Zur Kenntnis der Testacellen.

Von

H. Hoffmann, Jena.
Mit Tafel V und VI.

A. Einleitung.

Gelegentlich der Untersuchung einer kleinen Sammlung korsischer Nacktschnecken erhielt ich auch einige Testacellen, bei deren Bestimmung ich in der Literatur auf Unstimmigkeiten hinsichtlich der Abgrenzung der Arten gegeneinander stieß. Ich konnte damals (1925) nicht genauer auf diese Frage eingehen, da mir nur ganz wenig Material zur Verfügung stand. Deshalb begnügte ich mich mit mehr oder weniger sicheren Vermutungen, behielt mir aber für später weitere Untersuchungen vor, die nunmehr in dem vorliegenden Beitrag zusammengetragen sein mögen. Zur Bearbeitung lag mir das Material des Senckenbergischen Museums in Frankfurt a. M. vor, und zwar die von Haas in NO.-Spanien gesammelten Stücke. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Museum, in Sonderheit Herrn Dr. F. HAAS für Ueberlassung des so wertvollen Materials zu danken.

Bevor ich an die Einzeldarstellung gehe, sollen noch einige allgemeine Bemerkungen Platz finden. Die versteckte Lebensweise dieser Raublungenschnecken macht es verständlich, daß nur selten ein größeres Material für Untersuchungen zur Verfügung steht. Eben dieser Umstand macht sich aber unangenehm geltend, da es so an der Möglichkeit fehlt, irgendwie Erhebungen über Variationsbreite der Arten oder Abänderungen unter äußeren (oder vielleicht auch inneren) Bedingungen innerhalb einer Individualentwicklung zu machen. So läuft man Gefahr, ein Tier als gute Art neu zu beschreiben, das vielleicht nur eine zufällig

etwas abweichende Form oder etwa eine Rasse oder höchstens eine etwas schärfer fixierbare Variation darstellt. Ich bin natürlich weit davon entfernt zu behaupten, eine nur auf ein einziges Stück gegründete Art sei ungenügend beschrieben, wenn die unerläßliche Forderung erfüllt und auch die innere Anatomie genau untersucht ist, wie es durch Plate eigentlich zum ersten Male in seinen glänzenden Untersuchungen an Testacellen geschehen ist. Bei weitaus der Mehrzahl der älteren Autoren sind solche wünschenswerten Feststellungen entweder ungenügend oder ganz unterblieben und die Beschreibung beschränkt sich auf die Darstellung des Aeußeren, besonders der Schale, d. h. die Arten sind nach den alten Methoden der Conchyliologen beschrieben. Die detaillierten Schalenbeschreibungen sind oft übertrieben und mitunter werden minutiöse Abänderungen für genügend erachtet, eine Art als neu aufzustellen Von Jahr zu Jahr mehren sich die Fälle, in denen auf Grund vergleichend-anatomischer Forschung gezeigt werden kann, zu welch falschen Schlüssen diese Schalensystematik bisweilen gekommen ist. Ich will hier nur auf die Arbeit C. BOETTGERS (1913) über die Veränderlichkeit der Schale von Iberus gualterianus hinweisen. Was aber von normal entwickelten Schalen gilt, muß in noch höherem Maße von den reduzierten Schalen der Testacellen gelten, denn sie können viel leichter durch Zufälligkeiten bedingte Abänderungen zeigen. Daß auch den Angaben über Färbung und Skulptur des Tieres nur sehr geringe Bedeutung zugemessen werden kann und darf, habe ich schon wiederholt an Nacktschnecken nachgewiesen. Dies gilt, soweit ich sehe, durchaus auch für die halbnackten Testacellen. Aber auch hinsichtlich der inneren Anatomie gilt es vorsichtig zu sein in der Wertung

der Merkmale zur Artcharakteristik. Die Feststellung der äußeren Umrisse eines Organs genügt durchaus nicht immer und so muß beim Auftreten von Verdickungen am Penis z. B. erst im aufgehellten Zustand nachgeprüft werden, ob es sich um wirklich konstante oder unnatürliche, etwa durch Kontraktion beim Tode bedingte Bildungen handelt. Diese hier angedeuteten Untersuchungsbedingungen müssen in jedem Falle beobachtet werden, wenn man einigermaßen Sicherheit über die Gültigkeit eines Stückes als neue Art gewinnen will. Daß auch dann noch bei ungenügender Zahl der Objekte Unsicherheiten bestehen bleiben können, werden die folgenden spezielleren Betrachtungen dartun, denen wir uns damit zuwenden können.

B. Spezieller Teil.

Das Material umfaßt folgende Arten:

Testacella maugei Fér. 1823. 2 Stück

Testacella scutulum Sow. 1823. 1

Testacella haliotidea Drap. 1801. 7 "

Wir können für Bestimmungszwecke die Testacellen in drei Gruppen einteilen, je nachdem ob das Flagellum fehlt oder in der Ein- bezw. der Zweizahl vorhanden ist. Von den vorliegenden Arten gehören T maugei und scutulum zur ersten, T haliotidea zur zweiten Gruppe. Für die Testacellen allgemein lassen sich folgende Feststellungen machen, die für die Beurteilung des Wertes der jeweiligen Artcharakteristika von Wichtigkeit sind.

Die Schale: Ich habe schon eingangs darauf hingewiesen, mit wie großer Vorsicht die Angaben über die Schale hinzunehmen sind. In diesem Sinne äußert sich schon Simroth (1888), wenn er "der auf das halbrudimentäre, wenigstens in seiner Be-

deutung als Schutzorgan abgeschwächte und daher nicht allzu typische Schälchen gegründeten erhöhten Artenzahl" (1888, p. 232) keine Anerkennung schenkt. Dies erhellt aber auch aus einer Bemerkung Gassies und Fischers (1855, p. 242): "Cette espèce (Thaliotidea) varie extrêmement dans sa forme; on en trouve dont la coquille est presque ronde, d'autres où elle est quadrangulaire, lozangique, ovale, etc.". Was hier nur von Testacella haliotidea gesagt wird, gilt ohne Zweifel auch für andere, anatomisch festgelegte Arten. Wir werden sehen, daß man ganz allgemein einige Erkennungsmerkmale aufstellen kann, denen aber in keinem Falle unbedingter spezifischer Wert zugemessen werden darf.

Die Körperskulptur: Noch unsicherer sind die Angaben über Anordnung, Verlauf und Zahl der Rückenfurchen. Man kann in der Regel folgende Furchen feststellen (Fig. 1):

Furchen erster Ordnung (Hauptfurchen):

- a) Die beiden unteren oder Fußsaumfurchen
- b) Die beiden äußeren oder Längs- oder Lateralfurchen
- c) Die beiden oberen oder Medialfurchen, die aber nicht immer in Form einer gradlinig verlaufenden breiteren Furche hervortreten.

Furchen zweiter Ordnung:

Schrägfurchen, die sich zwischen Median- und Lateralfurche von oben vorn nach hinten außen, zwischen Lateral- und Fußsaumfurche von oben hinten nach vorn außen erstrecken.

Furchen dritter Ordnung:

Kleine Furchen, die sich netzartig zwischen den Schrägfurchen, auf diesen annähernd senkrecht stehend, ausbreiten. Von diesen Furchen schreibt nun Simroth: "Beim Alkoholtode mögen nun alle möglichen Zustände der Hautkontraktion eintreten. Entweder alle Rinnen bleiben in toto erhalten oder die starke Wirkung der Muskulatur hebt alle Furchen auf und schafft eine vollkommen glatte Haut Zwischen beiden Extremen können alle Uebergänge auftreten Nicht weniger wechselvoll verhält sich das Integument im Leben" (1888, p. 242). Es ist ohne weiteres klar, daß also diesen Merkmalen schwerlich ein spezifischer Wert beigemessen werden kann, es sei denn, man könnte an einer großen Zahl lebender und toter Exemplare genauere Feststellungen machen.

Die Fußsohle: "Die Fußsohle ist -- durch zwei mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Längsfurchen geteilt Die Breite des Mittelin drei Felder feldes im Verhältnis zu den Seitenfeldern ist nun bei den einzelnen Arten etwas schwankend" (PLATE, 1891, p. 523). Die Deutlichkeit dieser Längsfurchen, die wohl das lokomotorische Mittelfeld umsäumen, untersteht zweifellos den gleichen äußeren Bedingungen wie die der Rückenfurchen. Es ist nur die Frage, ob man der verschiedenen Breite des Mittelfeldes spezifische Bedeutung zumessen darf. Ich glaube dies verneinen zu müssen. Es handelt sich ja garnicht um morphologisch fixierte Furchen oder Rinnen, sondern nur um nach dem Tod durch verschiedene "Spannung" der Muskulatur bedingte Grenzlinien, also um postmortale Bildungen, die ich nicht als arttrennende Merkmale ansehen kann.

Schlundkopf, Radula und Pharynxretraktoren: Es ist schon längst bekannt, daß sich in der Anordnung und Zahl der Pharynxretraktoren für einige Spezies ein gutes Artmerkmal bietet. PLATE (1891) hat

auch hinsichtlich des Ueberganges der Mundhöhle in den Pharynx spezifische Unterschiede aufzudecken versucht, doch glaube ich, daß diese Verhältnisse nicht als konstant genug hierfür Verwendung finden können Kaum von Bedeutung ist auch die Gestalt der Radulazähne Gassies und Fischer haben für einige Arten die Verschiedenheiten herauszuarbeiten versucht, aber merkbare Differenzen fehlen. Wichtiger scheint das Vorhandensein oder Fehlen eines Rhachiszahnes zu sein. Im allgemeinen fehlt er. Auf eine Unstimmigkeit in der Literatur kommen wir noch zu sprechen.

Geschlechtsorgane: Zweifellos haben wir in diesem Organkomplex das wichtigste Artcharakteristikum, wenigstens soweit die Endwege in Frage kommen. Man kann also wohl gelten lassen, daß jede Art, deren Diagnose nicht die Beschreibung dieses Organes enthält, — und zwar auf Grund genauster Untersuchung auch des Inneren —, unsicher und besser zu streichen ist.

Die übrige Anatomie: Zu den beiden eben angeführten inneranatomischen Merkmalen treten noch einige weitere, so die Lagerung der Pallialorgane und deren Gestalt, die Anordnung der Gefässe u. a. Von diesen kommt allerdings nur dem ersten noch einige Bedeutung zu, während die anderen Differenzen nur auf Grund von Serienschnitten festzustellen sind, was im allgemeinen für Bestimmungszwecke unmöglich oder wenigstens sehr störend ist. Das Gefäßsystem, das sich ja, wenn auch nicht leicht, präparativ der Beobachtung zugänglich machen ließe, unterliegt, soweit ich sehe, doch nicht unbeträchtlichen, individuellen Schwankungen, wodurch der spezifische Wert stark herabgedrückt wird.

Auf Grund vorstehender Ausführungen werde ich also bei der nun folgenden Einzelbeschreibung die verschiedenen Teile berücksichtigen, d. h. also im wesentlichen nur die, die für eine rasche Wiedererkennung nötig sind. Wenn ich dabei auch die so unsicheren äußeren Merkmale mit angebe, so tue ich es hauptsächlich deshalb, um späteren Untersuchern doch vielleicht den Weg zur Feststellung solcher Artcharakteristika zu erleichtern.

Testacella maugei Fér. 1819.

Zwei Stück aus dem Museum London im Senckenbergischen Museum.

Das Aeußere: Die beiden kleinen, stark kontrahierten Tiere zeigen etwa folgende Maße, die aber nur angenähert richtig sind, da einmal die Stücke schon geöffnet, anderseits die Schalen bereits entfernt waren, so daß deren Größe nur geschätzt werden konnte. Tier: Länge: 12 (14) mm; Breite: 4 (5) mm; Höhe: Tier: Länge: 12 (14) mm; Breite: 4 (5) mm; Höhe: 5 (5) mm. Schale: Länge: 8 mm; Breite: 4,5 mm.

Es ergibt sich aus diesen unsicheren Zahlen immerhin soviel, daß sich die Länge der Schale zur Körperlänge etwa wie 1:2 verhält, d. h. daß die Schale noch auffallend groß ist. Plate (1891) hat auf diesen Punkt in Vergleich mit anderen Arten zum ersten Male genauer hingewiesen, und tatsächlich ist hierin ein brauchbares Artcharakteristikum gegeben. Für die Form der Schale bin ich auf Angaben und Abbildungen der Literatur angewiesen, da meinen Stücken, wie schon erwähnt, die Schale fehlt. Taylor (1907) führt als besondere Charakteristika der im allgemeinen länglich-ovalen Schale an: die starke Konvexität; die Spira terminal und deutlich hervorstehend; Columella schmal,

konvex und regelmäßig gebogen. Im einzelnen muß ich auf die nach Taylor kopierte Figur (Fig. 2) verweisen. Wagners (1915) Vergleich der Schale von T maugei mit einer phrygischen Mütze ist nicht ganz ungerechtfertigt. Taylor stellt eine var. aperta auf (1907, p. 24), deren Schale etwas breiter und deren Oeffnung folglich mehr oval ist. Nach dem oben über die Schale allgemein Gesagten halte ich es für unzweckmäßig, solche Variationen zu benennen. Immerhin ließe sich gerade bei T maugei eine solche schließlich noch am ehesten rechtfertigen und so könnte man sie vielleicht bestehen lassen.

Ueber das Aeußere des Tieres kann ich nichts Neues aussagen. Die Farben waren bei den vorliegenden Stücken völlig zu einem mißfarbenen Gelblichbraun verblichen Die Zahl der von der medialen Rückenfurche ausgehenden Seiten-(Quer-)Furchen wird von Plate mit 8-9 angegeben; ich stellte etwa 8 fest. Die Farbe ist nach Taylor grau bis schwärzlich oder erdbraun, mit oder ohne braune bis schwarze Punkte und Flecken. Die Grenzen, innerhalb deren die Färbung und Zeichnung schwankt, sind also recht erhebliche, und ich halte es für ganz zwecklos, die einzelnen Abstufungen als Varietäten mit besonderen Namen zu belegen, da sich stets Uebergänge finden lassen werden. Deshalb möchte ich die aufgestellten Farbvarietäten (albina, griseo-nigrescens, griseo-rubescens, griseo-fulveus, roseo-fulveus [alle Gassies und FISCHER], viridans [MORELET] G. u. F., nigra Collinge, aurea TAYLOR) einfach streichen.

Anatomisches: Ungleich wichtiger als die äußeren Merkmale, die ja nur mehr oder weniger bedingten Wert beanspruchen können, sind die anatomischen Befunde. Der Pharynx mit dem mächtigen

Radulasack zeigt nur zwei breite Retraktorenbänder, deren jedes allerdings durch mehr oder weniger deutliche Furchen in einige Teilbündel getrennt sein kann. Die Radula besitzt einen Rhachiszahn, wie von verschiedenen Untersuchern übereinstimmend berichtet wird. Er trägt nach Plate auf der Unterkante noch einen kleinen Haken. An den übrigen Zähnen ist die mittlere Apophyse nicht sehr deutlich abgesetzt. Die Gesamtform eines Lateralzahns ist von der anderer Arten wohl bei genauestem Vergleich etwas verschieden, aber die Unterschiede sind doch zu gering, um scharf faßbare Speziescharaktere abgeben zu können. So ist das Vorderende meist weniger scharf in seiner Gestalt als Widerhaken entwickelt. Winkel einer jeden Querreihe ist nach Taylor viel weniger spitz als bei den übrigen Arten. Die Radulascheide wird nur in der vorderen Hälfte vom proximalen Teil der Radula erfüllt. Während der ganze hintere Abschnitt ein leeres Rohr darstellt. — Niere und Herzbeutel liegen noch ganz in der Decke der Mantelhöhle und sind nicht bruchsackartig hervorgestülpt, wie es für die übrigen Arten gilt. - Am Penis fehlt ein Flagellum völlig (Fig. 7.). Hierin nähert sich T maugei der T scutulum, doch ist sie von dieser durch die Mündung des Receptaculumstieles in die Vagina deutlich getrennt. Diese liegt bei T maugei etwa halbwegs zwischen Atrium genitale und Trennungsstelle des Spermoviduktes in Ovidukt und Vas deferens. Kurz vor der Mündung schwillt der Blasenstiel meist etwas an. Auch das proximale Ende des Penis kann mehr oder weniger deutlich angeschwollen sein, doch spricht alles dafür, daß es sich dabei um anomale Erscheinungen handelt, d. h. um unnatürliche Kontraktionen im Augenblick des Todes. Bemerkenswert ist noch die Insertion des Penisretraktors, der sich am Dorsalrand der linken Körperwand in Höhe der Speicheldrüsen inseriert und nicht, wie bei den übrigen Arten, weit hinten am Luftsack bezw. am Diaphragma.

Gassies und Fischer (1856) geben auf tab. I, fig. 15 die Abbildung des Genitalapparates, der zu *T maugei* gehören soll. Soweit ich sehe hat Taylor (1888, p. 340) zum ersten Male darauf hingewiesen, daß dies unrichtig ist und die Abbildung den Genitalkomplex einer *T haliotidea* darstellt. Dieser Irrtum hat leider zu vielerlei Verwirrung in der Charakterisierung beigetragen. Wiederholte anatomische Prüfungen dieses Organes von Stücken, die ganz sicher zu *T maugei* gehören, hat gezeigt, daß die Gassies und Fischersche Abbildung tatsächlich nicht zu *T maugei* gehört, sondern zu *T haliotidea*.

Testacella scutulum Sowerby 1823.

1 Stück. Blanes, Prov. Gerona (Spanien) — F. Haas leg. 9. III. 1919.

Das einzige mir vorliegende Stück zeigt folgende Maße: Tier: Länge: 38 mm; Breite: 16 mm; Höhe: 11 mm. Schale: Länge: 9,5 mm; Breite: 6 mm.

Das Verhältnis des größten Schalendurchmessers zur Körperlänge ist also etwa 1:4 bis 5. Die allgemeine Form der Schale (Fig. 3) ist oval. Sie unterscheidet sich darin sofort von der mehr rechteckigen Schale der *T maugei*, ähnelt aber anderseits sehr der einer *T haliotidea* (Fig. 4). Der Ober- oder Außenrand zeigt einen fast gleichmäßig gebogenen Verlauf, ist also in der Nähe der Insertion fast nach außen (konvex) vorgebuchtet oder wenigstens gerade und nicht eingezogen (konkav, nach innen eingebuchtet)

wie bei *T haliotidea*. Wir werden sehen, daß dies Merkmal zwar meist auftritt, aber durchaus nicht konstant ist, daß es vielmehr durch Uebergänge bis zum entgegengesetzten Extrem umschlagen kann. Einzelheiten des Baues einer normalen *scutulum*-Schale zeigt die Abbildung (Fig. 3), besonders im Vergleich mit den anderen Schalenabbildungen. Eine von Taylor (1907, p. 17) erwähnte var. *maior* G. u. F. gehört zu *T bisulcata* (s. S. 202).

Das Aeußere des Tieres unterliegt wieder mancherlei Schwankungen. Die Etikette des mir vorliegenden Stückes enthält die Farbangaben des lebenden Tieres wie folgt: "Sohle schwefelgelb; in der Farbe (und durch einen Wulst) deutlich vom dunkelblau-grauen Rücken abgesetzt". Diese blaugraue Färbung des Rückens wird, wie am Alkoholexemplar leicht festzustellen ist, durch zahlreiche, dichtstehende, grauschwarze Punkte hervorgerufen, die aber durchaus zwischen sich mehr oder weniger deutlich den gelblichen Grundton des Rückens erkennen lassen. Taylor (1907, p. 15) gibt an: Bräunlichgelb, mehr oder weniger mit braun gesprenkelt. Ich selbst konnte T scutulum von Korsika untersuchen (1925), deren Farbe, wenn auch gebleicht, gelb war, mit geringer brauner Fleckung. Auch Scharff (1892) nennt als allgemeine Färbung ein Orangerot mit braunen Flecken. Nach diesen Angaben allein zu urteilen, würde also eine andere Art vorliegen. Die innere Anatomie zeigt indessen, daß wir es mit einer typischen T scutulum zu tun haben. Wie wir noch sehen werden, müssen wir die ebenfalls spanische T catalonica Poll., die nach den kurzen Angaben überall gleichmäßig mit braunen und grauen Flecken und Punkten bedeckt, fast einfarbig sein soll, zu T scutulum ziehen. Es scheint

also fast als liege hier eine schärfer fixierte Farbenabart vor. Wenn ich eine solche gleichwohl nicht abtrenne, so ist es hauptsächlich der Grund, daß wir nicht wissen, ob diese Farbvarietät wirklich so fest fixiert ist, oder ob nicht klimatologische Einflüße (etwa besondere Feuchtigkeit oder niedere Temperatur [Gebirgseinfluß]) nur mehr zufällig die Dunkelung bewirkt haben. Allgemein dürfen wir also als Farbe für *T scutulum* annehmen: lebhaft rotgelb mit mehr oder weniger starker brauner, selten sehr stark brauner und grauer Pigmentierung. Es liegt also nach all dem kein Grund vor, die Cockerellschen Formen var. pallida und var. aurea (1885) besonders zu führen.

Von der Hautskulptur sei nur angeführt, daß ich an dem vorliegenden Exemplar etwa 19 bis 20 Seitenfurchen zählte. Wenn ich bei den korsischen Stücken nur ca. 15 Furchen feststellen konnte, so wird das nach den eingangs erwähnten, allgemeinen Betrachtungen nicht weiter verwunderlich sein.

Anatomisches Die entscheidenden Artmerkmale liefert wieder die Anatomie. Die Zahl der Pharynxretraktoren ist etwa 32 in 16 Paaren. Die genaue Anzahl läßt sich kaum sicher angeben, da oft nicht zu entscheiden ist, ob zwei Retraktoren vorliegen oder nur eine mehr oder weniger zufällige Spaltung eines einzigen. — Die Radulascheide ist, wie bei der vorigen Art, in der hinteren Hälfte leer. Ein Rhachiszahn fehlt, doch kann ein solcher nach Taylor (1907, p. 16) bisweilen vorhanden sein. Diese Tatsache gewinnt eine gewisse Bedeutung bei den folgenden systematischen Erörterungen. Die Lateralzähne sind schmal, lang, mit deutlich abgesetzter mittlerer Apophyse und vorderen Widerhaken, also vom typischen Bau ohne besondere auffallende Merkmale.

Der Winkel jeder Querreihe ist spitzer als bei T maugei aber stumpfer als bei T haliotidea. — Niere und Herz liegen in einem gegen den vorderen Luftsack vorgewölbten Bruchsack, sind also aus der eigentlichen Mantelhöhle ganz herausgerückt. — Die Genitalorgane (Fig. 8) sind denen von T maugei relativ ähnlich. So fehlt auch hier ein Flagellum am Penis. wichtigste Unterschied liegt in der Mündung des Receptaculumstieles in die Vagina. Diese ist auffallend weit nach hinten verschoben fast bis zur Trennungsstelle des Spermoviduktes in Vas deferens und Ovidukt, der infolgedessen auffallend kurz ist, wenn man den vor der Receptaculummündung liegenden Teil des weiblichen Ausführganges als Vagina bezeichnet. Auch hier ist der Stiel basal angeschwollen und übertrifft an Breite den Ovidukt, der gleichsam seitlich in den Blasenstiel mündet. Diese eigentümlichen Lageverhältnisse scheinen ziemlich konstant zu sein, denn ich fand sie ebenso bei den korsischen Stücken und TAYLOR (1907), Webb (1897) und Collinge (1893) bilden sie in gleicher Weise ab, so daß wir mit Vorbehalt darin ein Artcharkteristikum erblicken können. Bei dem hier untersuchten Exemplar zeigt der Penis etwa am Ende des mittleren Drittels eine Verdickung, die sich aber bei genauerer Beobachtung besonders am aufgehellten Objekt als Falte darstellt, der ich zunächst noch keine besondere Bedeutung beimessen kann, da sie zu sehr den Eindruck einer zufälligen Kontraktionserscheinung macht. Weitere Gründe für diese soeben geäußerte Meinung werden wir weiter unten (S. 196) noch kennen lernen. Hier sei nur noch erwähnt, daß ich solche Anschwellungen bei den korsischen Stücken nicht fand. Gleichzeitig konnte ich die damals gemachte Feststellung hier bestätigen, daß nämlich das Vas deferens ein wenig unterhalb des Penisendes von der Seite her einmündet, so daß ein kleines Coecum vorhanden ist (Fig. 5), das aber in keiner Weise einem Flagellum gleichkommt oder auch nur mit ihm verwechselt werden könnte. Phylogenetisch mag es immerhin ein Rest oder ein Beginn eines solchen Penisanhanges darstellen. Der Penisretraktor heftet sich weit hinten am Diaphragma an.

Wenn ich auch auf die mit *T scutulum* synonymen Arten erst weiter unten im Zusammenhang zu sprechen komme, so mag doch ein Punkt schon hier Erwähnung finden. Taylor (1907, p. 14) führt unter den Synonymen der *T scutulum* auch die *T bisulcata* Risso und *T fischeriana* Bot. auf. Es ist mir dies nicht recht verständlich, nachdem doch Plate (1891) gezeigt hatte, daß sich diese beiden Arten durch ein doppeltes Flagellum ganz scharf von den übrigen unterscheiden. Material dieser Formen lag mir nicht vor. Dennoch halte ich es für zweckmäßig, besonders in Hinsicht auf die Taylorsche Annahme, hier ganz kurz aus der Literatur die Charakteristika zusammenzustellen.

Testacella bisulcata Risso, 1826.

Die beiden Längenangaben des Tieres, die ich finden konnte, sind die der Originaldiagnose mit 40 mm und die der erweiterten Diagnose nach Gassies und Fischer (1856) mit 65 bis 80 mm, bei einer Höhe von 8 mm. Für die Schale gibt Risso eine Länge von 7 mm an. Dupuy (1847) führt an: Länge: 5 bis 7 mm, Höhe: 1,5 mm. Hiernach würde Plates Angabe, die Länge des Mantels betrage etwa ½ bis ½ der Körperlänge, gut stimmen, wenn man bedenkt, daß er die Maße an Alkoholmaterial feststellte,

während sich die der älteren Autoren auf lebende Tiere zu beziehen scheinen. Die Färbung ist nach der Diagnose wie folgt: "corpore rugoso, fusco nigrespede flavescente" (Risso, 1826 IV, p. 58). Nehmen wir noch die ganz ähnlich lautenden Angaben Gassies und Fischers hierüber hinzu, so stimmt die Färbung mit der der T scutulum ziemlich überein. Dies und die recht ähnliche Form der Schalen beider Arten haben wohl auch Taylor veranlaßt, die T bisulcata als Synonym der T scutulum zu betrachten. Der einzige allerdings geringe Unterschied in den Schalen, den ich, wie besonders betont sein mag, lediglich aus den Abbildungen entnehmen kann, dürfte die Spira betreffen, die bei T bisulcata etwas schärfer von der letzten Windung abgehoben und mehr gerade ist. Von der äußeren Skulptur sei nur erwähnt, daß PLATE ca. 12-15 Seitenfurche angibt. Wären nur diese äußeren Merkmale bekannt, so würde ich ohne Zögern mit Taylor T scutulum und T bisulcata für identisch halten. Nachdem aber PLATES Untersuchungen Verhältnisse an den Genitalendwegen aufgedeckt haben, die nicht nur für diese Art, sondern für Pulmonaten allgemein auffällig genug sind, nämlich ein "doppeltes Flagellum", kann an der Selbständigkeit dieser Species kein Zweifel bestehen. schreibung bezieht sich zwar auf T fischeriana, da das ihm vorliegende Stück der T bisulcata noch keine völlig reifen Geschlechtsorgane besaß, doch ließ sich erkennen, daß auch bei letzterer der gleiche Bau vorhanden war. Außerdem halte ich, wie noch gezeigt werden soll, beide Arten für identisch. In der Fig. 9 habe ich eine Kopie der Plateschen Figur (1891, tab. XXXVII, fig. 113) gegeben, die ein genaueres Eingehen erübrigt, so daß ich nur das Wesentlichste

hervorzuheben brauche. Das Vas deferens ist auffallend kurz und zieht fast geradlinig auer nach links zur Spitze des Penis. Der Stiel des Receptaculums. der an seiner Wurzel blasenförmig erweitert ist, mündet erst nahe dem Genitalatrium in den weiblichen Gang, so daß wir hier, gegenüber der T scutulum, einen langen Ovidukt und eine nur kurze Vagina finden. Der Penis, dessen Gestalt keinerlei Besonderheiten bietet, besitzt ein Flagellum, das sich nach hinten in einen Retraktor fortsetzt, der sich wie gewöhnlich am Diaphragma befestigt. "Sehr merkwürdig" und für die Art charakteristisch "aber ist erstens, daß dieses Flagellum an der Basis des Penis wurzelt und zweitens. daß an seiner Spitze ein zweiter, etwas breiterer Kanal abgeht, welcher mit ihm in offener Communication steht und in die Basalpartie der Scheide einmündet" (PLATE, 1891, p. 612). Die Nachprüfung dieser Befunde an Schnitten ließ keinen Zweifel an ihrer Richtigkeit. Die physiologische Bedeutung dieses Vaginalflagellums bleibt noch gänzlich unklar. Vielleicht steht es mit einer Selbstbefurchtung in irgendwelchem Zusammenhang.

Von der übrigen Anatomie sei nach Plate zur Charakterisierung nur folgendes erwähnt. Die Radula erfüllt im Gegensatz zu allen anderen Arten die Radulascheide völlig, d. h. die Odontoblasten liegen ganz hinten und lassen keinen Hohlraum hinter sich frei. Ein Rhachiszahn fehlt der *T fischeriana*, wurde aber bei *T bisulcata* gefunden. Dies ist in der Plateschen Darstellung der einzige Unterschied dieser "in vieler Hinsicht sich sehr nahestehenden Tiere" (Plate, l. c., p. 611). Ich kann mich nicht entschließen, daraufhin eine spezifische Trennung beizubehalten. Vielmehr glaube ich, daß im allgemeinen ein Rhachiszahn fehlt

und ein solcher nur gelegentlich auftritt, vielleicht bei jüngeren Tieren, - denn wie oben schon erwähnt wurde, ist T bisulcata noch nicht völlig geschlechtsreif, - sogar meist zu finden ist, während er bei erwachsenen Tieren verschwindet. Dem steht nicht im Wege, daß die Radula dauernd neu gebildet wird und nicht ein auf einem gewissen Stadium fertiges Organ ist. Die Größenzunahme der Radulascheide mit den Odontoblasten dürfte durchaus genügen, um ein Verschwinden der Bildungszellen des Rhachiszahnes zu bewirken. Natürlich gebe ich ohne weiteres zu, daß dieses keine zwingenden Beweise für eine Identität beider Arten sind und erneute Untersuchungen möglichst vieler Stücke wünschenswert ist, um Klarheit herbeizuführen. Aber nachdem Taylor feststellte, daß bei T scutulum gelegentlich ein Rhachiszahn auftreten kann, scheint mir eine solche Annahme auch hier möglich. Die Zahl der Schlundmuskeln wird mit ca. 12 Paar angegeben. Niere und Herz liegen, wie bei der vorigen Art, in einem Bruchsack außerhalb der eigentlichen Mantelhöhle.

Testacella haliotidea DRAP., 1801.

2 Stück. Flix (Prov. Tarragona); 1 Stück Pont de Raventí (Prov. Barcelona); 1 Stück zwischen Gironella und La Baëlls (Prov. Barcelona); 1 Stück Pobla de Lillet (Prov. Barcelona); 1 Stück Greixa [ca. 1356 Meter H.] (Prov. Barcelona), sämtlich F. Haas leg. Sommer 1915 und März-Mai 1919; 1 Stück Barcelona, S. Maluquer leg. 10. III. 1919.

Das größte mir vorliegende Exemplar zeigte eine Länge von 30 mm bei einer Breite von 7,5 mm. Die Maße der übrigen schwanken zwischen 10 und 28 mm Länge. Ganz sicher war dieses größte Alkoholexemplar nicht auch im Leben das größte. So besaß ein anderes Stück bei nur 28 mm Länge 9 mm Breite, was auf stärkere Kontraktion hindeutet, d. h. auf eine größere Länge im Leben als bei obigem Tier. Dies zeigt deutlich, wie vorsichtig man mit solchen Zahlen umgehen muß und wie wenig Bedeutung ihnen zugemessen werden kann. In der Draparnaudschen Originalbeschreibung werden keine Größenangaben gemacht. Gassies und Fischer geben 70-75 mm Länge (bei extremer Ausdehnung 110-120 mm) an, Zahlen, die sich wohl auf lebende Tiere beziehen. Die durchschnittliche Länge eines Alkoholexemplares dürfte etwa 30-50 mm betragen. Die Maße der Schale sind etwa: 6-10 mm Länge, 4-7 mm Breite und 2 mm Höhe. Das Verhältnis von Mantellänge zu Körperlänge ist also auch hier (beim Alkoholexemplar) etwa 1:4 (bis 5).

Die allgemeine Form der Schale ist wieder etwa oval (Fig. 4), doch variiert sie im einzelnen, wie schon oben (S. 174) erwähnt wurde, in recht weiten Grenzen. Im Gegensatz zu *T scutulum* verläuft der Ober- oder Außenrand meist nicht gerade, sondern ist in der Nähe der Insertion leicht konkav. Diese Einbuchtung fehlt mitunter aber beinahe ganz, ja, sie kann fast bis zu einer Konvexität übergehen und so bietet auch hier die Schale kein absolut sicheres Artcharakteristikum (vergl. auch S. 173 und 180).

Die Zahl der Seitenfurchen schwankt bei meinen Exemplaren zwischen 14 und 18. PLATE gibt 15 auf jeder Seite an, so daß also gute Uebereinstimmung besteht. Die Färbung der Tiere ist nach TAYLOR (1907) im allgemeinen grünlichgelb mit blaßbraunen Punkten und Flecken. Bei den vorliegenden Stücken ist der

Grund matt bräunlichgelb, durch mehr oder weniger dichte braune Punktierung zurückgedrängt, also etwa mit Taylors Angabe übereinstimmend. Im Leben scheint allerdings auch schwarzes Pigment mit vorzukommen, jedenfalls soll ein Stück von Barcelona nach Angabe der Etikette wie folgt gezeichnet sein: "Sohle grauweiß, unscharf vom bläulichgrauen, punktierten Rücken abgesetzt". Jetzt ist am Alkoholexemplar von dem "bläulichgrau" nichts mehr zu sehen. Es dürfte also auch in der Färbung weitgehende Variation statthaben, wie man schon aus den mancherlei Artvariationen erkennen kann, die aufgestellt worden sind. Ich halte sie nach allem eingangs und anderen Ortes Gesagtem für zwecklos.

Anatomisches: Um gleich das wichtigste Merkmal vorauszunehmen, so sind die Genitalendwege zu erwähnen (Fig. 10). Der Besitz eines einzigen endständigen Flagellums am Penis scheidet die T haliotidea sofort von den bisher beschriebenen Arten. Als weiteres Charakteristikum kommt eine ein- bis undeutlich doppelseitige Auftreibung etwa im mittleren Drittel des Penis. Daß diese "Auftreibung" einer scharfen Knickung mit einer dann fast erforderlichen blindsackähnlichen Erweiterung an der einen Seite (Fig. 6) entspricht, hat bereits WEBB (1897) richtig erkannt. Gerade diese eigenartige Bildung ist es, die uns den sicheren Beweis abgibt, daß die von Gassies und Fischer für "T maugei" gegebene Figur der Genitalorgane (1856, tab. I, fig. 15) nicht zu dieser Art, sondern eben zu T haliotidea gehört. Nun schreibt aber Collinge, daß die Erweiterung "must not be regarded as the typical form of the penis" (1893, p. 32), sondern vielmehr nur eine mehr zufällige Variation sei. Auch Lacaze-Duthierss Abbildung des

Penis dieser Art (1887, tab. XXXVI, fig. 63) läßt nichts von dieser Auftreibung erkennen. Bei der Darstellung von LACAZE-DUTHIERS könnte man dagegen einwenden, er habe wohl diese Knickung beobachtet, sie aber als durch Kontraktion entstanden angesehen und deshalb in der Abbildung eine gerade, gestreckte Form wiedergegeben. Dieser Einwand kann aber bei Collinge kaum gelten, denn er hat ja möglichst viele Tiere auf den Genitalapparat, speziell auch auf diese Penisbildung hin untersucht. Also darf man als sicher annehmen, daß solche gestreckte, glatte Penisform vorkommt. Fraglich ist nur, welcher Zustand als der für T haliotidea normale zu gelten hat oder ob gar die eine Form daraufhin spezifisch zu trennen oder wenigstens als konstante Variation hinzustellen ist. Zunächst glaube ich, daß man die Formen mit der Peniserweiterung als die typische T haliotidea betrachten muß, schon, wenn ich mich so ausdrücken darf, nach den Prioritätsgesetzen; denn Cuviers Abbildung hierzu (1804, tab. XXIX, fig. 9, 10), die sich ja auf die erste anatomische Untersuchung einer Testacella stützt, zeigt, obgleich sie die übrigen Verhältnisse und Zusammenhänge nicht zweifelsfrei erkennen läßt, doch deutlich am Penis diese seitliche Auftreibung. Da außerdem sicher ein Flagellum abgebildet ist, kann kein Zweifel mehr bestehen, daß es sich um eine T haliotidea handelt. Somit würde also die Form mit glattem Penis als Variation oder besondere Art gelten müssen. Nun sagt bereits POLLONERA, "che l'individuo studiato dal Lacazenon appartenesse alle T. haliotidea, ma Duthiers a qualche altra specie prossima a questa" (1889, p. 4) und Plate stimmt ihm zu. Nach ihm ergeben sich folgende Differenzen:

nach LACAZE-DUTHIERS

Mittelfeld der Schale reichlich '/s der gesamten Sohlenbreite

nach PLATE (-POLLONERA)

Mittelfeld zwar nur schwach erkennbar, aber doch höchstens ¹/₆ der ganzen Sohlen-

breite Rhachiszahn fehlt

Penis mit Erweiterung

Rhachiszahn vorhanden Penis glatt, gestreckt

Dazu kommen noch geringere Differenzen in Anordnung und feinerem Aufbau des Pallialkomplexes und in der Gefäßverzweigung.

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß es sich in keinem Falle um sehr wesentliche Differenzen handelt. Der geringste Wert kommt der Breite des mittleren Sohlenfeldes zu (vergl. S. 175). Wenig von Bedeutung ist wohl auch die Gefäßverzweigung, die in geringen Grenzen (und um große Differenzen handelt es sich nach Plate nicht) individuell schwanken kann. Auch den Unterschieden im Pallialkomplex kann kaum mehr Wert zugesprochen werden, da wir so gut wie nichts über dessen Variationsbreite wissen. Mehr Bedeutung könnte den beiden restlichen Punkten, Penis und Rhachiszahn, zugemessen werden. Nun konnte ich aber schon wiederholt darauf hinweisen, Vorhandensein oder Fehlen des Rhachiszahnes doch nicht ganz konstant zu sein scheint, so daß also nur noch der Unterschied in der Penisgestalt bliebe. Dieser ist aber meiner Ansicht nach doch zu gering, um eine spezifische Trennung zu fordern. Ob es sich um eine konstante Variation handelt, läßt sich noch nicht entscheiden. Würden die von Collinge beobachteten Fälle mit glattem, gestrecktem Penis auch in allen anderen Punkten völlig mit den von Lacaze-Duthiers untersuchten Stücken übereinstimmen (z. B. im Vorhandensein eines Rhachiszahnes), dann würde ich durchaus für die Aufstellung einer besonderen Variation

stimmen. Solange dies aber nicht an reichlichem Material sichergestellt worden ist, halte ich es für unzweckmäßig, eine solche Varietät einzuführen und mit einem dann nötig werdenden Namen zu belegen. Sollte sich die Notwendigkeit eines solchen herausstellen, schlage ich vor, zu Ehren dessen, der erstmalig auf die Differenzen hinwies, die Form als var. pollonerae einzuführen

Allen übrigen anatomischen Merkmalen kommt für die Artcharakterisierung geringerer Wert zu. Am Genitalapparat wäre noch die Mündung des Receptaculumstieles zu erwähnen, der außerdem hier keine distale blasenförmige Anschwellung erkennen läßt. Diese liegt ähnlich wie bei *T maugei* etwa halbwegs zwischen Spermovidukt und Atrium, so daß Ovidukt und Vagina annähernd die gleiche Länge haben. Wohl als Folge ungleichmäßiger Kontraktion kann die Mündungsstelle aber bald weiter vorn, bald weiter hinten liegen.

Die Zahl der Schlundmuskeln fand ich bei meinen Tieren mit etwa 30—32, ebenso wie Plate. Ein Rhachiszahn fehlt im allgemeinen. Ueber sein eventuelles Vorhandensein habe ich schon oben gesprochen. Die Lateralzähne sind von denen der *T scutulum* kaum zu unterscheiden. Die Querreihen bilden einen sehr spitzen Winkel. Die Radula reicht nicht bis zum Hinterende der Radulatasche. Niere und Herz liegen wieder außerhalb der eigentlichen Mantelhöhle in einem Bruchsack.

C. Systematisches.

Ich habe im Vorstehenden versucht, für 4 Arten der Gattung *Testacella* die Charakteristika zusammenzustellen, die die Wiedererkennung der Species ermög-

lichen sollen. Wenn ich dabei nicht auch den letzten Schritt tat und neue, erweiterte Diagnosen aufstellte, so hielt mich hauptsächlich der Umstand davon ab, daß das mir vorliegende Material viel zu gering an Zahl war, um die in allem nötige Klarheit zu gewinnen. Diesen letzten Schritt zu tun, muß ich einem späteren Untersucher überlassen, der möglichst die Originale zur Verfügung hat.

Die bisher behandelten vier Species nun dürften als gute Arten sichere Geltung haben und ich möchte behaupten, daß nur diese vier Arten bestehen können, alle übrigen noch beschriebenen Stücke hingegen entweder als Synonyme einzuziehen, oder als Species spuriae bis zu einer anatomischen Nachprüfung ganz zu streichen oder wenigstens einer sicher charakterisierten Art anzufügen sind. Diese unsicheren Arten festzustellen und ihnen einen vielleicht möglichen Platz anzuweisen, soll Aufgabe der folgenden Zeilen sein. Es sei besonders betont, daß dies, von einigen Fällen abgesehen, nur mehr oder weniger bedingungsweise geschehen kann, eben nur soweit, wie es ohne Autopsie der Originale möglich ist. Daß dabei Fehler unterlaufen können, bedarf kaum der Erwähnung; sie beweisen höchstens die Unsicherheit der Arten oder die Unzulänglichkeit einer Beschreibung nur äußeren Merkmalen

1. Testacella maugei Fér.

Wir haben in *T maugei* eine Art, die in verschiedenen Punkten sehr scharf gegen die übrigen abgegrenzt ist. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn neue Stücke fast ausnahmslos richtig bestimmt worden sind. Ueber die auf Grund der Schalenform oder der Farbe des Tieres aufgestellten Variationen wurde schon

oben gesprochen. - Grateloup führt eine "Testacella burdigalensis Gassies; an sp. nova? affinis T maugei" (1855, p.15) an. Bereits Gassies und Fischer ziehen diese Gassies zugeschriebene Art zu T maugei. Ohne weiteres wegfallen müssen natürlich die von Grateloup als neue Namen für T maugei vorgeschlagenen T oceanica (1. c., p. 15) und T canariensis (1. c., p. 16). Zweifellos gehört weiter hierher "Testacella aurigaster LAYARD MS." (nach Watson 1919) von Cape Town (Kapland). Mit der Angabe "The belly of the animal was a riche golden yellow -" (fide Watson 1919, p. 221 Anm.) ist natürlich nichts anzufangen, doch glaubt WATSON, daß es sich um T maugei handeln dürfte, nachdem er selbst Testacellen von Cape Town untersuchen konnte, die bestimmt hierher gehören. Ich glaube, man kann ohne jedes Bedenken diese völlig ungenügend beschriebene Art zu T maugei einziehen. Daß die neuseeländische Testacella vagans Hutton (1883) ebenfalls eine T maugei sein dürfte, wurde von Musson (1890) vermutet, und gilt seitdem ganz allgemein als sicher. Gassies und Fischer (1856, p. 244) halten (Testacellus teneriffae d'Orb. père MS.) = Plectrophorus orbignyi Fér. 1823 für eine Testacella maugei und Taylor (1097) stimmt ihnen darin zu. Ich will mich auf keine genauere Diskussion einlassen, glaube aber, die Art ebenfalls der T maugei anreihen zu können.

Auf die fossilen Arten einzugehen, muß ich hier unterlassen. Nach TAYLOR (1907, p. 21/22) sind als Synonyme der *T maugei* zu betrachten:

T deshayesi MICHAUD 1855 (= altae-ripae GRAT. 1855), die bereits von Gassies und Fischer (1856, p. 281) als zu T maugei gehörig erkannt wurde.

Bourguignat (1862, p. 66) glaubt sie allerdings als gute Art halten zu müssen.

T bruntoniana Serres 1851 (= browniana [Serres] Grat. 1855 = occitaniae Grat. 1855), die schon nach Gassies und Fischer (1856, p. 234) der T maugei wenigstens nahestehen soll.

T lartetii Dupuy 1850 (= aquitanica Grat. 1855).

T nouleti Bourguignat 1881.

T asinina Serres 1827 (= monspessularia Grat. 1855), die allerdings wegen ihrer verhältnismäßig schmalen Schale als besondere Varietät stehen gelassen wird. Es scheint mir dies nicht gerechtfertigt zu sein.

T zelli Klein 1853 (p. 204) dürfte ebenfalls dieser Art angehören.

Soweit ich nach Abbildungen oder Kopien solcher und den mir zugängigen Originalbeschreibungen urteilen kann, möchte ich dieser Synonymie zustimmen.

2. Testacella scutulum Sow. 1823.

Die von Sowerby erstmalig von *T haliotidea* spezifisch abgetrennte Art wurde dann später lange Zeit (so noch von Gassies und Fischer u. a.) nur als var. der *T haliotidea* geführt. Taylor (1888) hat dann zuerst wieder die Gültigkeit als besondere Art nachgewiesen. Gleichzeitig zeigt er, daß die inzwischen aufgestellte *Testacella medii-templi* Tappino 1856 mit der *T scutulum* identisch ist. Daß der von Grateloup (1855, p. 15) für diese Art vorgeschlagene Name *T anglica* zu streichen ist, bedarf keiner Begründung. Von den anatomisch bekannten Arten gehört zweifellos hierher *T catalonica* Poll. 1888. Die Abbildung zu den Genitalien (tab. II, fig. 17) zeigt deutlich die für *T scutulum* charakteristische Mündungsweise des Receptaculumstieles. Auch ist, soweit man aus einer

einfachen Umrißzeichnung urteilen kann, am Ende des Penis ein Coecum vorhanden, denn der Penisretraktor beginnt erst ein wenig oberhalb der seitlichen Einmündung des Vas deferens. Daß das obere Penisende etwas keulig angeschwollen ist, kann schwerlich als Artcharakteristikum gelten, wie es Pollonera anzunehmen scheint. Wir haben auch hierin zweifellos eine mehr zufällige Bildung zu sehen, bedingt durch ungleichmäßige Kontraktion, ähnlich wie ich es oben von der mir vorliegenden T scutulum beschrieb. Der Mangel eines Flagellums endlich schließt die beiden Arten T haliotidea und T bisulcata von einem näheren Vergleich aus. Von T maugei ist aber die Pollonerasche Form sicher zu trennen, allein schon auf Grund der Angabe "con circa 34 retrattori" des Pharynx, eine Zahl, die mit der von mir oben angeführten recht gut übereinstimmt. Und endlich ist auch die Schale typisch die einer T scutulum, so daß eine Identität der T catalonica mit T scutulum, als ganz sicher gelten muß.

Nicht ganz so klar liegen die Verhältnisse bei *T pecchioli* Bourot. 1861. Die Angaben der Original-diagnose betreffen nur das Aeußere und sind daher wenig brauchbar. Soweit man nach der Abbildung der Schale (1862, tab. XIII, fig. 20/22) urteilen kann, dürfte die Art der *T bisulcata* anzureihen sein. Nun hat Pollonera den Genitalapparat einer *T pecchioli* kurz beschrieben und abgebildet (1888, p. 6 u. tab. II, fig. 18). Hiernach ist dies Stück ganz sicher eine *T scutulum*, da ein Flagellum fehlt und die Mündung des Receptaculums ganz nahe am Spermovidukt liegt. Leider bildet Pollonera die Schale nicht mit ab, so daß kein Vergleich mit dem Original möglich ist. Immerhin darf man annehmen, daß der italienische

Forscher die Bestimmung seines Stückes so genau durchgeführt hat wie es eben nur auf äußere Merkmale hin möglich ist. So können wir also auch die Bourguignatsche Art als Synonym zu *T scutulum* einziehen, solange eine anatomische Prüfung der Originalstücke aussteht. Taylor (1907, p. 17) läßt die Art als Varietät der *T scutulum* bestehen wegen der schmaleren und länglicheren Schale. Nach allem früher Gesagten halte ich selbst dies für unzweckmäßig und streiche die Species ganz.

Bei der Bearbeitung des korsischen Materials kam ich dann weiter zu dem Schluß (1925), daß auch T gestroi Issel zu T scutulum zu ziehen sei, wie es auch Taylor (1907) getan hat. Die Originalbeschreibung zwar ließ kaum einen sicheren Schluß zu, doch rechtfertigte PLATES erweiterte Darstellung diesen Schrift. Nun war mir damals eine Arbeit WAGNERS (1915) entgangen, in der auch diese Art anatomisch untersucht worden ist. Seine Darstellung stimmt im wesentlichen mit der Plates überein. Merkwürdig ist. daß auch er die Ringfurche angibt, die den Penis in zwei hier allerdings ungleiche Abschnitte teilt (nach PLATE in zwei fast gleichlange Abschnitte). Aber gerade diese Verschiedenheit in der Lage der Ringfurche scheint mir für ihre Zufälligkeit oder Inkonstanz zu sprechen, und ich halte sie auch jetzt nicht für eine typische Bildung. Wesentlicher ist die Differenz am oberen Teil der Rute, wo vor dem "hakenförmig abgebogenen" Ende ein halbkugelförmig vorspringendes Divertikel" liegen soll, an dem ein Ast des Retraktors ansetzt. Vergleichen wir Wagners Abbildung (tab. I, fig. 5, 6) mit der hier von *T scutulum* gegebenen (Fig. 5), so ist eine Uebereinstimmung deutlich genug. Auch ich fand, allerdings nicht ganz

so scharf abgesetzt wie es WAGNER abbildet, eine divertikelartige Bildung, die sich aber nur als scharfe Knickung herausstellte und die ich bestimmt als Zufallsbildung ansprach. Nehmen wir noch dazu, daß PLATE bei seiner T gestroi gar nichts von einem solchen Divertikel erwähnt, — und er hätte es bestimmt getan, wenn es vorhanden gewesen wäre. - dann scheint es mir so gut wie sicher, daß hier eine Anomalie oder eine zufällige Kontraktionserscheinung vorliegt. Dann aber kann oder vielmehr muß T gestroi als Synonym zu T scutulum gezogen werden, da sowohl das Fehlen eines Flagellums wie die Mündung des Receptaculums keine andere Möglichkeit zulassen. Daß WAGNER zum wenigsten eine nahe Beziehung zu T catalonica vermutet, wird von ihm direkt ausgesprochen (1. c., p. 438). SIMROTH (1888, p. 232) zieht T gestroi zu T haliotidea, doch ist das Tier nach des Untersuchers Angabe (1. c., p. 235) noch ganz jugendlich. Später (1910, p. 338) führt er die Art wieder gesondert an, ohne aber anatomische Angaben zu machen. Beides kann also an den eben gezogenen Schlüssen nichts ändern.

Als weitere Art ist Testacella hungarica Soos 1908 besonders nach der erweiterten Beschreibung durch Wagner (1915, p. 436) hier einzuziehen. Der Schale nach "steht diese Art der Testacella haliotidea — sehr nahe" (Wagner 1. c.) und bei deren alleiniger Kenntnis würde eine Identität direkt erforderlich sein. Nun fehlt aber dem Penis ein Flagellum, so daß sofort eine scharfe Trennung von T haliotidea notwendig ist. Da der Pharynx "zahlreiche" Retraktoren besitzt, ist eine Gleichsetzung mit T maugei hinfällig. So bleibt nur T scutulum zu näheren Vergleich und es nimmt nur Wunder, daß keiner dieser beiden Autoren

die Art auch nur erwähnt. Man muß annehmen, daß sie ihnen unbekannt war, da sie anderenfalls die Uebereinstimmung, zum wenigstens eine nahe Verwandtschaft hätten bemerken müssen. Tatsächlich läßt das Fehlen eines Flagellums, das Vorhandensein eines Peniscoecums, die Einmündung des Receptaculumstieles und die besondere Windung des Oviduktes keine andere Annahme zu als die einer Identität der Thungarica mit T scutulum.

Etwas unsicherer liegen die Verhältnisse bei Testacella companyoni Dupuy 1847, die nur nach einer Schale aufgestellt worden ist. In der allgemeinen Form ist die Schale der einer T scutulum ziemlich ähnlich. Sie unterscheidet sich von ihr nur durch eine am Oberrand gelegene, relativ schmale, aber gut markierte, sinusartige Einbuchtung. Das allein kann natürlich nicht zur Aufstellung einer neuen Art berechtigen, zumal dieser Sinus recht sehr den Eindruck einer Anomalie, etwa eines ausgebesserten Schalendefektes macht. Nun hat Simroth (1888) ein Tier untersucht, das er, als T companyoni bestimmt, von Goldfuss erhalten hatte. Da er keine Abbildung der Schale gibt, läßt sich nicht feststellen, ob diese mit Dupuys Figur (1. c., tab. I, fig. 3) völlig übereinstimmte. Man darf aber wohl eine solche Uebereinstimmung annehmen, da Goldfuss als Conchyliologe geschult sonst kaum das Stück als T companyoni festgestellt haben würde. Die anatomische Untersuchung durch Simroth ergab dann aber völlige Identität mit einer aus Triest stammenden Testacella, die Simroth für eine T haliotidea hält, weshalb er auch dieser Art die T companyoni als Synonym anreiht. Ich habe schon anderen Ortes (1925) nachgewiesen, daß dieses Triester Stück zu T scutulum gehört. Damit ist also

auch *T companyoni* dieser Species zuzurechnen. Der von Grateloup (1855, p. 15) vorgeschlagene Name *T canigonensis* (für *T comp.*) ist natürlich hinfällig.

Und endlich dürfte Testacella episcia Bourguignat 1861, p. 28 (1862, p. 63) hier einzuziehen sein. Die Originaldiagnose enthält nur das Aeußere und ist, soviel ich sehe, nur nach der Schale aufgestellt. Die Abbildung dazu (1861, tab. I, fig. 1—4; 1862, tab. XIII, fig. 1-4) stimmt so gut zu T scutulum, daß ich an einer Identität nicht zweifeln möchte. Allerdings kommt für einen Vergleich auch die T bisulcata in Betracht, deren Schalencharaktere noch relativ unsicher sind und, wie wir oben sahen, sich nicht sehr erheblich von denen der T scutulum unter-Nimmt man noch den mit T bisulcata scheiden gleichen Fundort (Nizza) hinzu, so wird eine Identität beider auch recht möglich. Zunächst glaube ich aber, die Art der T scutulum zurechnen zu müssen bis eine Prüfung des Originales, sofern dieses überhaupt existiert, etwas anderes erfordert.

Ganz zweifellos gehören noch viele als *T haliotidea* beschriebene Stücke nicht zu dieser, sondern zu *T scutulum;* so vor allem die italienischen Stücke, besonders der älteren Autoren. Meist wird sich dies allerdings nicht mehr feststellen lassen. Daß die Simrothsche *T haliotidea* von Triest sicher hierher zu rechnen ist, wurde schon angeführt. Die Beschreibung einer *T simoni* Mabille 1869, die von Caziot (1903) für Corsika zitiert wird, habe ich nicht auffinden können. Ich halte sie, wie schon früher (1925), für eine *T scutulum*.

Testacellus scutatus Lesson 1838, p. 249 beruht ohne Zweifel auf einem Schreibfehler für scutulus(m).

Die fossile *Testacella auriculata* Gassies und Fischer 1856 (p. 243, tab. II, fig 7) gehört sicher zu *T scutulum*, wie auch Taylor angibt.

Testacella bisulcata Risso, 1826.

Der von Grateloup (1855, p. 15) vorgeschlagene Name *T gallo-provincialis* ist völlig zwecklos und muß natürlich gestrichen werden.

Für sicher identisch mit T bisulcata halte ich die T fischeriana Bourguignat 1861 (1862, p. 59). Zunächst stimmen die Abbildungen der Schale gut überein. Vor allem aber hat Plates Untersuchung beider Arten eine so weitgehende Aehnlichkeit aufgedeckt, daß die Selbständigkeit der T fischeriana schwer aufrecht erhalten werden kann. Auf die völlige Uebereinstimmung in dem eigenartig gebauten Genitalapparat wurde schon oben eingegangen. Weiter ist bei beiden die Zahl der Schlundmuskeln 12 Paar, die Radula reicht bis zum hinteren Ende des Radulasackes und so fort bei fast allen Organen. Lediglich im Bau der Radula unterscheiden sich beide ein wenig schärfer, da T bisulcata einen Rhachiszahn aufweist, während dieser der T fischeriana fehlt. Ich habe schon oben (S. 186) ausgeführt, daß ich daraufhin eine spezifische Trennung nicht durchführen zu können glaube und so lange nicht die Untersuchung neuen, reichlicheren Materials beider Arten etwas anderes fordert, halte ich sie für identisch.

Die Testacella bourguignati Massot 1870 (p. 150) ist nur nach dem Aeußeren beschrieben, das natürlich nur unsichere Schlüsse erlaubt. Die Abbildung der Schale (tab. V, fig. 8—12) stimmt recht gut zu T bisulcata, hat aber auch gewisse Aehnlichkeit mit T scutulum. Solange die anatomische Untersuchung

nichts anderes verlangt, ziehe ich die Massotsche Art hier ein.

Weiter ist noch die *T bisulcata* var. *maior* Gassies und Fischer 1856 (p. 238, tab. II, fig. 5) zu erwähnen, die von Bourguignat als identisch mit seiner *T fischeriana* gehalten wird und als deren Typ verwendet wurde. Dann gehört sie also sicher zu *T bisulcata*, doch sehe ich keinen Grund, sie der Größe wegen als besondere Variation abzugrenzen.

Wieder werden auch hierher manche als *T halio-tidea* bestimmte Stücke zu stellen sein, wenngleich sich natürlich jetzt nicht mehr feststellen läßt welche.

Von fossilen Arten fügt Taylor (1907, p. 14) die Testacella williamsiani Nevill (1880, p. 101) der T scutulum an. Der Abbildung nach (tab. XIII, fig. 1) handelt es sich aber zweifellos um eine T bisulcata, wohin sie Taylor sicher auch gezogen hätte, falls er nicht T bisulcata als Synonym von T scutulum betrachtet hätte. Zudem sagt Nevill selbst "next allied to T bisulcata" (1. c., p. 101).

Testacella haliotidea Drap. 1801.

Daß T europaea Royssy 1805, Helix subterranea Lafon-du-Cujula 1806 und Testacella galliae Oken 1819 Synonyme von T haliotidea sind, ist längst bekannt und bedarf hier keiner Begründung. Ebenso gilt ganz allgemein Testacella dubia Pollonera 1888 für identisch mit T haliotidea. Die etwas später gegebene Abbildung des Genitalapparates (Pollonera, 1889, tab. I, fig. 3), die das Flagellum sowie die für die Art charakteristische Penisauftreibung sicher erkennen läßt, beseitigt jedes Bedenken gegen eine Gleichsetzung.

Weiter kann mit ziemlicher Sicherheit die Testacella barcinonensis Pollonera 1888 (p. 4) hier eingezogen werden. Der Schale nach (1. c., tab. II, fig. 13 bis 15) würde allerdings eher eine Gleichheit mit *T scutulum* zu vermuten sein, doch macht der anatomische Befund eine solche Annahme sofort unmöglich, da der Penis ein deutliches Flagellum aufweist. Die Abbildung dazu (1. c., tab. II, fig. 16) läßt allerdings eine Peniserweiterung nicht sicher erkennen, die Zeichnung ist aber so gehalten (sie stellt nur Umrisse dar), daß man ohne Zwang in den zum Teil eigenartig breiten Penisknickungen diese Erweiterung erkennen kann. Es besteht für mich an der Identität der *T barcinonensis* mit *T haliotidea* kein Zweifel, und Taylor (1907, p. 6) zieht sie ebenfalls dorthin.

Unsicher ist die Zuteilung der folgenden zwei nur dem Aeußeren nach beschriebenen Arten:

Testacella pascali Massot 1870 (p. 147), die nur auf die Schale gegründet ist, die nach der Abbildung zu urteilen (tab. V, fig. 1—6) so mit der von T haliotidea übereinstimmt, daß man eine Gleichheit beider Arten ziemlich sicher annehmen kann.

Testacella servaini Massot, 1870 (p. 154) dagegen kann nur sehr bedingt hier angeführt werden, da sie ebenso gut zu T scutulum gehören könnte. Immerhin hat die Schale (tab. V, fig. 14—17) mit der einer T haliotidea etwas mehr Aehnlichkeit.

Die folgenden Variationen der *T haliotidea*: var. ovalis Moquin-Tandon 1855, p. 39; var. maior Gassies und Fischer 1856, p. 240; var. elongata Gassies und Fischer 1856, p. 241, die auch Taylor aufführt, kann ich nicht anerkennen, da die Differenzen zu gering bezw. durch Uebergänge mit der typischen Form verbunden sind. Anders aber mit der folgenden Variation:

Testacella haliotidea var. trigona Gassies und Fischer 1856.

Gassies und Fischer haben eine Form mit auffälliger, fast dreieckiger Schale als besondere Varietät abgegrenzt. Die Originaldiagnose lautet: "Coquille un peu plus épaissie; bord droit très-dilaté vis-à-vis la spire, qui semble alors portée à gauche et non médian. Columelle élargie" (1856, p. 241). Ganz ähnliche Formen, z. T. mit besonderen Namen belegt, sind wiederholt beschrieben worden, so daß hier tatsächlich eine ziemlich konstante Variation vorzuliegen scheint, die wohl eine besondere Benennung verdient. Daß diese Variation zu *T haliotidea* gehört, geht auch aus Taylors Bearbeitung (1907, p. 8) sicher hervor.

Mit dieser identisch sind ohne viel Zweifel die folgenden Formen:

Testacella drymonia Bourguionat 1862, p. 58, tab. XIII, fig. 11—13 (= T haliotidea Costa [nec. Drap. et aut.]), die außerdem als "ex icone" ungültig ist.

Testacella brondeli Bourguignat 1862, p. 65, tab. XIII, fig. 14—16, nur nach der Schale aufgestellt.

Testacella subtrigona Pollonera 1888, p. 3, tab. II, fig. 1—3, die nach dem Autor selbst viel Aehnlichkeit mit den beiden eben genannten Arten haben soll.

Testacella haliotidea var. dilatata Pollonera 1889, p. 1, die nach eigener Angabe "somiglia molto alla var. trigona G. u. F.".

Natürlich bedarf es für jeden dieser Fälle einer Bestätigung durch die anatomische Untersuchung, doch seien diese "Arten" bis zu einer solchen als Synonyme der var. *trigona* eingezogen.

Von den folgenden drei Arten waren mir die Originaldiagnosen oder deren Kopien nicht zugänglich: Testacella beccarii Issel 1868 (Bull. mal. ital. I, p. 70). Testacella peletti Massot 1872 (Bull. Soc. Agr. Pyr. Orient. XIX).

Testacella stabilei Pini 1879 (Atti Soc. Ital. XXI).

Alle drei Angaben sind Tryon (1885) entnommen. Es besteht für mich kein Zweifel, daß auch diese Arten als Synonyme zu einer der vier bisher genannten Species gehören, und an Hand der Diagnosen ließe sich sicher auch ungefähr ihre Stellung angeben.

Die fossile Art Testacella pedemontana Sacco 1885 (fide Cockerell [Sheck-List. Conchologist. II. 1893]) kenne ich nicht. Auch sie dürfte einer bekannten Art anzureihen sein.

Bevor wir die vorstehenden systematischen Erörterungen zusammenfaßen, müssen noch zwei Punkte erwähnt werden. Der eine betrifft die Gültigkeit der Namen jener als gut erkannten Arten. KENNARD und Woodward (1921) stellen alle hierfür in Betracht kommenden Literaturstellen zusammen und erhalten auf Grund genauester Beachtung der Nomenklaturregeln folgendes:

Testacella haliotoides Lamarck 1801 = T maugei Fér. 1819.

Testacella europaea Royssy 1805 = T haliotidea Drap. 1801.

Testacella scutulum Sowerby 1823.

Die vierte Art *Testacella bisulcata* berücksichtigen sie nicht, doch ist hierfür, soweit ich sehe, kein anderer Name einzusetzen. Für die Einzelheiten der Beweisführung muß ich auf die Originalarbeit verweisen. Mag sie nun stimmen oder nicht, so halte ich trotzdem an den ganz allgemein bekannten und gebräuchlichen

Namen fest. Natürlich verkenne ich im allgemeinen durchaus nicht die Notwendigkeit, die Nomenklaturgesetze zu befolgen. Aber auch hier gibt es gewisse Grenzen. Es mag wohl Lamarck ein Exemplar der Férussacschen *T maugei* vor sich gehabt haben, aber beschrieben und zwar so beschrieben, daß die Art wiederzuerkennen ist, hat er seine *T haliotoides* nicht. Wohl aber tat dies Férussac, und so scheint es mir doch das Gegebene und, um zwecklos Verwirrungen zu vermeiden, das Vernünftigere, diesen Namen bestehen zu lassen, was sofort zur Folge hat, daß auch Draparnauds *T haliotidea* stehen bleiben kann.

Der zweite Punkt betrifft die höheren systematischen Kategorien, denen Testacella eingeordnet werden soll. Die Familie muß den Namen Testacellidae tragen, der aber nicht im Sinne der älteren Autoren gebraucht werden darf. Man faßte ja unter dieser Bezeichnung lange Zeit sämtliche Formen mit dem für die Raublungenschnecken charakteristischen Gebiß zusammen. So wird vor allem die Gattung Daudebardia auch heute noch meist zu den Testacellidae gestellt. Ich werde noch kurz, z. T. referierend, auf diese Fragen der Phylogenie der Raublungenschnecken eingehen. Hier sei nur so viel gesagt, daß Testacella und Daudebardia trotz mancher Aehnlichkeit doch zwei ganz verschiedenen Wurzeln entstammen müssen, daß also reine Konvergenzbildungen vorliegen, die allein absolut keine Berechtigung geben, eine einheitliche Familie aufzustellen. WATSON (1919) faßt die Testacellidae mit den Oleacinidae zusammen als Agnatha; alle anderen Raublungenschnecken trennt er, zu weiteren Gruppen zusammengeordnet, ab. Ich kann ihm darin nur beistimmen, denn die vielfach gebrauchte Bezeichnung Agnatha für alle Raublungenschnecken ist nicht haltbar, da sie eben Formen zusammenbringt, die ganz verschiedenen Wurzeln entstammen. Auch darauf komme ich noch zurück. Es bleibt hier nur noch die Frage, ob man eine Teilung des Genus Testacella in Untergattungen vornehmen soll. Schon ehe ich Wagners Arbeit (1915) kannte, hatte ich diesen Gedanken erwogen und war zu dem Schluß gekommen, daß ein solcher Schritt wohl zweckmäßig sein könnte. Allerdings glaubte ich damals, daß mehr Arten bestehen bleiben würden. Nun hat, wie schon angedeutet, WAGNER bereits eine solche Trennung vorgenommen und erfaßt die Formen ohne Flagellum als Testacella s. str., die mit Flagellum als Testacelloides zusammen. Man könnte diese Einteilung wohl als rein descriptive annehmen, wenn sie vielleicht auch bei der geringen Artenzahl nicht erforderlich ist. Vom phylogenetischen Standpunkt aus aber ist dagegen Einspruch zu erheben. Wenigstens glaube ich, wie noch genauer gezeigt werden soll, daß T bisulcata der T haliotidea doch ferner steht als eine solche subgenerische Vereinigung andeuten würde. Da aber eine systematische Gruppierung den phylogentischen Erwägungen Rechnung tragen soll und muß, ist eine solche subgenerische Trennung abzulehnen.

Somit ergibt sich folgende Aufstellung, in der die wesentlichsten Synonyme kurz eingefügt sind:

A) Agnatha.

- I. [Oleacinidae].
- II. Testacellidae Gray 1840.

Testacella Cuvier 1800 (= Testacellus Lmck. 1801).

Testacella maugei Fér. 1819.

(= haliotoides Lmck. 1801 pt. = scutata Lesson 1838 = burdigalensis [Gassies] Grat. 1855 = oceanica Grat. 1855 = canariensis Grat. 1855 = aurigaster Layard MS. = simoni Mabille 1869 = vagans Hutton 1883 = teneriffae d'Orb. père MS. = Plectrophorus orbignyi Fér. 1823 = Fossilia: T asinina Serres 1827 = monspessularia Grat. 1855 = bruntoniana Serres 1851 = browniana [Serres] Grat. 1855 = occitaniae Grat. 1855 = deshayesi Mich. 1855 = altae-ripae Grat. 1855 = nouleti Bourgt. 1881).

Testacella scutulum Sowerby 1823.

(= anglica Grat. 1855 = haliotidea var. scutulum Autt. = companyoni Dup. 1847 = canigonensis Grat. 1855 = medii-templi Tapping 1856 = pecchioli Bourgt. 1861 = episcia Bourgt. 1861 = gestroi Issel 1873 = catalonica Poll. 1888 = haliotidea Srth. 1888 (nec Drap.) = hungarica Soos 1908 = Fossilia: auriculata G. u. F. 1856).

Testacella haliotidea Drap. 1801.

(= europaea Royssy 1805 = Helix subterranea Laf. d. Cuj. 1806 = T galliae Ocken 1815 = pascali Massot 1870 = servaini Massot 1870 = dubia Poll. 1888 = barcino nensis Poll. 1888).

T haliotidea (DRAP.) var. trigona GASS. u. FISCH. 1856.

(= drymonia Bourgt. 1861 = brondeli Bourgt. 1861 = subtrigona Poll. 1888 = haliotidea var. dilatata Poll. 1889).

Testacella bisulcata Risso 1826.

(= galloprovincialis Grat. 1855 = fischeriana [= bisulcata var. maior G. u. F. 1856] Bourgt. 1861 = bourguignati Massot 1870 = Fossilia: williamsiana Nevill 1880).

C. Geographisches.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, sämtliche in der Literatur angegebene Fundorte im einzelnen festzustellen. Vielmehr will ich mich lediglich darauf beschränken, die Wohngebiete in großen Linien zu umgrenzen, zumal Taylor (1907) wenigstens für die drei englischen Arten eine mehr detaillierte Aufstellung gegeben hat.

Testacella maugei S. W.-England (Wales), — S.-Irland — Frankreich, ausschließlich in den westlichen, atlantischen Departements — Spanien, wieder nur in den westlichen Provinzen (Asturien, Andalusien) — Portugal, parallel dem Coimbra — Azoren — Kanarische Inseln — Madeira — Kapland — Neuseeland — Philadelphia.

Es bedarf kaum einer näheren Begründung, wenn ich das amerikanische und australische Vorkommen dieser Art als Verschleppung durch den Menschen betrachte, und es ist wohl in neuerer Zeit auch kaum mehr daran gezweifelt worden. Anders verhält es sich mit dem südafrikanischen Vorkommen. Am energischsten vertritt wohl Simpoth (1907) den Standpunkt, daß diese Testacella nicht dorthin verschleppt, sondern aktiv hingekommen sei. Gerade die entgegengesetzte Meinung hat als letzter wohl Watson, der eine passive Einschleppung für selbstverständlich hält. Ich schließe mich vollkommen Watsons Ansicht an und glaube, daß eine andere Erklärung unhaltbar ist. Die beiden Hauptgründe, die Simroth für sich anführt, sind nicht stichhaltig. Es wäre "durchaus verkehrt, die südafrikanische Testacella als die einzige verschleppte Form

anzusehen" (Siмroтн, 1907, р. 797). Es handelt sich ja garnicht um "die einzige verschleppte Form", oder sollte Simroth die T maugei von Neuseeland auch als aktiv dorthin gekommen ansehen? Das kann man kaum annehmen. Wenn die Schnecke aber diese weite Strecke verschleppt werden konnte, warum dann nicht auch die viel kürzere von Süd-West-Europa nach Süd-Afrika. Simportis Einwand, "wir transportieren keine Pflanzen mit derartig großen Erdballen, daß darin Regenwürmer und Schnecken zusammen aushielten, über See" (1. c., p. 797), ist aber nicht stichhaltig, denn es ist absolut nicht nötig mit der Schnecke auch das Futtertier zu transportieren, da ja die Schnecken recht lange Hungerperioden aushalten können. Außerdem gibt Watson an (1919, p. 222), daß sich Testacellen mit Schleimkokons für mehrere Wochen umgeben können. Es besteht also kein Zweifel, daß T maugei auch nach Süd-Afrika eingeschleppt worden ist.

Unsicher aber ist, ob diese Art in Nord-Afrika, Marokko oder Algier etwa, vorkommt. Eine sichere Angabe ist mir nicht bekannt geworden. Lediglich TAYLOR (1907) führt ein Stück von Tanger an, das von Hesse (188, p. 9) bedingungsweise zu *T bisulcata* gestellt wurde, das aber zu *T maugei* gehören soll. Mir scheint es fast, als habe Hesse mit seiner Bestimmung recht. Jedenfalls liegt kein Grund vor, eine Identität mit *T maugei* zu fordern. Dann würde *T maugei* in Nord-Afrika fehlen.

Fossil (mio- und pliozän) findet sich diese Art auch weiter östlich, bis zum Rhonegebiet.

Testacella scutulum England, überall verstreut.

— S.O.-Irland — Frankreich, aber kaum östlicher als bis zur Seinelinie; in Südfrankreich häufiger — O.-Spanien — Italien, doch in Süditalien spärlicher

und nicht ganz sicher; nach Bourguignat auch noch auf Sizilien — Korsika — Sardinien — Dalmatien.

Die Art scheint in N.-Afrika sicher zu fehlen und wird dort durch die folgenden Species vertreten.

Testacella bisulcata: S.-Frankreich — Italien — Sizilien — O.-Spanien — N.-Afrika.

Das Vorkommen ist also auf einen relativ schmalen Küstenstreifen um das westliche Mittelmeer herum beschränkt. Die Art fehlt bisher auf Korsika, Sardinien und den Balearen. Auch scheint sie auf italienischem Gebiet nur vereinzelt vorzukommen.

Testacella haliotidea: Die Art bewohnt fast ganz West- und Südwest-Europa sowie Nord-Afrika. Nach Taylor führe ich an: England — Irland — Belgien — Frankreich, bis Westdeutschland und Schweiz — Spanien — Portugal — Kanarische Inseln — Madeira — Balearen — Italien, bis nach Dalmatien hin — Nord-Afrika.

Nord-Amerika (Philadelphia).

Das vereinzelte nordamerikanische Vorkommen beruht sicher wieder auf Verschleppung. Im übrigen Gebiet aber scheinen doch nicht alle Angaben ganz zutreffend zu sein. Die Art dürfte weiter südlich immer sporadischer auftreten. Hier ist eben ein sicheres Urteil sehr erschwert, da vielfach *T haliotidea* angegeben wird, die garnicht hierher, sondern zu *T scutulum* oder *T bisulcata* gehört.

Testacella haliotidea var. trigona: England — Frankreich (Bordeaux) — Italien (Turin, Capri) — N.-Afrika (Algier) — Cuba (Habana).

Das letztere Vorkommen ist sicher durch Verschleppung zu erklären.

Zusammenfaßend können wir also die Wohngebiete wie folgt umschreiben: T. maugei: atlantische

Küstengebiete; T. bisulcata: ost-mediterrane Küstengebiete; T. scutulum: von dem nördlichen (Ost-) Mittelmeergebiet in schmalem Streifen über Westfrankreich bis nach England; T. haliotidea: (+- var. trigona): West- und Süd-West-Europa, Nord-Afrika.

Fragen wir nun, wie diese Verbreitung, die doch zum Teil leidlich gut abgeschlossen ist, zu Stande gekommen ist, so kann man eine einigermaßen befriedigende Lösung nur geben, wenn wir uns über die phylogenetische Entstehung der Gattung und ihrer Arten Klarheit zu verschaffen suchen.

E. Phylogenetisches.

Wenden wir uns zunächst der Phylogenie der Arten zu, so kann man ohne viel Bedenken die T maugei als die älteste Form hinstellen. Die Reduktion der Schale ist am wenigsten unter allen Arten fortgeschritten. Herz und Niere liegen noch vollkommen innerhalb der hier noch genügend geräumigen Mantelhöhle. Der Pharynxretraktor steht noch im Anfang der Aufspaltung in zahlreiche Einzelbündel. Der Penis zeigt noch keinerlei Sonderbildungen in Form eines entständigen Flagellums oder von Erweiterungen u. a. Daß die Ausbildung des endständigen Flagellums etwas sekundäres ist, werde ich weiter unten zu zeigen versuchen. Schließlich deutet auch der Umstand, daß die Art im Tertiär ein viel größeres Gebiet bewohnt haben muß, darauf hin, daß wir eine alte, gleichsam im Aussterben begriffene Form vor uns haben. verhältnismäßig nahe steht T scutulum. Ihre Schale ist zwar wesentlich stärker zurückgebildet und Herz und Niere sind aus der Mantelhöhle herausgedrängt. In der Aufspaltung der Pharynxretraktoren hat sie sogar schon ein Extrem erreicht. Anders aber hin-

sichtlich der Genitalien. Auch hier zeigt der Penis noch keinerlei äußerlich sichtbare Anhangsgebilde, wohl aber finden wir schon ein Coecum, also gewissermaßen den Anfang einer Flagellumbildung. Dies zeigt uns dann zugleich, daß die T haliotidea aus einer scutulum-ähnlichen Form hervorgegangen ist. Wesentschwieriger aber liegt die Sache bei der T bisulcata. Sie wegen des "Flagellums" direkt von einer haliotidea-artigen Stammform herzuleiten, ist kaum möglich, den bei T haliotidea finden wir das Flagellum an der Penisspitze, bei T b'sulcata aber nahe der Basis. Dazu kommt, daß T bisulcata noch eine relativ geringe Zahl Schlundmuskeln besitzt. Beide Tatsachen veranlassen mich, die Wurzel der T bisulcata tiefer am ·Stammbaum zu suchen. Da aber müssen wir doch wohl eine Form nehmen, die noch keinerlei Flagellum besaß, denn nur so wäre es zu erklären, daß ein solches Anhangsgebilde in so verschiedener Weise zur Ausbildung kam. Nun erhebt sich aber die Frage, ob wir denn überhaupt das Flagellum einer T haliotidea mit dem "Doppelflagellum" oder wenigstens dessen in den Penis mündenden Teiles einer T bisulcata ohne weiteres gleichsetzen können. Ich glaube dies verneinen zu müssen. Ersteres ist eine Bildung, die zwar bei den Vorfahren gewissermaßen in der Anlage (bezw. die Tendenz hierzu) vorhanden war. die aber erst innerhalb der Gattung Testacella voll zur Entwicklung kam. Letzteres aber ist ein nun allerdings modifizierter Rest einer Bildung der Vorfahren der Testacelliden. Um dies leichter verstehen zu können, müssen wir vorerst auf die Herleitung der Testacellen eingehen. Diese Fragen sind in letzter Zeit erst von WATSON (1919) in umfassender Weise erörtert worden, so daß ich auf ihn verweisen könnte. Da die Arbeit

aber in einer nicht allgemein zugängigen Zeitschrift veröffentlicht worden ist, halte ich es nicht für unzweckmäßig hier referierend*) darüber zu berichten, wenigstens soweit die Testacellen in Frage kommen.

"Bis in die neueste Zeit hinein wird ziemlich allgemein angenommen, daß die Testacellen mit den Daudebardien verwandt seien und letztere von Hvalinia herstammen. Die Beziehungen zwischen Daudebardia und Hyalinia sind sehr enge, so im Nervensystem, den Genitalorganen, dem Exkretionssystem u. a. Vor allem aber zeigt Daudebardia auf entsprechend frühen Entwicklungsstadien ein Schale, die völlig der einer Hyalinia gleicht und in die sich das Tier sogar zurück-So kann die Herleitung der Daudeziehen kann. bardia von Hyalinia, also von Zonitiden, als ganz sicher Dies ist aber nicht auch bei Testacella der Trotz mancher Aehnlichkeit finden sich zahlreiche Differenzen, die eine nähere Verwandtschaft völlig unmöglich machen. Wir haben:

	Testacella	Daudebardia (+ Hyalinia)	
Schale	Apex nach hinten; Columella parallel zur größten Länge der Schale	Columella fast recht- winkelig zur Länge des Tieres und zum größten Durchm. der Schale	
Fußdrüse:	Frei in der Leibes- höhle und von be- sonderer Struktur	Im Fuß eingebettet und von normalem Bau	
Epidermiszellen:	Nur an der Außen- seite verdickt	Allseitig verdickt	
Kiefer:	Fehlt	Schwach vorhanden	

^{*)} Der folgende Abschnitt, der die WATSONschen Befunde (1919, p. 238 ff) referierend wiedergibt, ist zwischen "————" gesetzt.

Testacella

Daudebardia (+ Hyalinia)

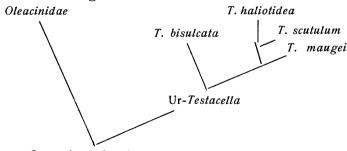
Radulasack:	Gänzlich von den Retraktoren um- hüllt	Nur unvollkommen umhüllt	
Visceralganglien:	Alle getrennt	Das rechte Parietal- ganglion mit dem Abdominialgang- lion verschmolzen	
Verhof:	Hinter dem Ven- trikel	Vor dem Ventrikel	
Herz:	Rechts der Niere	Links der Niere	
Sekundärer Ureter:	Fehlt	Vorhanden	
Penis:	Kreuzt den rechten Tentakelretraktor	Verläuft außen vom rechten Tentakel- retraktor	
Genitalporus:	An der Kopfseite	Mehr rückenwärts	

So bleiben abgesehen von den durch die Carnivorie bedingten Uebereinstimmungen (Konvergenz) eigentlich keine Beziehungen, und Testacella kann einfach nicht von *Daudebardia* abzuleiten sein. aber ist kein Grund, die Wurzel der Testacellen noch bei den Zonitiden zu suchen. Ja, die hochentwickelten carnivoren Charaktere einer Testacella machen es wahrscheinlicher, eine schon zur Carnivorie übergegangene Gruppe als Ausgangspunkt zu nehmen. Beutlers Annahme, daß Paryhanta der Vorfahr der Testacellen sei, ist aus verschiedenen anatomischen und auch geographischen Gründen unmöglich. Vor allem würde die Paryphanta-Schale bei weiterer Reduktion eine Schizoglossa-Schale, niemals aber eine Testacellen-Schale liefern. Nun besitzen aber die Oleacinidae eine Schale, deren Columella parallel zur größten Länge verläuft. Eine weitere Reduktion eines solchen Gehäuses muß

eine Testacellen-Schale ergeben. Aber auch die Anatomie bestätigt die große Aehnlichkeit beider. Mit keiner anderen Gruppe der Raublungenschnecken haben die Oleaciniden so viel Uebereinstimmung wie eben mit den Testacellen und es kann kaum daran gezweifelt werden daß letztere von jenen abzuleiten sind."

Durch Strebel (1882) wissen wir nun, daß manche Oleaciniden, so z. B. Streptostyla, unten am Penis einen flagellenförmigen Anhang aufweisen, der als Glandula mucosa bezeichnet und von Simroth als Rest einer Pfeildrüse aufgefaßt wird. Ich kann mich nicht im Einzelnen hierauf einlassen, doch scheint mir hier ein Anhalt gegeben zu sein, wie wir uns die Bildung des "Doppelflagellums" der T bisulcata erklären können.

Wir dürfen also, um auf den Ausgangspunkt zurück zu kommen, diese Art nicht direkt von *T haliotidea* herleiten, ja, wir können sie uns dann nicht einmal aus einer *T maugei* hervorgegangen denken, sondern müssen für sie zusammen mit letzterer eine gemeinsame Wurzel, eine Ur-*Testacella* annehmen. Am kürzesten läßt sich Vorstehendes in Form eines Stammbaumes wie folgt zusammenfassen:



Stammform der Agnatha

Nach diesen Feststellungen gilt es weiter zu erörtern, wo das Entwicklungszentrum der Testacellen anzunehmen ist, und in welche Zeit ihre Herausbildung fallen dürfte. Die Mehrzahl der rezenten Oleaciniden lebt in Zentral-Amerika und Westindien, fossil aber, und zwar noch im Tertiär, finden wir hierher gehörige Formen recht häufig auch in West- bis Mittel-Europa, ja, die Oleacinidengattung Poiretia (Glandina) lebt auch heute noch im Mediterrangebiet. Da wir nun Testacellen auch fossil nur im südwestlichen Europa finden, so liegt es nahe, dort auch das Entstehungszentrum anzunehmen. Allerdings könnte auch Nord-Afrika hierfür in Frage kommen, doch glaube ich dies ablehenen zu müssen, da sonst das Vorkommen in Afrika. vor allem auch mehr nach Süden hin, häufiger sein müßte. Prinzipiell ist aber eine Entscheidung auch nicht erforderlich, d'a praktisch das Entstehungsgebiet das gleiche sein würde.

Weiter konnten wir feststellen, daß die ältesten, bisher bekannten Testacellen aus dem Miozän stammen. so daß wir mindestens diese Periode oder wohl besser das Eozän als Zeit der Herausbildung der Testacellen annehmen müssen. Wir dürfen also folgern, daß im Oligozan die ganze süd-westliche (europäische) Holarktis von zwei Testacellen bewohnt wurde, T bisulcata an der mediterranen Küste und T maugei mehr nach Norden hin; dabei scheint letztere viel häufiger zu sein. Etwa im Pliozän mag dann, ungefähr im heutigen Frankreich, die T scutulum entstanden sein, die in rascher Entwicklung die beiden anderen Arten stark verdrängte, und zwar die T maugei nach den atlantischen Küsten, die I bisulcata mehr nach den Süden, wobei sie über die pliozäne Verbindung Nord-Afrikas mit Europa über Sızilien hinweg auch in das afrikanische Gebiet eindrang. Aber noch ehe T scutulum diese Brücke erreichte, muß sie wieder verschwunden sein, so daß die Art nicht mehr nach Nord-Afrika gelangen konnte. Mit dieser Annahme einer pliozänen Entstehung der *T scutulum* steht auch in gutem Einklang, daß die Azoren und Kanaren nur von *T maugei* bewohnt werden (*T haliotidea* dürfte sicher erst später passiv hingekommen sein*). Die Ablösung dieser Inseln vom Festland wird allgemein etwa ins Pliozän verlegt, d. h. in eine Zeit, zu der *T scutulum* noch nicht soweit westwärts gelangt war.

Und endlich mag dann gegen Ende des Pliozäns aus der *T scutulum* heraus die *T haliotidea* entstanden sein, die, wohl zur Ausbreitung besonders geeignet, rasch fast das ganze Gebiet eroberte. Auf die atlantischen Inseln sowohl wie auch Afrika*) konnte sie allerdings nur passiv gelangen. Sind die bisherigen Annahmen richtig, dann muß, mit Ausnahme der mehr südlichen *T bisulcata*, England und Irland die drei übrigen Arten beherbergen, denn ihre Abtrennung vom Festland erfolgte sicher erst sehr spät; sie kommen tatsächlich auch vor.

Mehr als diese kurzen Andeutungen zu geben, halte ich für zwecklos, da wir eben von einer relativ großen Zahl von Funden nicht mit Sicherheit sagen können, ob sie richtig bestimmt sind. Immerhin glaube ich doch, daß sich Wesentliches nicht ändern wird.

Literaturverzeichnis.

BOURGUIGNAT, M. J. R., 1861. Notice sur les espèces vivantes et fossiles du genre Testacella. — Rev. Mag. Zool., Vol. XIII, 1861, p. 513/524 und Spiciléges Malacol., Paris, 1862.

^{*)} Der sichere Nachweis, daß die auf den atlantischen Inseln und in Nord-Afrika vorkommende *T haliotidea* auch eine solche ist und nicht etwa zu *T scutulum* gehört, steht noch aus. Wäre letzteres der Fall, was ich nicht für ganz ausgeschlossen halte, so würde sich an obigen Annahmen prinzipiell nichts ändern.

- BOURGUIGNAT, M. J. R., 1881. Historie malacologique de la colline de Sansan, précédée d'une notice géologique. Paris 1881.
- COCKERELL, D. T. A., 1885. Sci. Goss., p. 225 (fide TAYLOR, 1907).
- COLLINGE, W. E., 1893. The morphology of the generative system in the genus Testacella. Ann. Mag. Nat. Hist. (6), Vol. XII, 1893, p. 21/26.
- DRAPARNAUD, J. Ph. R., 1801. Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de la France. Paris, An XIII (1801).
- DUPUY, D., 1847. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et d'eau douce qui vivent en France. Paris, 1847 (— 1852).
- (— 1852). DUPUY, D., 1850. Description de quelques espèces de coquilles terrestres et fossiles de Sansan. — Journ. Conchyl. Paris, Vol. I, 1850, p. 300/313.
- GASSIES, I. B. und P. FISCHER, 1856. Monographie du genre Testacella. Act. Linn. Soc. Bordeaux, Vol. XXI, 1856, p. 195/248.
- GRATELOUP, 1855. Distribution géographique de la famille des Limaciens. Bordeaux, 1855.
- HESSE, P., 1885. Nacktschnecken von Tanger und Gibraltar.

 Malak. Bl. N. F. Vol. VII, 1885, p. 9/17.
- HOFFMANN, H., 1925. Ueber die Nacktschnecken von Corsica.

 Mittlg. Zool. Mus. Berlin. Im Druck.
- HUTTON, F. W., 1883. Descriptions of new Land-Shells. Trans. N. Z. Inst., Vol. XV, 1883, p. 134/141.
- ISSEL, A., 1873. Di alcuni molluschi raccolti nell' isola di Sardegna dal dott. Gestro. — Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, Vol. IV, 1873, p. 275/281.
- KENNARD, A. S. und B. B. WOODWARD, 1921. Nomenclatorial notes relating to British non—marine Mollusca. Proc. Mal. Soc. London, Vol. XIV, 1921, p. 77.
- KLEIN, O., 1853. Conchylien der Süsswasser-Kalkformation Württembergs. — Württ. Nat. Wiss. Jahreshefte, Vol. IX, 1853, p. 203/215.
- LACAZE-DUTHIERS, H. de, 1887. Histoire de la Testacelle. — Arch. Zool. Exp. Gén. (2) Vol. V, 1887, p. 459/596.
- MABILLE, J., 1869. Supplément de la fauna Corse. Arch. Malac. Paris, 1869, p. 62 (fide CAZIOT. Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. Corse, Vol. XXIII, 1903).
- MASSOT, P., 1870. Des Testacelles françaises. Ann. Malacol., Vol. 1, 1870 (1884), p. 145/157.
- MICHAUD, G., 1855. Description des coquilles fossiles découvertes dans les environs de Hauterive (Isère). Ann. Soc. Linn. Lyon, N. Sér. Vol. II, p. 33/64.

- MOQUIN-TANDON, 1855. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Vol. II. Paris, 1855.
- MUSSON, CH. T., 1890. On the naturaliset forms of Landand Fresh-Water Mollusca in Australia. Proc. Linn. Soc. New South Wales, (2) Vol. V, 1890, p. 883/896.
- PFEFFER, G., 1878. Beiträge zur Naturgeschichte der Lungenschnecken. 4. die Agnathen .— Jahrb. Deutsch. Malak. Ges., Vol. V, 1878, p. 62/84.
- PLATE, L. 1891. Die Anatomie der Gattung Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrb. Anat., Vol. IV, 1891, p. 505/630.
- POLLONERA, C., 1888. Appunti di Malacologia .— I. Di alcune Testacelle raccolte presso Torino. II. Di alcune Testacelle spagnole. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino, Vol. III, 1888, Nr. 43.
- POLLONERA, C., 1889. Osservazioni intorno ad alcune specie di Testacelle. Ibid., IV, 1839, Nr. 57.
- RISSO, A., 1826. Histoire naturelle de l'Europe méridionale. Vol. IV, Paris ,1826.
- SCHARFF, R. F., 1892. Einige Bemerkungen über eine Reise in Korsika. Ber. Senckenberg. Naturf. Ges., 1892, p. 153/167.
- SIMROTH, H., 1888. Die Nacktschnecken der portugisischazorischen Fauna etc. — Nova Acta K. Leop. Akad., Vol. LVI, (1888) 1891, p. 203/424.
- SIMROTH, H., 1907. Die Aufklärung der südafrikanischen Nacktschneckenfauna etc. Zool. Anz. Vol. XXXI, 1907, p. 792/799.
- SIMROTH. H., 1910. Nacktschneckenstudien in den Südalpen. — Abhdig. Senckenberg. Naturf. Ges., Vol. XXXII, 1910, p. 275/348.
- SOOS, L., 1908. Magyarorszagi uj Csiga-Faj. Un Gastéropode nouveau de Hongrie. Ann. Mus. Nat. Hung., Vol. VI, 1908, p. 298.
- SOWERBY, G. B., 1823. The genera of recent and fossil shells. London, 1823.
- STREBEL, H., 1882. Beitrag zur Kenntnis der Fauna mexikanischer Land- und Süsswassermollusken. Hamburg 1882. ff.
- TAYLOR, J. W., 1888. On the specific distinctness and the geographical distribution of Testacella scutulum G. B. Sowerby. Journ. Conch. London, Vol. V, 1888. p. 337/347.
- TAYLOR, J. W., 1907. Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles. Testacellidae. Pt. 8/9. London, 1907.
- TRYON, G. W., 1885. Manual of Conchology (2) Pulmonata l. 1885.

- WAGNER, A. J., 1914. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Stylommatophoren aus dem Gebiete der Monarchie und der angrenzenden Balkanländer. — Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, math.—naturwiss. Kl., Vol. XCI, 1914, p. 429/498.
- WATSON, H., 1919. Studies on the Carnivorous Slugs of South Africa etc. Ann. Natal Mus., Vol. III, 1919, p. 107/267.
- WEBB, W. M., 1897. The British Species of Testacella. Journ. Malacol. Vol. VI, 1897, p. 49/56.
- WESTERLUND, C. A., 1886. Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. I. Lund (Berlin) 1886.

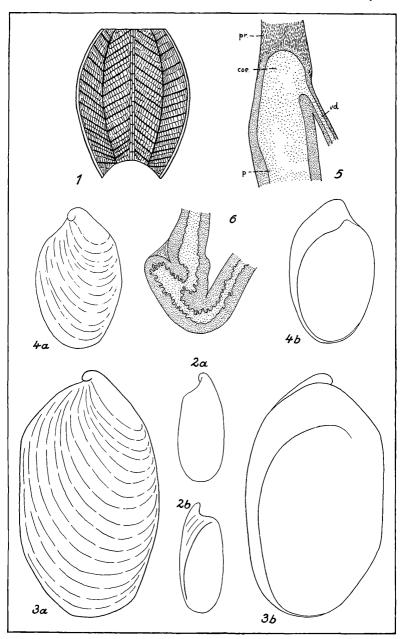
Tafelerklärung.

Tafel V.

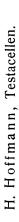
- Fig. 1. Schema der Furchenanordnung einer Testacella.
- Fig. 2. Testacella maugei. Schale (nach TAYLOR, 1907, tab. l, fig. 13). Vergr. 2:1.
- Fig. 3. Testacella scutulum. Schale. Vergr. 6:1.
- Fig. 4. Testacella haliotidea. Schale. Vergr. 6:1.
- Fig. 5. Testacella scutulum. Penisende stärker vergrößert. coe. Coecum; p. Penis; pr. Penisretraktor; vd. Vas deferens.
- Fig. 6. Testacella haliotidea. Peniserweiterung stärker vergrößert. Vergr. 32:1.

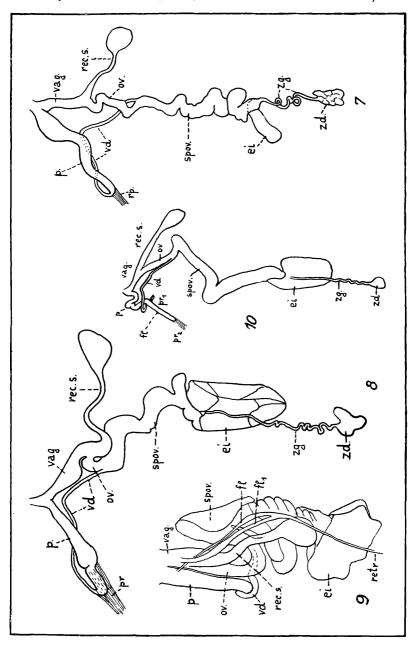
Tafel VI.

- Fig. 7. Testacella maugei. Genitalapparat. ei. Eiweißdrüse; ov. Ovidukt; p. Penis; pr. Penisretraktor; rec. s. Receptaculum seminis; spov. Spermovidukt; vag. Vagina; vd. Vas deterens; zd. Zwitterdrüse; zg. Zwittergang. Vergr. 5:1.
- Fig. 8. Testacella scutulum. Genitalorgane. Abkürzungen wie in Fig. 3. Vergr. 2:1.
- Fig. 9. Testacella bisulcata. Genitalendwege. Abkürzungen wie in Fig. 3; dazu fl. das Penis-; flg. das Vaginalflagellum; retr. Flagellum-(Penis-)Retraktor. nach PLATE. 1891, tab. XXXVII, fig. 113). Vergr. 9:1.
- Fig. 10. Testacella haliotidea. Genitalorgane. Abkürzungen wie in Fig. 3; dazu fl. Flagellum. Vergr. 2:1.



H. Hoffmann, Testacellen.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Hoffmann Hans

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Testacellen. 171-221