiter zu den Sinus laterales.

Zu diesen Hauptstämmen kommen dann zahllose kleinere, die besonders von den Seitensinus aus zur Körperoberfläche zu verfolgen sind. Daß dieser außerordentliche Gefäßreichtum des Notums mit der Hautatmung der Vaginuliden in engste Beziehung zu bringen ist, bedarf keiner weiteren Begründung (s. S. 23, 69).

Über den feineren Bau der Gefäße kann ich dem schon Bekannten nichts Neues hinzufügen. Die Arterien sind, soweit sie eigenwandig sind, außen mit den großen blasigen Bindegewebszellen (LEYDIG'sche Zellen) und Muskeln besetzt. Auf die eigenartige Sphinkterenbildung in den Sinus ist erstmalig von SIMROTH (1890, p. 893) hingewiesen worden. Er fand sie nur in den beiden Sinus pedales, doch wurden sie von P. und F. SARASIN (1899, p. 90) auch für alle anderen Gefäße der Körperwand nachgewiesen. Zugleich gaben sie genaue Abbildungen. KELLER (1902, p. 635) gibt den Sphinkter außer den zirkulären noch radiäre Muskeln an. Ich muß gestehen, daß es mir nirgends gelungen ist, solche radiäre Fasern einwandfrei festzustellen, doch kann ich ihr Vorhandensein nicht völlig in Abrede stellen. Sicher ist aber, daß sie nur in ganz geringer Zahl auftreten.

Über die Bedeutung dieser Sphinkteren wird sich ohne experimentelle Untersuchungen kaum etwas Sicheres aussagen lassen. KELLER und in ähnlichem Sinne auch P. und F. SARASIN sehen darin Einrichtungen, die den Venenklappen der Wirbeltiere gleichzusetzen seien. Mir scheint jedoch die von SIMROTH (1914, p. 476) ausgesprochene Ansicht verständlicher zu sein. Er bringt sie mit der Hautatmung in Zusammenhang, indem „die Sphinkter — wie geschaffen“ sind, „das Blut nach Bedarf gegen das Epithel zu drängen“ (l. c.). Wenn dies vielleicht auch nicht nur „nach Bedarf“ geschieht, sondern regelmäßig, so stimme ich jedenfalls SIMROTH bei.

Überblicken wir zum Schluß noch einmal kurz nur die Hauptergebnisse, so wäre festzustellen:

1. Die verschiedenen Arten der Familie gleichen sich in ihrem Bau außerordentlich, und wo Verschiedenheiten auftreten (vom Penis abgesehen) betreffen sie nur größere Gruppen (nicht Arten).

2. Die „Lunge“ ist physiologisch funktionslos und zu einem reinen Harnleiter geworden. Die Vaginuliden sind

3. reine Hautatmer. Zu diesem Zwecke ist nicht nur die Haut (Plattenepithel, Drüsenmangel), sondern auch das Gefäßsystem (Sphinkteren) weitgehend angepaßt.

4. Das Zentralnervensystem ist stark konzentriert, läßt aber gleichwohl in der Visceralkette die einstige Gliederung erkennen.

5. Die Fußdrüse besitzt neben der sekretorischen Funktion in geringem Maße auch eine exkretorische.

V. Systematik.

Eine Zusammenstellung sämtlicher bis dahin bekannten Vaginula-Arten, die HEYNE MANN (1885, p. 327—330) gab, umfaßte bereits 74 Namen. Die 8 Jahre später erscheinende Check-List COCKERELLS (1893) zählt 140 Arten auf, und HEYNE MANN'S zweite Aufstellung (1906) bringt die Zahl auf 164. Seitdem aber hat sich diese um 81 Arten vermehrt, so daß wir heute also im ganzen 245 Spezies mit 10 Variationes kennen. Die seit 1906 hinzugekommenen Namen mögen zunächst, wie bei HEYNE MANN (1906) nach geographischen Gebieten geordnet, aufgeführt werden.

Molukken:

- 1918, leydigi var. celebensis SIMROTH, S.-O.-Celebes.
- 1918, leydigi var. keiana SIMROTH, Kei-Inseln.
- 1918, rufiglandula SIMROTH, Celebes, Boëton.
- 1918, rufiglandula var. rufescens SIMROTH, Celebes, Roessebi.

Kleine Sunda-Inseln:

- 1918, creophila SIMROTH, Lombok, Sapit.
- 1918, signata SIMROTH, Lombok, Sadjang, Swela.
- 1918, signata var. signatior SIMROTH, Lombok, Swela.
- 1918, svelana SIMROTH, Lombok, Swela.
- 1918, variegatula SIMROTH, Lombok, Swela.

Südsee-Inseln:

- 1918, levucana SIMROTH, Viti, Levuca.
- 1918, samoana SIMROTH, Samoa, Apia.
- 1918, tahitiana SIMROTH, Tahiti, Papeete.

Seychellen-Inseln:

- 1913, braueri SIMROTH, Silhouette.
- 1913, plana SIMROTH, Silhouette.

Madagaskar:

- 1913, densinerva SIMROTH, O.-Madagaskar, Fénériver.
- 1913, excisa SIMROTH, O.-Madagaskar, Sakana.
- 1918, geayi GERMAIN, Fihérénana.

- 1913, grandidieri var. goudoti SIMROTH.
 1914, hovarum ROBSON, Tamatave.
 1913, laevimarginata SIMROTH, Majunga.
 1913, lilacina SIMROTH, O.-Madagaskar, Sakana; Ste. Marie.
 1913, madagascariensis SIMROTH, Aloatra-See.
 1920, ocellata ODHNER, Tamatave.
 1913, ochracea SIMROTH, S.-O.-Madagaskar, Fiananarantsoa.
 1913, plateia SIMROTH, Madagaskar; Nossi-Bé.
 1913, tetragonalis SIMROTH, Nossi-Bé.

Comoren:

- 1913, lactea SIMROTH, Mohéli.
 1913, voeltzkowi SIMROTH, Mohéli.
 1913, voeltzkowi var. montana SIMROTH, Groß-Comoro
 La Grille.
 1913, voeltzkowi var. obtusiglans SIMROTH, Mohéli.
 1913, voeltzkowi var. acutiglans SIMROTH, Mohéli.

Ost- und Süd-Afrika:

- 1912, atrolimbata SIMROTH, Marucco b. Bucoba.
 1913, brauni SIMROTH, Brit.-O.-Afrika, Kibwezi.
 1911, gaillardi GERMAIN, Tchad-See.
 1912, grisea SIMROTH, Busu Uganda.
 1912, insularis SIMROTH, Bussiro b. Bucoba.
 1913, kitotoënsis SIMROTH, Kwa-Kitoto.
 1913, lamuensis SIMROTH, Insel Lamu.
 1912, leptopus SIMROTH, Daressalam.
 1910, nilotica COCKERELL, Khartum, Hillet al Nâwer.
 1906, roccati POLLONERA, Ruwenzori.
 1913, vosseleri SIMROTH, Amani.

West-Afrika:

- 1918, chevalieri GERMAIN, Kongo-Becken.
 1908, gravieri GERMAIN, St. Thomé (Typus für das Sub-
 genus *Pseudoveronicella* GERMAIN).
 1893, thomensis GIRARD, St. Thomé¹⁾.

Nord- und Zentral-Amerika, Westindien:

- 1913, buergeri SIMROTH, St. Domingo.
 1914, mexicana var. betheli COCKERELL, Guatemala.
 1913, nesiotis SIMROTH, Jamaica.
 1905, schivelyae var. bahamensis DALL, Bahama Nassau¹⁾.

1) Fehlt in der HEYNEMANNschen Liste von 1906.

Östliches Süd-Amerika:

- 1913, abbreviata SIMROTH, Sta. Catharina, Brasilien.
- 1922, absumpta COLOSI, Paraguay, Asuncion.
- 1913, affinis SIMROTH, Paraguay.
- 1913, albonigra SIMROTH, Sta. Catharina, Brasilien.
- 1922, americana COLOSI, Brasilien.
- 1922, attenuata COLOSI, Carandasinho, Brasilien.
- 1922, borelliana COLOSI, Argentinien, Bolivia.
- 1913, calcifera SIMROTH, Rio Branco.
- 1913, deltae HOLMBERG, Argentinien.
- 1922, difficilis COLOSI, Argentinien.
- 1922, erinacea COLOSI, Argentinien.
- 1913, grisea SIMROTH, Sta. Catharina, Brasilien.
- 1913, heynemanni SIMROTH, Porte Alegre, Brasilien.
- 1922, laurentiana COLOSI, Argentinien.
- 1913, missionum HOLMBERG, Posodas.
- 1913, pallens SIMROTH, Sta. Catharina, Brasilien.
- 1913, pterocaulis SIMROTH, Merida, Brienco, Venezuela.
- 1859, reclusa ALLEMÃO, Rio de Janeiro¹⁾.
- 1922, robusta COLOSI, Urucum, Brasilien.
- 1913, salamandra HOLMBERG, Parana, Argentinien.
- 1913, tucumana HOLMBERG, Tucuman, Brasilien.

Westliches Süd-Amerika:

- 1908, aequatoriensis GERMAIN, Alausi, Ecuador.
- 1910, alausiensis GERMAIN (für aequatoriensis gesetzt).
- 1913, alticola SIMROTH, Paramo Cruz Verde, Columbien.
- 1913, columbiana SIMROTH, Bogota, Columbien.
- 1913, cordillerae SIMROTH, Argelia, Columbien.
- 1922, esilicaulis COLOSI, Balzar, Vines, Ecuador.
- 1922, festae COLOSI, Pun, Ecuador.
- 1913, fuhrmanni SIMROTH, Morron, Zentral-Cordilleren.
- 1913, longicaulis SIMROTH, Sibaté, Columbien.
- 1922, lugubris COLOSI, Quito, Huaco, El Troje, Ecuador.
- 1913, minuta SIMROTH, Columbien, Ecuador.
- 1913, montana SIMROTH, West-Cordilleren, Columbien.
- 1913, prismatica SIMROTH, Angelopolis, Columbien.
- 1922, propinqua COLOSI, Pun, Ecuador.
- 1922, pulchra COLOSI, Ecuador.
- 1913, punctata SIMROTH, La Union Chingasa, Columbien.

1) Fehlt in der HEYNEMANNschen Liste von 1906.

1908, *riveti* GERMAIN, La Galia, Ecuador.

1913, *rufescens* SIMROTH, Angelopolis, Columbien.

1913, *varians* SIMROTH, West-Cordilleren, Columbien.

Genus *Vaginina* SIMROTH 1897.

1913, *conradti* SIMROTH, Togo, Bismarckburg.

1913, *togoënsis* SIMROTH, Togo, Bismarckburg.

Außerdem kommen für die folgenden Betrachtungen noch in Frage:

1909, *seurati* GERMAIN sine descript. Tahiti.

Sowie folgende unbekannte Stücke:

1858, spec. TEMPLETON, Ratnapoora.

1878, spec. NEVILL, Ponsée.

1882, spec. STREBEL und PFEFFER, Chile.

1888, spec. SMITH, Dominica.

1895, spec. vel mexicana var. COCKERELL, Honduras.

1895, spec. vel punctatissima subspec. COCKERELL, Panama.

1897, spec. COCKERELL, Caporo, Trinidad.

1897, spec. COCKERELL, Dominica.

1897, spec. COLLINGE, Chile.

1902, spec. COLLINGE, Johor Biserat.

1910, spec. PILSBRY und BROWN, Jamaica.

1913, spec. SIMROTH, Nossi-Bé.

1913, spec. an var. SIMROTH, Columbia.

Die älteren Arten nun — bis etwa zum Jahre 1885 — sind, mit wenigen Ausnahmen (*taunayi*, *floridana*, *moreleti*, *occidentalis*, *mexicana* und *templetoni* [nur mit einigen wenigen anatomischen Angaben]), nur nach dem Äußeren beschrieben, wobei häufig die Beschreibung der Sohle mit ihren Soleolae die halbe Diagnose ausmacht, wiewohl es sich dabei um ein Familienmerkmal handelt. Die Angaben über die äußere Gestalt sind meist so unscharf, daß wenig damit anzufangen ist, und genauere Maße, besonders auch exakte Angaben über die Lage des weiblichen Genitalporus, werden fast nie gegeben. Es bleibt also nur die Farbe, die ein Wiedererkennen möglich machen könnte. Ich habe nun bereits an anderem Ort (GRIMPE und HOFFMANN 1924) ausführlich dargetan, daß eine Vaginula nur nach äußeren Merkmalen nicht sicher charakterisiert werden kann. Gestalt und Umriß des Tieres hängen zu stark von der Art des verwendeten Fixierungsmittels ab, ebenso Skulptur und Beschaffenheit des Notums. Größen

angaben haben nur im Zusammenhang mit der Angabe des Grades der Geschlechtsreife einen Zweck. An Hand umfangreicher Tabellen habe ich dort gezeigt, daß es zweckmäßiger ist, nicht nur die wirklichen Maße anzugeben, sondern auch deren Verhältniszahlen, und zwar Längen-Breiten-Index (Länge des Notums zur Breite [Bandmaß]), Querindex des weiblichen Porus (sein Abstand von der Fußrinne zur Hyponotumbreite) und Längsindex des weiblichen Porus (sein Abstand vom Notumvorderrand zu dem vom Notumhinterrand). Sohlenlänge und -breite oder deren Verhältnis anzuführen, ist zwecklos, da beide Maße wegen der starken Kontraktilität zu inkonstant sind. Die neueren Untersuchungen haben allerdings ergeben, daß die Sohlenbreite im Verhältnis zur Hyponotumbreite eine gewisse Bedeutung für die Charakterisierung gewinnen kann, so daß man also den früher geforderten Maßangaben noch ein ungefähres Durchschnittsmaß der Sohlenbreite zufügen sollte. Die wichtigsten Maße sind aber die für die Poruslage, und es ist das Verdienst HEYNEMANNs, obgleich er sonst noch eine Beschreibung nur nach dem Äußeren für genügend erachtet, doch auf ihre Bedeutung als erster hingewiesen zu haben. Sie kommen allerdings weniger für die Artdiagnose, wohl aber für Charakterisierung der Gattungen in Frage. Und endlich kann auch nicht die Farbe der Tiere als sicheres Speziesmerkmal gelten. Zunächst kann ja der Alkohol die Farbe stark beeinflussen (die meisten Diagnosen sind nach Alkoholexemplaren gegeben), besonders nach jahrelangem Aufenthalt in der Flüssigkeit. Ein besonders krasses Beispiel sei zum Beweis angeführt. SEMPER gibt die Farbe seiner *V. andreana* mit weiß an (1885, p. 321). Ich konnte das Originalstück aus dem Kopenhagener Museum untersuchen. Die Form des männlichen Genitalapparates wie auch die ganze übrige Anatomie verwies das Stück ohne jeden Zweifel zu *Sarasinula* (*Vaginula*) *plebeja* (s. auch S. 191), deren Notum aber braun und mit verstreuten schwarzen Strichen und Punkten gezeichnet ist. Das Stück war 1863 gesammelt und also nach 20 Jahren völlig gebleicht. Andererseits ist die von dem gleichen Autor (1885, p. 304) beschriebene *V. langsdorfi*, obwohl sie 10 Jahre länger in Alkohol gelegen hat, noch ziemlich gut erkennbar gefärbt und gezeichnet. Bei den späteren SIMROTHschen Farbangaben kommt noch als erschwerendes Moment hinzu, daß dieser Autor die Farben meist „rekonstruiert“, wobei natürlich zweifelhaft bleiben muß, wieweit er dabei der Wirklichkeit nahe kommt. Der zweite wesentliche Punkt aber, der das

in Rede stehende Merkmal stark beeinflußt, ist der Umstand, daß wir so gut wie noch nichts über die Umfärbung im Laufe einer Individualentwicklung kennen und wie stark eine normale Umfärbung durch äußere Faktoren, wohl vornehmlich klimatischer Art, beeinflußt werden kann. Wie sehr die Färbung ein und derselben Art variieren kann, zeigt deutlich genug die Tafel XIII in SIMROTHS Bearbeitung der afrikanischen Vaginuliden (1913 A), auf der kaum zwei Tiere als zusammengehörig betrachtet werden können. Wir müssen also feststellen, daß irgendeine Vaginulide, die nur nach dem Äußeren diagnostiziert ist, nicht sicher wiedererkannt werden kann. Man wird also solche Arten am besten streichen, falls die Typstücke nicht mehr vorhanden sind oder, wenn sie noch in Museen stehen, nicht einer anatomischen Untersuchung zugänglich gemacht werden. Trotzdem ziehe ich in einigen Fällen einen anderen Ausweg vor, indem ich derartig ungenügend beschriebene Arten nur neu charakterisiere, auch wenn ich nicht den Typus vor mir gehabt habe. Die genauere Begründung zu diesem Schritt wird dann im einzelnen Falle näher ausgeführt.

Obwohl nun auch später eine ganze Reihe Arten nur nach äußeren Merkmalen beschrieben werden, so wird dennoch in der Mehrzahl der Fälle die innere Anatomie berücksichtigt und speziell die Gestalt der männlichen Endwege zur Artcharakteristik herangezogen, nachdem SEMPER (1885) zum ersten Male diesen Weg beschritten hatte. Ich halte nun dieses Speziesmerkmal für das typischste und damit brauchbarste, da dabei „der anatomische Artbegriff, am schärfsten mit dem biologisch-physiologischen Artbegriff der ja doch allein volle Berechtigung haben kann, zusammenfällt“ (GRIMPE und HOFFMANN 1924, p. 348). Allerdings muß man auch hierbei noch vorsichtig sein. SIMROTH schreibt zwar, die Penisgestalt habe etwas sehr Starres (1913 A, p. 155). Dem kann ich mich aber nicht so ganz anschließen. Das Begattungsglied der Vaginuliden, ein stark muskulöses und mit zahlreichen Blutlakunen durchsetztes, also relativ weiches Gebilde, wird bei konservierten Tieren wenigstens in seiner Form mancherlei Schwankungen unterworfen sein. Bald wird es unnatürlich stark kontrahiert sein und zum Teil andere Umrisse zeigen, als eine normal kontrahierte Rute. Zudem können in diesem Zustand Falten oder leistenartige Gebilde auftreten, die sonst fehlen. Bald mag es bei den krampfhaften Todesbewegungen Knickungen erfahren, die normalerweise nicht vorhanden sind. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß das Organ stets einer genauen Untersuchung unterworfen

werden muß, um Anzeichen erkennen zu können, die auf einen solchen unnatürlichen Zustand hindeuten. Ein ziemlich sicheres Kriterium hierfür gibt aber unter anderem der Verlauf des Vas deferens im Begattungsglied und dessen Öffnung nach außen. Natürlich ist zu dieser Feststellung die Verwendung aufhellender Medien nötig. SEMPER, der nur nach den äußeren Konturen ging, ist deshalb wiederholt einem Irrtum verfallen (s. auch in der Einzeldarstellung), was um so verzeihlicher ist, da er überhaupt zum ersten Male die männlichen Genitalien berücksichtigte. Verwunderlicher muß es aber mitunter sein, wenn SIMROTH, der mit Recht als der beste Kenner der Vaginuliden galt, noch in seinen letzten großen Arbeiten über die Gruppe Arten aufstellte, deren Ruten sich nur in ganz minutiösen Einzelheiten voneinander unterscheiden, die eine Untersuchung im aufgehellten Zustand aber zweifellos als zusammengehörig ergeben hätte. Wir kommen bei der Besprechung der Arten darauf zurück. Vorausgreifend sei nur erwähnt, daß schon eine sorgfältige Durcharbeitung der Beschreibungen dieses Organs und ein Vergleich der Abbildungen eine ganze Zahl von Arten als identisch erkennen läßt. Ist aber schon bei der Untersuchung der Tiere im erwachsenen, geschlechtsreifen Zustand Vorsicht in der Beurteilung der Befunde nötig, so gilt dies noch viel mehr für jugendliche Stücke. Auf keinen Fall sollte eine Art aufgestellt werden, falls nur unreife Exemplare vorliegen. Es ist dies leider mehrfach besonders von SIMROTH getan worden. Zugegeben, daß man ihm hierüber ein Urteil zu- trauen durfte, so stehe ich gleichwohl nicht an, eine Anzahl solcher von ihm krätierter Arten einzustreichen, sofern ich genügend Gründe dafür anführen kann.

Zu diesem wichtigsten Artmerkmal treten dann noch ein paar weitere, so z. B. die Leber-Darm-Topographie und der Verlauf der Pedalnervenstränge. Doch kommt ihnen wiederum mehr Genus- als Artcharakter zu. Für das Einzelne kann auf den anatomischen Teil verwiesen werden. So kommen wir also zu dem Schluß, daß einzig und allein die genaue Beschreibung des Penis und der Mündungsstelle des in ihm verlaufenden Vas deferens zur sicheren Wiedererkennung der Art genügen kann. Es ist ohne weiteres klar, daß auch Angaben über Gestalt, Größe und Farbe und weitere anatomische Einzelheiten in der Diagnose enthalten sein müssen; aber allein genügen sie nicht. Es muß also jede Beschreibung ohne dieses eine Merkmal als ungenügend gelten und sollte bis zur Nach- oder Neuuntersuchung

des Typs gestrichen oder wenigstens als spec. spur. angesehen werden.

Wird also auf Grund dieser Erörterungen allein schon zweifellos eine große Anzahl der „Arten“ wegfallen müssen, so wird die folgende Einzeldarstellung tatsächlich zu diesem Ziele führen. Andererseits finden wir darin eine Erklärung, weshalb die Zahl der Arten überhaupt so steigen konnte. Es ließen sich eben unschwer Punkte finden, auf Grund deren man die Art als neu aufstellen zu können glaubte. Dazu kommt noch die zwar nirgends ausgesprochene, gleichwohl aber oft deutlich hervortretende Annahme, daß neue Fundorte, die von bisher bekannten weit entfernt waren, leichter an eine neue Spezies glauben ließen, und daß zwei verschiedene Erdteile unmöglich dasselbe Tier beherbergen können. Wenn auch zugegeben werden muß, daß diese letztere Ansicht im allgemeinen zutrifft, so werde ich gleichwohl zeigen können, daß eine Art über sehr weite Strecken verbreitet sein kann. Unterstützt wird dann diese Ansicht noch durch die bei den drei Namenlisten (HEYNEMANN 1885 und 1906; COCKERELL 1893) angewendete geographische Einteilung. Da es bis dahin nicht gelungen war, die Familie in Gattungen aufzulösen, war ja dieser Weg auch der beste. Es fehlt nicht an Versuchen, eine generische Trennung herbeizuführen. SEMPER, der sich an Hand reichlichen Materials vergeblich bemühte, eine solche Aufteilung vorzunehmen, greift schließlich „auf die Zusammenstellung nach Kontinenten aus Zweckmäßigkeitsgründen“ (1885, p. 292) zurück. SIMROTH tritt dann 1893 mit einem Vorschlag hervor, bei welchem er die Penisform und Mündung des Vas deferens zu einer Gruppenbildung heranzieht (Phyllocaulier, mit Hüllblatt, Pleurocaulier, Rute mit seitlicher, Acrocaulier, solche mit endständiger Öffnung). Er unterläßt dann aber eine Anwendung. 1913 greift er bei der Bearbeitung der neotropischen Nacktschnecken darauf zurück und stellt die vier Gruppen der Phyllocaulier, Cylindrocaulier, Choanocaulier und Brevicaulier auf, unterläßt aber wieder die strenge Durchführung. COLOSI (1922) erkennt nur die erste Gruppe an. Die übrigen drei „non possono servire ad una classificazione naturale perchè i gruppi si interferirebbero“ (p. 483). Er stellt sie deshalb, zu der Gruppe der Monocaulier zusammengefaßt, den Phyllocauliern gegenüber. Beide zusammen bilden dann nach ihm (p. 486) die Gruppe Latipes, der eine zweite Gruppe Angustipes entgegengestellt wird. Ich kann dem Autor nicht beipflichten. Abgesehen davon, daß die Maße der so außerordentlich kontrak-

tilen Sohle viel zu starken Schwankungen unterworfen ist, läßt sich keine scharfe Grenze zwischen beiden ziehen. Die folgenden Ausführungen werden zeigen, daß ich doch auf die SIMROTHsche Einteilung mehr oder weniger zurückkomme. Kam es also im amerikanischen Gebiete zu keiner genauen Durchführung einer Klassifizierung, so hat im afrikanischen Bezirk SIMROTH (1913 A) eine solche vorgenommen. Schon früher (1897 A, p. 154) hat er das „Genus Vaginina (ohne Pfeildrüse; Westafrika)“ aufgestellt. Das etwas ältere Subgenus *Imerinia* COCKERELL (1891, p. 219) entbehrt exakter Begründung und kann ohne Bedenken gestrichen werden. GERMAIN (1908, p. 59) endlich stellt das Genus *Pseudoveronicella* auf. Wie schon SIMROTH (1913 A, p. 195) schreibt, muß dieses zu einer in Afrika ziemlich verbreiteten Gattung *Pleuroprocta* gezogen werden und könnte dort höchstens als Subgenus stehen. Als Basis für die Klassifikation verwendet SIMROTH (1913 A) im wesentlichen den Penis mit seiner wechselnden Gestalt (*Desmocaulis*, *Eleuthero-caulis*, *Prismatocaulis* usw.), nur zwei (*Drepanoprocta* und *Pleuroprocta*) charakterisiert er nach Lage und Gestalt der Afteröffnung. Für die indomalayisch-polynesischen Formen endlich haben wir (GRIMPE und HOFFMANN 1924; 1925) eine generische Trennung angestrebt, die im wesentlichen auf die Gestalt des Penis und seiner Mündung sowie auf der Lage des weiblichen Genitalporus (dem Querindex nach) basiert (*Meisenheimeria*, *Vanigula*, *Semperula*, *Sarasinula*). Alle diese Versuche kranken aber daran, daß sie stets nur einen bestimmten geographischen Bezirk als Ausgangspunkt nahmen, also keine allgemeine Gültigkeit gewinnen konnten, so daß immer noch das einzige Genus *Vaginula* besteht. Es soll nun eben Aufgabe dieser Betrachtungen sein, eine alle Gebiete gleichmäßig berücksichtigende Einteilung anzustreben. Es mag gleich hier erwähnt werden, daß das System, das ich glaube aufstellen zu können, absolut nicht den Anspruch auf Vollständigkeit und endgültige Fassung machen will und es auch nicht kann. Dazu wäre es nötig, sämtliche bisher beschriebenen Arten im Original vor sich zu haben und sie anatomisch zu untersuchen. Eine Forderung, die ich nicht im entferntesten erfüllen kann, da mir das Material des Londoner und Pariser Museums gar nicht vorliegt und ich auch das in deutschen Museen befindliche nur zum Teil untersuchen konnte. Trotzdem soll der Versuch gewagt werden in der Hoffnung, damit wenigstens eine brauchbare Basis für eine Weiterarbeit zu schaffen.

Bevor ich mich diesem Versuch zuwende, soll darauf hingewiesen werden, daß der Gattungsname *Vaginula* und nicht *Veronica* anzuwenden ist. Ich habe anderen Orts (GRIMPE und HOFFMANN 1924, p. 373; 1925), die Gründe dafür kurz angeführt und will nur wiederholen: „BLAINVILLES Originaldiagnose (1817, p. 442) ist falsch, jedenfalls nicht für *Vaginula* zutreffend. Sie bleibt es auch trotz aller Berichtigungsversuche BLAINVILLES“. FÉRUSAC hat den Namen *Vaginulus* aufgestellt (1821, p. 13). Nach FISCHER (1871, p. 148) ist dieser „nom fautif, qu'on doit changer en *Vaginula*“ bereits von LATREILLE 1825 geändert¹⁾ und seitdem fast regelmäßig gebraucht worden.

Es ist nun notwendig, alle bisher beschriebenen Arten auf ihre Gültigkeit hin zu prüfen. Aus Zweckmäßigkeitsgründen kann ich mich dabei nicht an HEYNEMANNS Liste von 1906, die hier eingangs vervollständigt wurde, halten, sondern muß schon von vornherein Gruppen zusammenfassen, die sich dann erst im Laufe der Darstellung als zusammengehörig herausstellen werden. Ich gehe dabei von den von uns (GRIMPE und HOFFMANN 1924) aufgestellten Genera aus, doch sollen dabei gleichzeitig alle Erdteile berücksichtigt werden. Neue Gattungen sollen zunächst nur kurz charakterisiert, ihre endgültige Diagnose aber erst bei den zusammenfassenden Erörterungen gegeben werden. Hinsichtlich der indo-australischen Spezies kann ich im allgemeinen auf unsere früheren Ausführungen (1924) verweisen.

A. *Meisenheimeria* GRIMPE und HOFFMANN 1924.

(*Meisenheimeria* s. str. GRIMPE und HOFFMANN 1924, p. 375, 387.)

Das Genus ist charakterisiert durch den Querindex des weiblichen Porus mit dem Werte 4—5, die von ihrem Ursprung an divergierenden Pedalnervenstränge, durch die Lage der vorderen Darm-schlinge vor der „Leber“ und durch den zylindrischen (acrocaulen) Penis mit einem Ringwulst und terminaler Öffnung.

1) FISCHER gibt die Arbeit nicht genau an. Ich habe nun von LATREILLE aus dem Jahre 1825 nur die Arbeit „Familles naturelles du règne animal etc.“ auffinden können. Aus dem dort p. 173 angeführten französisierten Namen „Vaginule“ ist aber nicht das Geschlecht zu erkennen. FISCHER und CROSSE (1875, p. 671 Anm. 4) schreiben, daß „Hermansen attribue cette rectification à Latreille en 1825“, stellen aber dann ebenfalls nur die „noms génériques — — francisés“ fest. Jedenfalls schreiben BLAINVILLE (1828, p. 428) und DESHAYES (1830, p. 96⁸⁾ bereits *Vaginula*.

I. *M. alte* FÉRUSAC 1821 (emend. SEMPER 1885).

Vaginulus Alté FÉRUSAC 1821, p. 14; 1823, p. 96x, tab. VIII A, fig. 8, VIII B, fig. 6; *Vaginula alte* FISCHER 1871, p. 157¹⁾.

(Hab: Pondichery [Ostküste Vorderindiens].)

Mit dieser Art sind synonym die folgenden:

1. *M. frauenfeldi* SEMPER 1885.

Vaginula Frauenfeldi SEMPER 1885, p. 324—325, tab. XXVII, fig. 32.

(Hab: Madras [Ostküste Vorderindiens].)

Bemerk: Diese Art ist die älteste anatomisch untersuchte des Ostgebietes, die sicher zu diesem Genus gehört. Die zunächst bestehenden Unklarheiten der Originalbeschreibung konnte ich durch Nachuntersuchung der im Berliner Museum befindlichen Typstücke beseitigen. Sie besitzt als wichtigstes Artmerkmal einen langen schlanken Penis, der einen subbasalen Ringwulst trägt (Taf. 5, Fig. 45b, 4). — Nun hat bereits der Autor selbst und nach ihm COCKERELL (1893, p. 193, 215) auf die mögliche Identität mit *V. alte* hingewiesen. Die Angaben der Farbe weichen zwar bei beiden Autoren nicht unbeträchtlich voneinander ab. Zahlreiche Stücke von Madras (aus dem Senckenbergischen Museum) aber stimmen in der Farbe vollkommen mit *V. alte* überein, weichen dagegen in der Anatomie in keinem Punkte von *V. frauenfeldi* ab. Ich nehme deshalb mit Bestimmtheit an, daß eine anatomische Prüfung der FÉRUSACschen Originale (Museum Paris) die Übereinstimmung beider Arten ergeben wird und ziehe deshalb den älteren Namen trotz der ungenügenden Diagnose vor.

2. *M. leydigi* SIMROTH 1889.

Vaginula Leydigi SIMROTH 1889, p. 552; 1890, p. 862 bis 863, tab. IL, fig. 1—3; 1918, p. 281—283; ODHNER 1917. (Hab: Brisbane [Queensland]; N.-Queensland.)

2a. *M. leydigi* var. *celebensis* SIMROTH 1918.

Vaginula Leydigi var. *celebensis* SIMROTH 1918, p. 282. (Hab: Moena, Raha [S.-O.-Celebes].)

2b. *M. leydigi* var. *keyana* SIMROTH 1918.

Vaginula Leydigi var. *keyana* SIMROTH 1918, p. 282, tab. XIX, fig. 22.

(Hab: Kei Dulah; Elat [Groß-Kei].)

1) HEYNE-MANN (1906, p. 67) schreibt in seiner Liste „alta“. Der Artnamen ist aber nicht von dem lateinischen *altus* genommen, denn FÉRUSAC gibt ausdrücklich an „la Vaginule Alté est ainsi nommée, parce qu'elle ressemble à une sangsue dont le nom du pays est Alté“ (1823, p. 96x).

Bemerk: Die Zugehörigkeit zu *M. alte* ist in den früheren Auseinandersetzungen (GRIMPE und HOFFMANN 1924; 1925), auf die ich hier verweisen kann, gezeigt worden.

3. *M. bocagei* SIMROTH 1893 pt.

Vaginula Bocagei SIMROTH 1893, p. 66, 85.

(Hab: Amboina, Ternate, Banda-Inseln.)

Bemerk: Schon die Originaldiagnose verweist die Stücke bestimmt zu *M. alte*, was durch die Nachuntersuchung der im Berliner Museum befindlichen Typen bestätigt wurde. Allerdings kann ich das nicht für die Exemplare von Amboina und teilweise von den Banda-Inseln behaupten. Zwar sind sie als „*V. Bocagei*“ bestimmt, jedoch ist aus der Etikette nicht zu ersehen, ob es sich um Originale handelt. Ohne mich weiter darauf einzulassen, sei nur erwähnt, daß die letzteren sicher zu einer ganz anderen Art (*Semperula maculata* [s. S. 177]) gehören.

4. *M. chavesi* SIMROTH 1893 pt.

Vaginula Chavesi SIMROTH 1893, p. 66, 85.

(Hab: Ternate [nec Mindanao, Banda].)

Bemerk: Falls die im Berliner Museum befindlichen, von Ternate stammenden Stücke mit den Originalen gleichen Fundorts identisch sind, gehören diese, wie die Untersuchung ergab, zu *M. alte*, während die übrigen SIMROTHschen Tiere der *Semperula maculata* (s. S. 176) synonym sind.

5. *M. willeyi* COLLINGE 1900.

Veronicella willeyi COLLINGE 1900 A, p. 431—434, tab. XL—XLI, fig. 1—14.

(Hab: Lifou [Loyalty-Inseln].)

Bemerk: Über die Identität dieser Art mit *M. alte* haben wir früher schon ausführlich gesprochen (GRIMPE und HOFFMANN 1924, p. 370).

6. *M. gigantea* GODWIN-AUSTEN 1895.

Vaginulus giganteus GODWIN-AUSTEN 1895, p. 451.

(Hab: Andaman-Inseln.)

Bemerk: Die Art ist nur nach dem Äußeren beschrieben. Sie muß also bis zur Nachuntersuchung der Typstücke als spec. spuria gelten. Wir haben schon anderen Orts (1925), Gründe beigebracht, die sie mit ziemlicher Sicherheit zu *M. alte* bringen, und ich stehe jetzt nicht an, die Spezies bedingungsweise als synonym ganz einzustreichen.

7. *M. chinensis* MOELLENDORFF 1881.

Vaginulus chinensis MOELLENDORFF 1881, p. 310;
*HEYNE*MANN 1885, p. 301—302; *Semperula chinensis*
 GRIMPE und HOFFMANN 1925.

(Hab: Hongkong.)

Bemerk: Aus der Originaldiagnose sind gar keine Anhaltspunkte zu gewinnen, und wir glaubten die Art zu *Semperula* stellen zu dürfen, da zwei als „*V. chinensis*“ bestimmte Stücke des Berliner Museums dorthin zu gehören schienen.

Die genauere anatomische Untersuchung bestätigte dies allerdings nicht. Nimmt man dagegen HEYNEMANNS Beschreibung (1885, p. 301—302), so gestatten zwar seine Farbangaben ebensowenig einen sicheren Schluß; anders die Maße für den weiblichen Porus. Seine Entfernung von der Fußrinne ist 1,5 mm, was bei einer Hyponotumbreite von 7 mm annähernd den Querschnitt 5 ergibt. Da HEYNEMANN keine Angaben über den Fundort seiner Stücke macht, darf man vermuten, daß er MOELLENDORFFsche Originale nur neu und erweitert beschrieben hat. Die Typstücke von *V. chinensis* liegen mir aber aus dem Museum Senckenberg vor und ihre anatomische Prüfung ergab ohne jeden Zweifel die Identität mit *M. alte*.

8. *M. patriatana* HEUDE 1885.

Vaginulus patriatanus HEUDE 1885, p. 99; 1890,
 tab. XXXVI, fig. 27.

(Hab: Hongkong.)

Bemerk: Die Diagnose muß als völlig ungenügend gelten. Trotzdem deutet die Farbangabe „noirâtre“ mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die vom gleichen Fundort stammende *V. chinensis* und fast noch mehr auf die mit letzterer identische *M. alte*, weshalb ich auch die HEUDEsche Art dieser bis zu einer Nachuntersuchung anfügen möchte.

9. *M. carbonaria* HEUDE 1890.

Vaginula carbonaria HEUDE 1890, p. 132—133, tab.
 XXXVI, fig. 24 a—c.

(Hab: Tchen-K'ou [China, Blauer Fluß].)

Bemerk: Zwar wird nur das Äußere beschrieben, doch dabei wenigstens das wichtigste Merkmal, die Lage des weiblichen Porus, angegeben: „très rapproché du pied“ (l. c. p. 133). Das verweist die Art, die dazu noch „à la manteau verdâtre“ (l. c. p. 133), mit Bestimmtheit zu *M. alte*, wenn ich vorausgreifend erwähne, daß keine andere Spezies (bzw. Gattung) des ganzen indo-malayischen

Gebietes eine ähnliche Poruslage auffallend nahe der Fußrinne besitzt.

10. *M. reticulata* WESTERLUND 1883.

Vaginulus reticulatus WESTERLUND 1883, p. 49; 1887, p. 192.

(Hab: Point de Galle [Ceylon].)

Bemerk: Abermals kann die Diagnose nicht als genügend gelten, da nur das Äußere berücksichtigt wird. Die Angabe „olivaceum, nigromaculatum, striga mediana aurantia distincta notatum“ (1887, p. 192) deutet sehr auf Übereinstimmung mit *V. alte* hin. Dies wird mir zur Gewißheit, nachdem mir aus verschiedenen Museen *M. alte* von Ceylon, aus der PLATESCHEN Sammlung sogar von Point de Galle selbst vorgelegen hat.

11. *M. maculosa* SEMPER 1885 pt.

Vaginula maculosa SEMPER 1885, p. 325—326.

(Hab: Java.)

Bemerk: Die Nachuntersuchung der im Berliner Museum befindlichen Originale ergab eine Zugehörigkeit von fünf der sechs Stücke zu *M. alte*. Das sechste gehörte zu *V. bleekeri* (s. S. 137).

Wir glaubten früher noch *V. zamboangensis* SEMPER zum Teil der *M. alte* anreihen zu müssen (GRIMPE und HOFFMANN 1924, p. 387; 1925). Die genaue Untersuchung der Originale ergab indessen keine Bestätigung. (Näheres hierzu vgl. S. 185.)

Die Art, die auf Grund alter und zahlreicher neuer Fundorte (s. S. 227) über den ganzen Archipel bis nach Neu-Kaledonien hin verbreitet ist, schien zunächst auf dieses Gebiet beschränkt zu sein. Um so erstaunlicher war es, als bei der Untersuchung einer Anzahl Exemplare von Mauritius (Mus. Hamburg, Wien, Kopenhagen), Anjouan (Mus. Wien) und Daressalam (Mus. Wien) sich diese ohne jeden Zweifel ebenfalls als *M. alte* herausstellten. Eine genaue Prüfung der Diagnosen der bisher beschriebenen afrikanischen Arten ergab dann, das davon sicher als Synonyme hierher gehören:

12. *M. comorensis* FISCHER 1883.

Vaginula comorensis FISCHER 1883, p. 55, tab. II, fig. 3; HEYNE-MANN 1885 B, p. 115—116; Eleuthero-caulis (Laevicaulis) com. SIMROTH 1913 A, p. 147 bis 150, 202, tab. XV, fig. 75—80.

(Hab: Insel Mayotte [Comoren], Anjouan [Comoren], Groß-Comoro.)

Bemerk: Aus der Originaldiagnose deutet allein die Farbe „olivaceo-nigrescens“ (FISCHER 1883, p. 55) auf eine mögliche

Zugehörigkeit zu *M. alte*. Ebenso ist aus HEYNEMANN'S Angaben nicht mehr zu entnehmen. Nach ihm ist der Querindex etwa 4. SIMROTH dagegen gibt anatomische Einzelheiten. Hinsichtlich der Farbe schreibt er zunächst: „Man kann für diese Art einfach die Abbildung setzen, welche ich von der australischen *V. leydigi* nach einer Zeichnung HEDLEY'S gegeben habe“ (l. c. p. 148). Bei der Unsicherheit der Färbung könnte das allein nicht den Ausschlag geben. Da aber Verlauf der Pedalnerven, „Leber“-Darmtopographie, Fußdrüse, Reizpapille und Drüsen und die weiblichen Endwege keinerlei Unterschiede gegenüber *M. alte* zeigen, so ist an der Identität beider kaum mehr zu zweifeln. Allerdings wird für das schwerwiegendste Merkmal, den Penis, von SIMROTH kein Ringwulst angegeben, und man müßte deshalb also die Art für gut halten, trotz der sonstigen überraschenden Ähnlichkeit. Wenn ich sie trotzdem zu *M. alte* ziehe, so ist es einmal die völlige Übereinstimmung mit der folgenden *M. brevis*, die bestimmt einzuziehen ist, und dann der Umstand, daß ich Stücke von Anjouan (Mus. Wien) untersuchen konnte, welche die typische Rute von *M. alte* besitzen.

13. *M. brevis* FISCHER 1871.

Vaginula brevis FISCHER 1871, p. 153 (1872, p. 144);
Eleutherocaulis (*Laevicaulis*) *brevis* SIMROTH
 1913 A, p. 174, 181—183, tab. XV, fig. 81—83.

(Hab: Zanzibar, Majunga [Madagaskar]; Inseln Pemba, Mafia, Chole; Mombassa, Daressalam.)

Bemerk: Der Original-Diagnose ist nichts zu entnehmen. Aber nach SIMROTH ist die Art der *V. comorensis* so ähnlich, daß er behauptet, FISCHER habe sich bei Aufstellung der letzteren an die 12 Jahre ältere *V. brevis* nur nicht mehr erinnert, „sonst hätte er die Comoren-Spezies gar nicht unterscheiden können ohne Sektion“ (l. c. p. 181). SIMROTH selbst aber verweist bei seiner Beschreibung des Äußeren wie Inneren einfach auf die *V. comorensis* und „allein in der Bursa und dem Canalis junctor“ (l. c. p. 183) liege ein Unterschied, den ich aber absolut nicht als arttrennendes Merkmal ansehen kann. Nun sagt er ferner (l. c. p. 183, Anm.), die *V. brevis* nächstverwandte Form kenne er von Australien, die nur eine weit höhere Anzahl von Pfeildrüsenschläuchen besitze. Ohne Zweifel meint SIMROTH *V. leydigi* mit 19 Drüsenschläuchen gegenüber 12 bei *V. brevis*. Da die Zahl der Schläuche stark variieren kann, darf dies Merkmal nicht zur Abtrennung von Arten benutzt werden. Mit diesem