

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Untersuchungen zur Anatomie und Ökologie von *Lithoglyphus naticoides* (C. PFEIFFER).¹⁾

Von HEINRICH KRAUSE, Bensheim a. d. B.

Mit 25 Abbildungen.

Unter den Prosobranchiern des Süßwassers gehört *Lithoglyphus naticoides* (C. PFEIFFER) zu den in der Literatur am wenigsten erwähnten Arten. Seit der ersten Untersuchung und Beschreibung des Tieres durch C. PFEIFFER (1828) unter den getrennten Namen *Paludina naticoides* und *Paludina fusca*, die vermutlich nur Standortvarietäten der gleichen Art darstellen, haben nur noch SCHEPMAN (1874) und in neuerer Zeit KRULL (1935) diese Art einer anatomischen Untersuchung unterzogen. Alle Darstellungen erweisen sich jedoch als lückenhaft. Wesentlich häufiger finden sich Literaturangaben über Vorkommen und Verbreitung dieser Schnecke, ganz vereinzelt dagegen enthalten diese Angaben knappe ökologische Bemerkungen, die zum Teil auch noch reich an Widersprüchen sind. Es erschien mir daher lohnend, eine umfassendere anatomische und ökologische Untersuchung dieser Art durchzuführen. Im Zusammenhang mit dem Bau der Organe sollen auch einige biologische Angaben eine kurze Erwähnung finden. Herrn Professor Dr. W. E. ANKEL bin ich für die Übertragung dieser Arbeit und für ständige rege Anteilnahme und Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

I. Anatomischer Teil.

Gehäuse.

Die beste Beschreibung des Gehäuses von *Lithoglyphus naticoides* gibt EHRMANN in „Tierwelt Mitteleuropas“ (1937). Hierzu einige ergänzende Angaben: Die Schulterung des letzten Umganges ist keineswegs bei allen Exemplaren deutlich. Tiere mit gut geschultertem letzten Umgang kommen neben gleichgroßen Tieren, bei denen eine Schulterung kaum wahrnehmbar ist, im gleichen Biotop zusammen vor. Es handelt sich sicherlich um rein individuelle Unterschiede, die zur Aufstellung von Formenkreisen keine Berechtigung geben. Auch die Farbgebung „grauweiß bis grünlichgelb“ muß mit einiger Vorsicht hingenommen werden. Bei der sehr großen Zahl der untersuchten Exemplare sind mir ausgesprochen grauweiße Gehäuse nicht begegnet. Ein grünlich-gelber Farbton da-

¹⁾ Gekürzte Dissertation der Technischen Hochschule Darmstadt.

gegen ist verhältnismäßig häufig. Die Hauptmenge der Tiere zeigt eine schmutzighellbraune Gehäusefarbe. Jüngere Tiere sind im allgemeinen heller gefärbt als ältere; sie zeigen auch einen wesentlich deutlicheren Mattglanz. Schalen von abgestorbenen Tieren, die längere Zeit im Schlamm gelegen haben, waren schwarz verfärbt, nur der Kallus der Spindelseite hatte seine helle, fast weiße Farbe behalten.

SCHEPMAN (1874) wies erstmalig auf den Sexualdimorphismus der Gehäuse hin, wonach sich bei männlichen Tieren eine deutliche Ausbuchtung des Mündungsrandes feststellen ließ (Abb. 1), während die weiblichen Tiere einen geraden Mündungsrand zeigten. KRULL (1935) bemerkt hierzu, daß dieses Merkmal gelegentlich schwach ausgeprägt ist. Auf Grund eigener Feststellungen kann ich sagen, daß alle Tiere, die einen ausgebuchteten Mündungsrand besaßen, von kleineren Exemplaren allerdings abgesehen, männliche Tiere waren, daß dagegen ein nicht ausgebuchteter Mündungsrand nicht unbedingt auf ein Weibchen hinweisen muß.

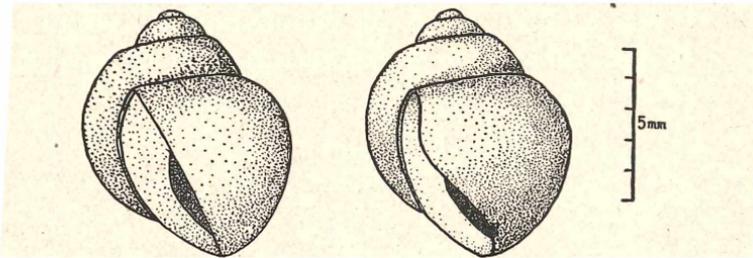


Abb. 1. Gehäuse von *Lithoglyphus naticoides*. a) weibliches Tier, b) männliches Tier.

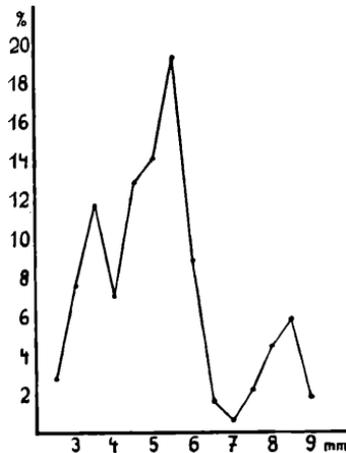
In den meisten Bestimmungsbüchern wird die Gehäusegröße mit einer Höhe von 11 mm und einem Durchmesser von 7,5 mm angegeben. Tiere dieser Größe habe ich im untersuchten Gebiet nicht gefunden. Das größte, mir erreichbare Exemplar zeigte eine Gehäusehöhe von 9,6 mm, eine Breite von 8,3 mm und eine Dicke von 5,6 mm. Die Mündungshöhe betrug 6,7 mm und ihre Breite 4,4 mm. Beide Messungen erfolgten in der Ebene der Mündung. Tiere dieser Größenordnung waren jedoch äußerst selten zu finden. Die Masse der größten Exemplare waren kaum höher als 7-8 mm.

Um die Größenverhältnisse in einer geschlossenen Population festzustellen, wurden sämtliche Tiere eines bestimmten Flächenareals ausgemessen.

Messtechnisch erwies es sich als günstiger, anstelle der Höhe den größten Gehäusedurchmesser zu messen. Das Ergebnis dieser Messungen an 359 Exemplaren zeigt die nachstehende Kurve, wobei auf der Abszisse die Größen in 0,5 mm-Sprüngen, auf der Ordinate die Anzahl, ausgedrückt in Prozent, aufgetragen ist (siehe Kurve S. 105).

Die Kurve weist drei Häufigkeitsmaxima auf: bei 3,5 mm, bei 5,5 mm und bei 8,5 mm. Meines Erachtens ist das Kurvenbild durch die Annahme von Wachstumsperioden zu erklären. Bestimmte Größenklassen werden deswegen schneller durchlaufen, weil bei ihnen schneller Schalensubstanz zur Anlagerung kommt. Demzufolge werden derartige Wachstumsklassen zahlenmäßig weniger in Erscheinung treten als die mehr oder weniger länger gröÙebeständigen Klassen dazwischen. Exemplare unter 2,2 mm wurden in der Population nicht gefunden. Auch diese Tatsache ist zu erklären, wenn man berücksichtigt, daß nur einmal im Jahr die geschlechtsreifen Tiere zur Ablage ihrer Eikokons schreiten. Dies

findet in den Monaten Mai bis Juli nach eigenen Feststellungen statt. Die zur Ausmessung gekommene Population wurde im September eingesammelt; die jungen Tiere hatten also drei bis fünf Monate Zeit, mindestens eine Größe von 2,5 mm zu erreichen. Ob sich jedoch eine Wachstumsperiode mit dem Zeitraum eines Jahres deckt, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ist jedoch durchaus wahrscheinlich. Eine Lebensdauer von drei bis vier Jahren könnte dann



angenommen werden. Die Geschlechtsreife und damit die Fortpflanzungsfähigkeit würden, obige Annahme vorausgesetzt, in das zweite Lebensjahr fallen, da ich nur bei Tieren von einer Mindestgröße von 5 mm reife Gonaden gefunden habe.

Operculum.

Das „hornige“ Operculum weist einen ungefähr eiförmigen Umriß auf, der Spindelrand ist fast gerade, der Lippenrand stark gerundet. Oben befindet sich eine stumpfspitzige Nahtcke. An den exzentrisch gelegenen Nucleus schließen sich 2 bis 2½ an Größe stark zunehmende, spiralige Windungen an, von denen die letzte 5-7mal breiter als die vorhergehende ist. Mit Ausnahme des Nucleus und des inneren Teils der ersten Windung zeigen die übrigen Windungen eine schwach bogige, feine und unregelmäßige Streifung. Die Ansatzfläche des Deckelmuskels auf der schwach konkaven Innenfläche ist von langgestreckt-elliptischer Form. Sie nimmt nahezu die Hälfte der Deckelfläche ein und ist dem Spindelrand bis auf eine schmale, freie Randzone genähert. Das Operculum, das bei zurückgezogenem Tier kaum oder garnicht in die Mündung des Gehäuses eingesenkt liegt, kann auf stärkere Reize hin dank seiner Elastizität erheblich tief hineingezogen werden.

Kopf und Tentakel.

Von oben betrachtet hat der Kopf einen annähernd quadratischen Umriß und eine schwach konvexe Oberfläche, welche eine ± dichte Pigmentierung in Form von feinen, schwarzen Querstreifen aufweist. Nach vorn wird das Kopfdach durch einen flachen, fast pigmentfreien Schnauzenwulst begrenzt, der ven-

tral die spaltförmige Mundöffnung trägt. Seitlich an der Basis des Kopfes sitzen die Tentakel. Im kontrahierten Zustand sind sie von kegelförmiger Gestalt mit rundlicher Spitze, welche den Vorderrand des Kopfes kaum überragt. Gestreckt dagegen sind sie fadenartig dünn und übertreffen die Länge des Kopfes um das Drei- bis Vierfache. An der Außenseite der Tentakelbasis liegen die Augen in kleinen, seitlichen Vorwölbungen, die jedoch nur bei gestreckten Tentakeln deutlich bemerkbar sind. Die Oberseite der Tentakel weist einen dunklen Pigmentstreifen auf. In der Umgebung der Augen bemerkt man oft eine orangefarbige Pimenteinlagerung.

Der Kopf ist von einem Zylinderepithel bedeckt, welches am niedrigsten auf der dorsalen Kopfdachfläche ausgebildet ist. Nach vorn und nach den Seiten zu wird es wesentlich höher. Das Epithel des Kopfes bildet mit den darunter liegenden Muskelschichten einen Hautmuskelschlauch, der im Bereich des Kopfdaches am dünnsten ist, in den Seiten und im Kopfboden aber eine beachtliche Dicke erreicht. Unter dem Epithel liegt zunächst eine dünne Ringmuskelschicht. Darunter folgt im Kopfdach und in den Seiten eine Schicht von Längsmuskelfasern, die dorsal schwach entwickelt ist, lateral dagegen nimmt ihre Dicke von oben nach unten bedeutend zu. In den seitlichen Partien der Längsmuskelschicht liegen Schräg- und Schrägtransversalfasern eingestreut. Der Faserverlauf im Kopfboden, der die stärkste Muskulatur aufweist, ist weniger gut übersichtlich. Im ventrolateralen Teil überwiegen noch die Längsfasern; sie sind jedoch von einer großen Menge transversaler, schrägtransversaler und schräger Muskelfasern durchzogen. Im medialen Bereich der ventrolateralen Kopfmuskulatur fallen außerdem derbe, etwas schräg verlaufende Dorsoventralstränge auf. Im Kopfboden treten die Längsmuskelfasern stark zurück; an ihre Stelle tritt eine Schicht schrägfrontaler Fasern, die in zwei sich kreuzenden

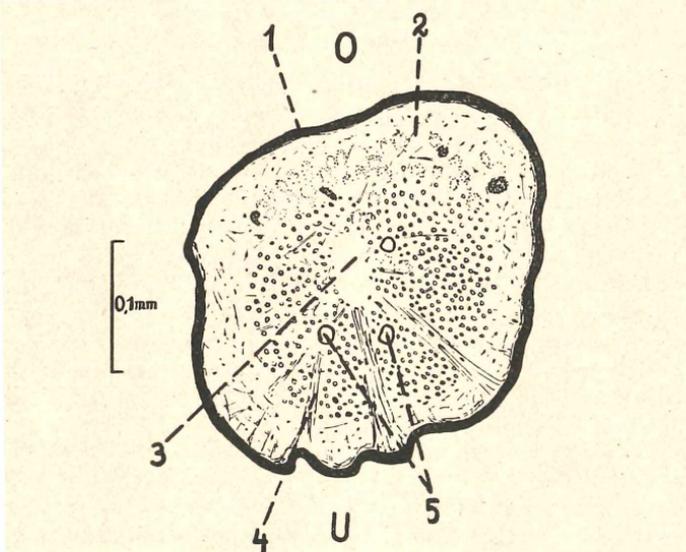


Abb. 2. Querschnitt durch den Tentakel von *Lithoglyphus naticoides*. O: Oberseite; U: Unterseite; 1: Epithel; 2: Bindegewebe; 3: Zentrallakune; 4: Querverlaufende Bindegewebsfasergruppen; 5: Tentakelnerven.

Systemen angeordnet sind. Vereinzelt in der Muskulatur, häufiger unterhalb derselben, am Übergang zur Kopfhöhle, befindet sich zelliges Bindegewebe.

Die Tentakel (Abb. 2) sind umgeben von einem flimmerlosen, zylindrischen Epithel, das an der Basis in der Umgebung der Augen kubisch wird. Die mehr der Zellbasis genäherten Kerne sind groß und locker gebaut. In den distalen Abschnitten der Zellen auf der Tentakeloberseite findet sich Pigment in Form von kleinen, schwärzlichen Körnchen. Unter dem Epithel liegt eine Schicht von lockerem, lakunärem Bindegewebe, welche durch feine Muskelfasern in verschiedener Richtung durchzogen wird. Diese Bindegewebsscheide, die auf der Tentakeloberseite merklich stärker und lockerer entwickelt ist, umgibt einen fast den ganzen Querschnitt des Tentakels einnehmenden, aber mehr der Unterseite genäherten Strang von kräftigen Längsmuskelfasern, in welchem außer Bindegewebsfasern auch vereinzelte Muskelfasern in querer Richtung verlaufen. Umgeben von der Längsmuskulatur, befindet sich, annähernd zentral gelegen, ein großer Lakunenkanal, der jedoch im Gegensatz zu den Beobachtungen von BREGENZER (1915) an *Bythinella*, SESHAIYA (1930) an *Mysorella* und JOHANSSON (1939) an Rissoiden keine offene Verbindung mit der Kopfhöhle aufweist. Bei *Lithoglyphus* schließt sich diese Zentrallakune in den basalen Teilen des Tentakels. Ferner umhüllt der Längsmuskelstrang drei bis vier Tentakelnerven. Auf der Tentakelunterseite fallen Gruppen von querverlaufenden Bindegewebsfasern auf, die einerseits an der Basalmembran ansetzen und andererseits in die Längsmuskelbündel bis zur Zentrallakune hereinstrahlen. Ähnliche Reihen von Bindegewebszellen sind von BREGENZER (1915), SEIBOLD (1904) und JOHANSSON (1939) beschrieben worden.

Fuß und Bewegungen.

Bei einem ungestört kriechenden Tier erscheint der Fuß als Gebilde von annähernd zungenförmiger Gestalt. Der schwach konvexe Vorderrand ist seitlich in zwei kurze, breite, schräg nach hinten weisende Propodialzipfel ausgezogen. Dahinter zeigen die Seiten der Fußsohle eine schwache Konkavität; dort ist die Kriechsohle am schmalsten. Das Metapodium besitzt fast parallele oder schwach konvexe Seiten und ist hinten breit gerundet. Bei maximaler Streckung des Fußes ist das Verhältnis von Breite zu Länge wie etwa 1 : 2. Der hintere, vom Operculum bedeckte Teil ist ungefähr halb so dick wie der vordere Abschnitt des Fußes.

Das Epithel der Fußsohle ist zylindrisch, vorn ziemlich hoch, nach hinten zu wird es niedriger, um schließlich in den hintersten Abschnitten nochmals an Höhe zu gewinnen. Das dorsale Fußepithel hat etwa die gleiche Höhe wie das der mittleren Fußsohlenpartien. Die Kerne sind oval oder länglich und liegen meist ausgesprochen basal. Das Epithel der Kriechsohle und des Fußvorderandes ist bewimpert, dagegen ist das dorsale Epithel, ausgenommen die hintere, nicht mehr vom Operculum bedeckte Partie, völlig wimperfrei. Dort, wo das Operculum dem Fuß aufsitzt, wird das Zylinderepithel durch ein Plattenepithel vertreten.

Unter dem Epithel der Fußsohle liegen, umhüllt von Muskel- und Bindegewebelementen, rundliche bis kolbenförmige Drüsenzellen, meist mehrere zusammen kleinere Komplexe bildend (Abb. 3a). Ihre Gesamtheit bildet eine „diffuse Fußsohlendrüse“, wie sie von vielen Hydrobiiden und Rissoiden

beschrieben worden ist. Der fein granulierte Inhalt der Drüsenzellen ist mit Hämatoxylin stark färbbar. Die langgestreckten Kerne sind wandständig. Gelegentlich ist auf Schnitten deutlich zu bemerken, wie die schlanken Halsteile der Drüsenzellen das Epithel der Fußsohle durchdringen.

Am Vorderrand des Fußes befindet sich eine tiefe Flimmerrinne, welche eine „Oberlippe“ von einer „Unterlippe“ trennt. Eine grubenförmige Vertiefung in

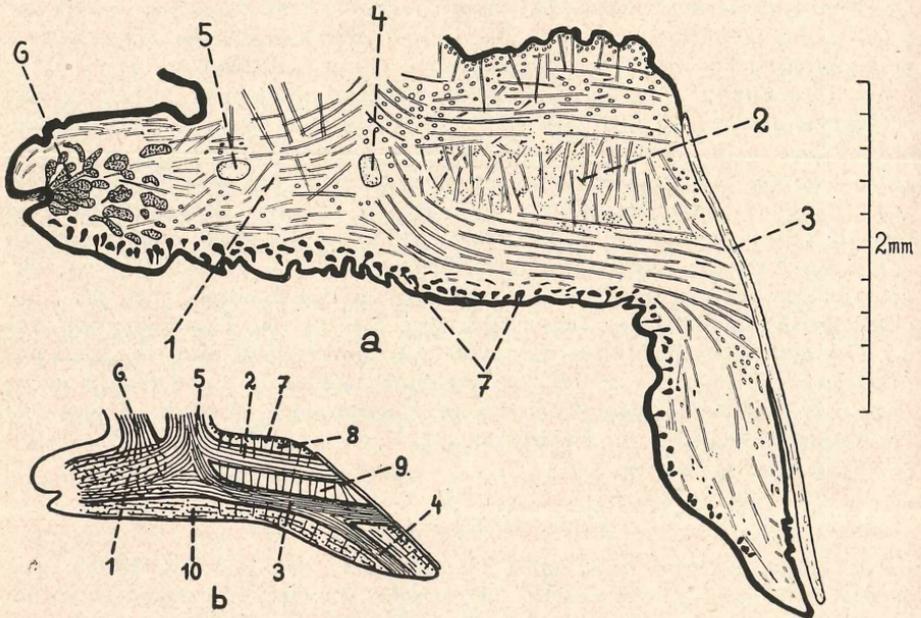


Abb. 3. Längsschnitt durch den Fuß von *Lithoglyphus naticoides*. a: 1: Propodium; 2: Metapodium; 3: Operculum; 4: Pedalganglion; 5: Propodialganglion; 6: Fußranddrüse; 7: Diffuse Fußsohlendrüse. — b: (Muskulatur, schematisch) 1: Propodialmuskel; 2: Oberer Metapodialmuskel; 3: Unterer Metapodialmuskel; 4: „Schwanz“muskel; 5: Stamm des Columellarmuskels; 6: Stamm der Tentakel- und äußeren Pharynxmuskeln; 7: Obere Transversalfaserschicht; 8: Obere Dorsoventralfaserschicht; 9: Zentrale Dorsoventralfaserschicht; 10: Lokomotorische Muskulatur.

der Mitte, wie sie BREGENZER (1915) von *Bythinella* und JOHANSSON (1939) von Rissoiden beschreibt, liegt nicht vor. Der Fundus der Flimmerrinne und der dorsale Teil derselben zeichnet sich durch auffallend blaß gefärbte cyanophile Zellen mit ovalen, basalständigen Kernen aus. An den am tiefsten liegenden Zellen fallen lange Cilienbüschel auf, welche die Länge der zylindrischen Epithelzellen noch um annähernd die Hälfte übertreffen und frei in die Flimmerrinne hineinragen. BREGENZER hält ähnliche Bildungen bei *Bythinella* für Sekretfäden und glaubt sie von benachbarten Flimmern unterscheiden zu können. Dieser Ansicht kann ich für *Lithoglyphus* nicht beipflichten. In die Flimmerrinne münden die Drüsenkomplexe der das Fußvorderende massig anfüllenden Fußranddrüse. Die Drüsengruppen bestehen aus verschieden stark cyanophilen Zellen von keulen- bis flaschenförmiger Gestalt. Ihre Kerne sind auffallend groß,

± rundlich und weisen eine feine, dunkle Körnelung auf. Umhüllt werden die Drüsengruppen von Muskelfasern der verschiedensten Richtungen.

Die komplizierte Muskulatur des Fußes (Abb. 3b) bietet im Propodium ein deutlich anderes Bild als im Metapodium. Hier fallen zunächst zwei Metapodialmuskeln von fast gleicher Stärke auf, von denen der untere nur aus Längsfasern besteht, von denen der größere Teil zum Opercularepithel hinzieht. Nur ein geringer Teil von Längsfasern dieses Muskels strahlt bis in die hintersten Partien des Fußes ein. In jenem hinter den Pedalganglien gelegenen Teil des unteren Metapodialmuskels finden sich verhältnismäßig viel Transversalfasern eingelagert. Die Längsfasern des oberen Metapodialmuskels liegen lockerer als die des unteren und verlieren sich am vorderen Teil des Opercularepithels. Zwischen den Längsfasern verlaufen beachtlich viel Dorsoventral- und Transversalfasern. Letztere sind teils reine Querfasern, teils schrägtransversale Fasern. Der Raum zwischen oberem und unterem Metapodialmuskel wird von einem lockeren Muskelfaserwerk eingenommen, das von Fasern der verschiedensten Richtungen gebildet wird, bei dem aber Dorsoventralfasern den Hauptanteil ausmachen. Dieses Muskelfaserwerk umhüllt ein Lakunensystem, das sich mit Körperflüssigkeit füllen kann und bei der Streckung des Fußes bei der Lokomotion von Bedeutung ist. Auffallend in diesem zentralen Muskelfaserwerk ist die große Anzahl von Pigmentkörnchen. Große Blasen zellen mit Kalkkonkretionen, wie sie BREGENZER (1915) in dem entsprechenden Fußteil von *Bythynella* bemerkt hat, fehlen bei *Lithoglyphus*. Über dem Fußsohlenepithel liegt eine dünne Bindegewebsschicht. Weiter nach oben folgt die lokomotorische Muskulatur, die aus feinen Längs- und Transversalfasern und zahlreichen dorsoventralen Fasern besteht. Unter dem Epithel des Fußrückens befindet sich eine dünne Lage von Transversalfasern, die von in den oberen Metapodialmuskel hineinstrahlenden Dorsoventralfasern unterbrochen wird. Dicht hinter den Pedalganglien vereinigen sich die beiden Metapodialmuskeln zum Spindelmuskel, der den Fuß dorsal verläßt. Von dieser Vereinigungsstelle ziehen über und unter den Pedalganglien Längsfasern in das Propodium hinein. Die Propodialmuskulatur stellt ein dichtes Flechtwerk von Längsfasern, Transversalfasern und schräg verlaufenden Dorsoventralfasern dar. Teile der Propodialmuskulatur strahlen in den Kopf hinein und liefern die Muskeln der Tentakel, sowie jene, die den Zungenbulbus bewegen. Der Spindelmuskel, als dessen Teile die erwähnten Metapodial- und längsverlaufenden Propodialmuskeln aufzufassen sind, verläßt den Kopf fuß auf der Ventralseite des Weichkörpers unweit hinter dem Mantelsaum in zwei getrennten Portionen. Eine breit bandförmige Portion inseriert an der Columella. Die rechts davon gelegene schmalere Portion biegt, eng an der rechten Seite des Tieres liegend, nach dorsal ab und inseriert am letzten Umgang des Gehäuses.

In diesem Zusammenhang sollen nachfolgend die verschiedenen Arten der Bewegung geschildert werden.

Auskriechbewegung (Abb. 4). Ein mit der Schalenmündung nach unten liegendes Tier öffnet zunächst etwas das Operculum, wobei die Schale ruckartig ein wenig seitlich gekippt wird. Dann streckt sich der vor der Knickstelle des Fußes gelegene Teil desselben und wird nach rechts oder links bewegt. Nach welcher Seite diese Bewegung durchgeführt wird, wechselt beim gleichen Tier, es hängt vermutlich vom Gesamtkomplex der einwirkenden Reize ab. Nun

erfolgt Aufsetzen des Propodiums, und zwar wird stets die Seite, die dem Gehäuse am nächsten liegt zuerst aufgesetzt. Mit einem weiteren deutlichen Ruck, verursacht durch die Kontraktion des Columellarmuskels, wird jetzt das Gehäuse um annähernd 90° gedreht. Unter weiterer gleichzeitiger Drehung des Gehäuses wird nun nacheinander, von vorn nach hinten fortschreitend, die gesamte Kriechsohle, die sich langsam streckt, aufgesetzt. Schließlich wird, wieder mit einem deutlichen Ruck, das Gehäuse, das nunmehr eine fast 180° gegenüber dem Ausgangspunkt betragene Drehung vollzogen hat, in die normale Kriechlage gebracht. In einzelnen Fällen kann, bedingt durch Unebenheiten der Unterlage, dieser Modus der Auskriechbewegung etwas variiert werden.

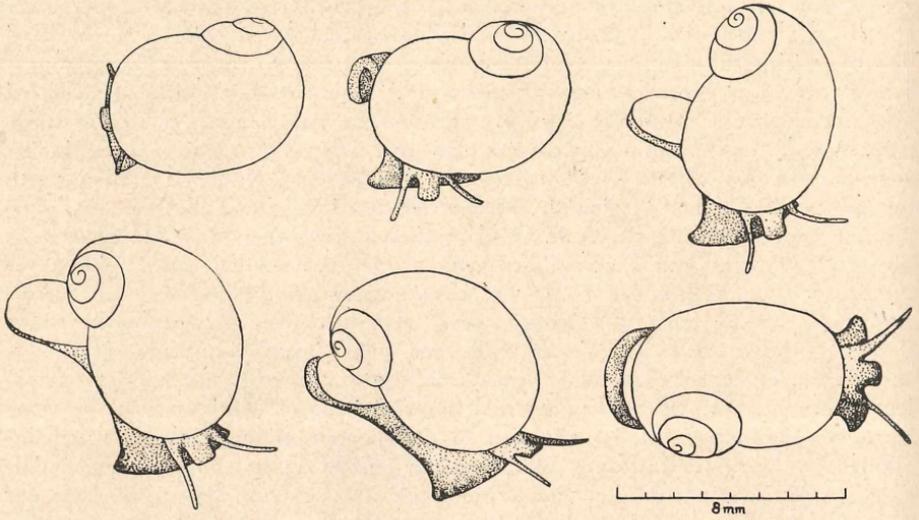


Abb. 4. Auskriechbewegung von *Lithoglyphus naticoides* in sechs aufeinanderfolgenden Phasen.

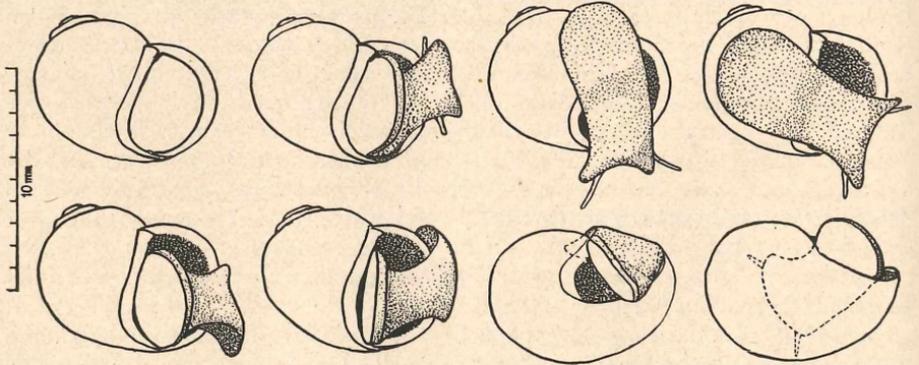


Abb. 5. Umkehrbewegung von *Lithoglyphus naticoides* in acht aufeinanderfolgenden Phasen.

Umkehrbewegung (Abb. 5). Liegt das eingezogene Tier mit der Gehäusemündung nach oben, dann ist zur Herstellung der normalen Kriechlage eine

Umkehrbewegung notwendig. Wieder wird zunächst das Operculum etwas geöffnet und der vordere Teil des Fußes gestreckt. Meist streckt sich anschließend der gesamte Fuß — Kriechsohle nach oben — und führt eine Art Pendelbewegung aus, die sichtlich dazu dient, das Gehäuse für die weiteren Tätigkeiten des Fußes geeignet zu verlagern. Danach wölbt sich das Propodium über den Mündungsrand des Gehäuses abwärts, wobei die Kriechsohle \pm steil aufwärts gerichtet ist. Gelingt es nun dem Propodium auf der Unterlage Halt zu gewinnen, dann wird das Gehäuse ruckartig nachgezogen. Die Kriechsohle wird wieder von vorn nach hinten fortschreitend aufgesetzt und die übliche Kriechlage hergestellt. Auch bei dieser Bewegungsart, die im einzelnen ebenfalls geringfügig variieren kann, vollführt die Schale eine Drehung um annähernd 180°, jedoch liegt hier die Drehachse horizontal, während sie bei der normalen Auskriechbewegung vertikal steht.

Bei der normalen Kriechbewegung auf schlammigem Untergrund wird das Propodium durch den Schlamm geführt. Am vorderen Propodialrand kommt es also zu einer Stauung des Bodenmaterials. Größere und periodisch sich wiederholende Formveränderungen des Propodiums, die auf eine „Grabetätigkeit“ hinweisen würden, waren nicht zu beobachten. Die Propodialzipfel scheinen jedoch das Vorarbeiten im Schlamm durch unregelmäßige, schaufelartige Abwärtsbewegungen zu unterstützen. Beim Kriechen scheidet das Tier eine sehr deutliche Schleimspur aus. Kontraktionswellen der Fußsohle waren bei Tieren, die an der Aquariumwand krochen, nicht wahrnehmbar.

Die Geschwindigkeit der normalen Kriechbewegung von *Lithoglyphus* wurde im Rahmen einer größeren Arbeit von LUDWIG (1939) untersucht. Er stellte fest, daß die absolute Kriechgeschwindigkeit in der Ebene für alle Tiere über 2,5 mm Körperlänge die gleiche ist. Die relative Kriechgeschwindigkeit (= absolute Kriechgeschwindigkeit/Körpergröße) nimmt folglich mit steigender Körpergröße etwa linear ab. Diese Angaben konnten an einer Anzahl von Messungen bestätigt werden (s. Tab. 1).

Körpergröße größte Gehäuselänge in mm	abs. Geschwindigkeit	
	mm/sek.	cm/min.
8,0	1,13	6,78
5,7	1,14	6,84
4,8	1,18	7,08

Tabelle 1: Abhängigkeit der Kriechgeschwindigkeit von der Körpergröße ($t = 16,5^{\circ} \text{C}$).

Die maximale Kriechgeschwindigkeit ist nach eigenen Messungen ca. 7 cm/min. *Lithoglyphus* bewegt sich also verhältnismäßig schnell vorwärts. Diese Geschwindigkeit wird jedoch nur bei ausgesprochen „kriechlustigen“ Tieren erreicht.

Phototaxis. Frisch gefangene Exemplare erwiesen sich sehr deutlich positiv phototaktisch. Zur Analyse der Phototaxis wurden verschieden alte Tiere des gleichen Fanges in einer geräumigen Schale zwei sich kreuzenden breiten Lichtbündeln von annähernd gleicher Lichtstärke ausgesetzt. Gelangten die Tiere in ein Lichtbündel, so krochen sie genau in Richtung der einfallenden, parallelen Lichtstrahlen zur Lichtquelle hin. Im Schnitt der beiden Lichtbündel erfolgte die Bewegung in der Resultante zu den beiden Einfallrichtungen des Lichtes. An der Grenze zwischen der hellen Lichtbündelkreuzung und dem um-

gebenden Dunkel wendeten sich die Tiere, im Lichte bleibend, entweder der einen oder der anderen Lichtquelle zu. Das Verhalten in der Lichtbündelkreuzung beweist die erregungssymmetrische Einstellung; es liegt Phototropotaxis vor. — Nach 24stündigem Aufenthalt im Aquarium zeigten die Tiere bei erneuter Untersuchung überhaupt keine Abhängigkeit ihrer Bewegungsrichtung vom Lichteinfall. Ihre „physiologische Stimmung“ hatte sich völlig geändert und die am Vortag eindeutig festgestellte Phototaxis war vollständig verlorengegangen.

Mantel.

Der Mantel nimmt etwa die Hälfte der Gesamtlänge des entschalteten Tieres ein. Seitlich ist er hinter den Tentakeln am Kopffuß befestigt. Die sehr geräumige und vorn in der ganzen Breite des Kopfes frei zugängliche Mantelhöhle enthält in der für Prosobranchier typischen Reihenfolge die Pallialorgane (Abb. 6), welche an der Innenseite des Mantels befestigt sind und von rechts nach links Enddarm, Hypobranchialdrüse, Kieme und Osphradium darstellen.

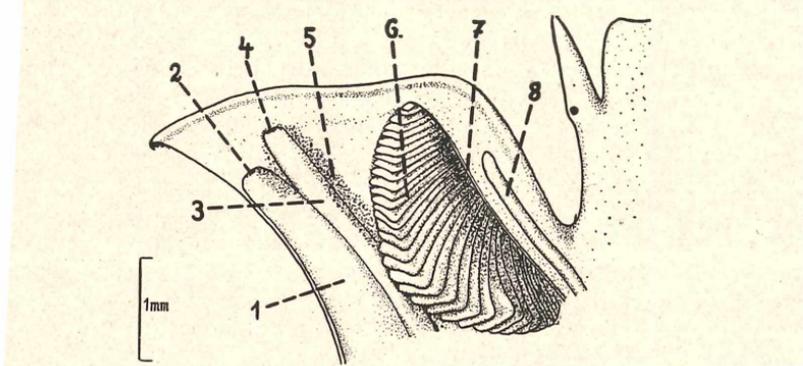


Abb. 6. Organe der Mantelhöhle des Weibchens von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Ovidukt mit vorderer Oviduktdrüse; 2: Genitalöffnung; 3: Enddarm; 4: After; 5: Hypobranchialdrüse; 6: Kieme; 7: Kiemenvene; 8: Osphradium.

Bei weiblichen Exemplaren liegen rechts vom Enddarm noch die vordersten Teile des Genitaltrakts. Bei männlichen Tieren ist der am Kopffuß hinter dem rechten Tentakel entspringende Penis in der Mantelhöhle untergebracht. Hinten mündet mit einem schlitzförmigen Porus die Niere in die Mantelhöhle hinein. Infolge der ausgiebigen Pigmentierung des Mantels ist von den Pallialorganen von außen wenig zu bemerken, jedoch ist der Verlauf des Enddarms durch eine Zone stärkerer Pigmentierung und die Kiemenregion durch eine breite Auftreibung des Mantels markiert. Der Mantelrand ist deutlich verdickt und setzt sich über die Anheftungsgrenzen des Mantels hinweg als durchgehende bandförmig-wulstige Leiste unter dem Kopf fort. Wenig hinter dem Mantelrand zeichnet sich ein breites Pigmentband ab, welches zum Mittelrand parallel verläuft.

Der Mantel ist außen von einem platten Epithel überzogen, das im Bereich des Mantelrandes einem zylindrischen Epithel weicht. Das unterseitige Mantelrandepithel ist hoch zylindrisch und zieht sich in dieser Art ein Stück auf die Mantelunterseite nach hinten hin. Dann geht es in ein kubisches Epithel über,

das sich ohne Übergangzone auf die Kiemenlamellen fortsetzt und im Gegensatz zum Epithel der Manteloberseite keine Pigmenteinlagerungen aufweist. Unter dem äußeren wie unter dem inneren Epithel liegt eine Schicht Quermuskelfasern, die im ersten Fall sehr dünn, im anderen dagegen verhältnismäßig dick und dicht ist. Einwärts von der Quermuskelschicht der Dorsalseite liegt — ausgenommen im äußersten Mantelrand — eine lockere Schicht von Längsmuskelfasern, die sich an den Epithelien befestigen. Das Innere des Mantels wird von in verschiedenen Richtungen verlaufenden Muskel- und Bindegewebsfasern eingenommen, zwischen denen zahlreiche Lakunen ausgespart sind. Im Bereich des Mantelrandes liegt, eingebettet in einem lockeren Bindegewebsgerüst, die das Periostracum bildende Mantelranddrüse. Die Drüsenzellen sind meist \pm rundlich, stark cyanophil und besitzen lange Ausführgänge, welche vorn, dicht nebeneinander liegend, in einer kleinen Einsenkung des Mantelrandes münden.

Die Hypobranchialdrüse zeigt in ihrer Lage und in ihrem Bau eine völlige Übereinstimmung mit der von *Bythinella* (BREGENZER, 1915). Auf Schnitten macht sie sich sofort durch ihre enorm hohen Zellen bemerkbar. Zwei Sorten Zellen sind unterscheidbar: hohe zylindrische Drüsenzellen mit basal gelegenen Kernen und schlanke, oben merklich verbreiterte Stützzellen mit distalen Kernen. Die letzteren nennt JOHANSSON (1939) bei Rissoiden Flimmerzellen. Bei *Lithoglyphus* war jedoch kein Wimperbesatz zu bemerken, ebenso wenig konnten SEIBOLD bei *Lartetia* und BREGENZER bei *Bythinella* eine Flimmerung feststellen. Das Drüsensekret ist deutlich eosinophil und \pm grob granuliert. Durch Platzen der Drüsenzellen gelangt es in die Mantelhöhle, wo man es als schleimige Masse bei jeder Sektion reichlich vorfindet.

Durch Zusatz einer Tuschesuspension zum Untersuchungswasser ließen sich die Flimmerströme in der Mantelhöhle sichtbar machen. An der linken Seite der Mantelhöhle geht ein einwärts gerichteter Strom zum Osphradium. Von dort verlaufen Ströme zur Kieme, die in der Analregion die Mantelhöhle wieder verlassen. Ein sehr deutlicher Flimmerstrom verläuft auf dem Boden der Mantelhöhle schräg nach rechts vorn und tritt an der rechten Seite des Kopfes heraus. Das den Boden der Mantelhöhle bildende Epithel des Kopffußes muß folglich eine Bewimperung besitzen, von der jedoch auf Schnitten nichts wahrnehmbar war.

Eingeweidesack.

Der Eingeweidesack von *Lithoglyphus naticoides* weist drei sehr rasch an Umfang zunehmende Windungen auf. Das Epithel ist meist stark abgeplattet und enthält in unregelmäßig wechselndem Maße schwarze Pigmentkörnchen eingelagert. Die rundlichen Zellkerne sind demzufolge häufig fast völlig verdeckt. Unter dem Epithel liegt eine dünne Schicht von lockerem faserigen Bindegewebe. Muskelelemente konnten nicht festgestellt werden.

Durch die starke Pigmentierung des Eingeweidesacks heben sich die darunterliegenden Organe wenig ab. In den Anfangswindungen fällt bei geschlechtsreifen Tieren innerhalb der schmutzig grünlich bis bräunlich gefärbten Mitteldarmdrüse die Gonade durch ihre gelbliche Färbung auf. Bei männlichen Tieren bemerkt man auf der rechten Seite des letzten Umgangs die Anhangdrüse des Vas deferens als umfangreiches, elliptisch geformtes Gebilde von weißlicher Farbe. Als schwach vorgewölbte, \pm deutlich konturierte Stelle hebt sich auf der

ventralen Seite der letzten Windung die Magenregion ab. Der Herz-Nieren-Komplex ist dagegen nur bei ausnahmsweise schwach pigmentierten Exemplaren als hellere Stelle an der linken unteren Seite, vor der Magenregion, erkennbar.

Atmungs- und Kreislauforgane.

Die Kiememe ist bei *Lithoglyphus* wie bei allen Hydrobiiden als Kammkieme ausgebildet (Abb. 6). Sie setzt sich aus 30-35 Lamellen von dreieckigem Umriss zusammen, die von der herznahen Kiemenbasis bis zur Mitte des Mantels an Größe zunehmen, von da ab bis zur Kiemenspitze am Mantelrand an Größe abnehmen. Mit einer Dreiecksseite sind die Kiemenblättchen fest der Innenseite des Mantels aufgewachsen.

Der histologische Bau der Kieme von *Lithoglyphus* stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem anderer Hydrobiiden (BREGENZER 1915, SEIBOLD 1904, ROBSON 1922), Rissoiden (JOHANSSON 1939), Melaniiden und Cerithiiden (SUNDERBRINK 1939) überein. Abweichend in ihrem Feinbau sind aus den näher

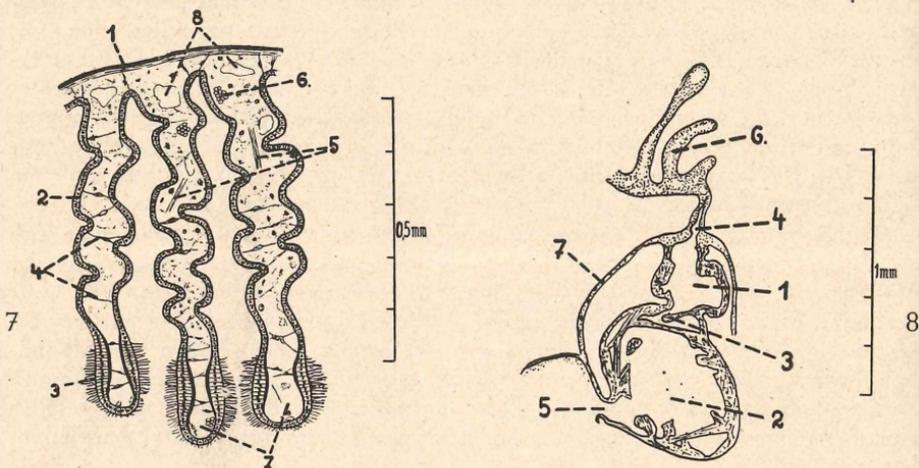


Abb. 7. Querschnitt durch die Kiemenlamellen von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Äußeres Mantelepithel; 2: Epithel der Kiemenlamellen; 3: Wimperzone des Kiemenepithels; 4: Bindegewebige Querpfeiler; 5: Muskelfasern; 6: Konkretionen; 7: Efferentes Gefäß; 8: Afferentes Gefäß.

Abb. 8: Längsschnitt durch das Herz von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Vorkammer; 2: Kammer; 3: Atrioventrikularklappe; 4: Kiemenvene; 5: Truncus arteriosus; 6: Kieme; 7: Körperwand.

verwandten Familien die Littoriniden (JOHANSSON 1939). Zur Abstützung der Kiemenepithelien liegen zwischen den Basalmembranen, gleich Querverstrebungen, langgestreckte Bindegewebsfasern (Abb. 7). Im distalen Teil der Lamellen scheinen sie häufiger zu sein und durchziehen hier auch das „efferente Gefäß“. BREGENZER, der diese „Querpfeiler“ bei *Bythinella* teils erschlafft, teils \pm kontrahiert fand, schließt daraus, daß an ihrem Aufbau kontraktile Substanzen beteiligt sind und daß „durch ihre Kontraktionen wohl die Herztätigkeit unterstützt und das Blut aus dem basal gelegenen Vas afferens in das distale Vas efferens hineingetrieben wird“. Diese Ansicht halte ich nicht für richtig, zumal kontrak-

tile Bindegewebsfasern unbekannt sind. Ich möchte glauben, daß diese Fasern längenbeständige Elemente sind, deren Funktion darin besteht, die Begrenzung des Epithelienabstandes herbeizuführen, um eine Überdehnung der Kiemenlamelle bei der Füllung mit der Körperflüssigkeit zu verhindern.

Auf den Flächen der Kiemenlamellen verlaufen, parallel zum Mantel, Querfalten. Diese Falten konnte ich an eröffneten, lebenden Exemplaren mit Sicherheit feststellen. Es handelt sich also keineswegs um Schrumpfung, die durch den Fixierungsprozeß bewirkt wurden — eine Ansicht, die von ROBSON (1922) zunächst ausgesprochen, später jedoch vom gleichen Autor wieder aufgegeben wurde. Außerdem gelang es mir, in den Lamellen Längsmuskelfasern nachzuweisen, deren Kontraktion zwangsläufig zu einer Quersfältelung der Lamellenoberfläche führen muß. Möglicherweise stehen auch die bindegewebigen „Querpeiler“ zu diesen Muskeln im antagonistischen Verhältnis.

Das Herz (Abb. 8) besteht aus Atrium und Ventrikel und liegt, umhüllt vom Perikard, in der linken Seite des Tieres, einerseits an Mantelhöhle und Niere, andererseits an den Kristallstielsack und an die Körperwand grenzend. Das Atrium ist konisch-zwiebelartig geformt und steht mit dem gedrückt blasenförmigen Ventrikel durch ein sehr kurzes Stielchen in Verbindung. Das Plattenepithel des Perikards überzieht auch Vorkammer und Kammer. Unter dem Epithel liegt Muskulatur, die in der Vorkammer eine geringere Mächtigkeit im Vergleich zur Kammer aufweist. Diese Muskelschicht besteht aus sehr feinen, in den verschiedensten Richtungen verlaufenden Muskelfasern und ist in Form unregelmäßig geformter Gruppen am Epithel befestigt. Zahlreiche oft verzweigte Muskelbündel durchziehen Kammer und Vorkammer in ihren peripheren Teilen. Das Lumen der Kammer ist von einem sehr feinen und lockeren Fasergeflecht durchzogen, welches im Atriumlumen nicht nachzuweisen ist. Dieses Netzwerk scheint bindegewebiger Natur zu sein, wofür u. a. die großen, blasigen Kerne sprechen. Zwischen Atrium und Ventrikel befindet sich eine einfache Atrioventrikularklappe in Gestalt einer kleinen, einseitig festgewachsenen, muskulösen Platte, die sich vom Kammerlumen her ventilartig vor die Öffnung zwischen Kammer und Vorkammer legen kann. Diese Klappe stellt ein verbreitertes Muskelband dar, dessen freie Seiten durch sehr feine Muskelfasern mit der Kammerwand in Verbindung stehen. Eine klöppelartige Anschwellung des freien Endes konnte ich nicht feststellen. Meines Wissens ist über eine muskulöse Atrioventrikularklappe bei Hydrobiiden in der Literatur nichts berichtet worden. Dagegen ist sie durch SUNDERBRINK (1928) bei *Cerithium vulgatum* und durch GÖTZE (1938) bei *Caecum glabrum* in ähnlicher Ausbildung nachgewiesen. JOHANSSON (1939) erwähnt eine derartige Klappe auch bei Rissoiden, ohne jedoch näher auf Bau und Befestigung einzugehen.

Von den Herzpulsationen ist am lebenden, in der Schale befindlichen Tieren wegen der ungewöhnlichen Dicke derselben auch bei jungen Exemplaren nichts zu sehen. Erst nach Eröffnung der Mantelhöhle konnte der Herzschlag durch das unverletzte Perikard beobachtet werden. Systole und Diastole von Atrium und Ventrikel folgen nacheinander. Die Schlagfrequenz betrug 46 Kammersystolen pro Minute bei einer Temperatur von 19°. Dieser Wert entspricht größenordnungsmäßig dem durch GÖTZE (1938) bei *Caecum* beobachteten. Nach kurzer Beobachtungszeit wurde jedoch die Schlagfrequenz arhythmisch und hörte schließlich auf.

In die Vorkammer des Herzens münden zwei Gefäße ein, Kiemenvene und Nierenvene. Die von der Kammer ausgehenden Gefäße ließen sich erst nach

Tuscheinjektion ein Stück lang verfolgen. An der unteren, der Körperwand genäherten Seite der Kammer tritt ein kurzer Truncus arteriosus (Abb. 9) heraus, der sich in zwei Gefäße, eine kopfwärts ziehende Aorta cephalica und eine in den Eingeweidesack eintretende Aorta abdominalis gabelt. Letztere folgt zunächst dem Kristallstielsack und mündet schließlich in die von bindegewebigem Netzwerk durchzogene, auf Schnitten blasig erscheinende Abdominallakune, die den Magen und die übrigen Organe des Eingeweidesacks umgibt. Die Aorta cephalica folgt dem Oesophagus und mündet in das Lakunensystem des Kopf-

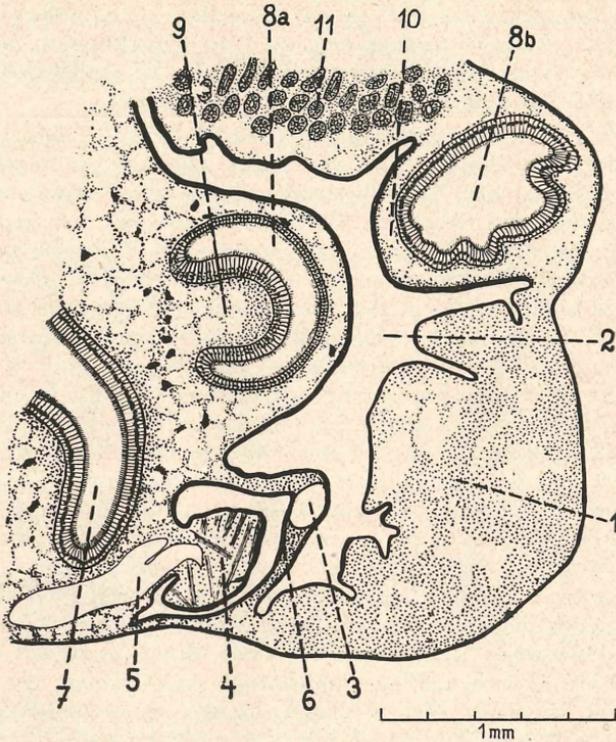


Abb. 9. Querschnitt durch den Herz-Nierenkomplex von *Lithoglyphus naticoides* mit angrenzenden Organen. 1: Nierendach; 2: Nierenlumen; 3: Nierenvene; 4: Herzkammer; 5: Truncus arteriosus; 6: Perikard; 7: Kristallstielsack; 8: Enddarm; 9: Typhlosolis des Enddarms; 10: Rektallakune; 11: Vordere Oviduktdrüse.

fußes. Eine Abzweigung von Seitenästen, die spezielle Teile des Fußes versorgen, wie sie JOHANSSON (1939) bei Rissoiden bemerkte, ließ sich nicht nachweisen. Das Lakunensystem des Kopfes ist von dem des Fußes durch eine mit Muskelfasern durchsetzte, bindegewebige Wand getrennt, die jedoch keine vollständige Abtrennung der beiden Lakunensysteme bewirkt. Derartige Querwände sind von *Bythinella dunkeri* (BREGENZER 1915), *Hydrobia ventrosa* (ROBSON 1922) und Rissoiden (JOHANSSON 1939) beschrieben worden. Schließlich ruht noch der Enddarm in einer Rektallakune, die mit den Lakunen des Mantels in Verbindung steht. Aus dieser gelangt das Blut in die Kiemenlamellen.

Niere.

KRULL (1935) hat erstmalig die Niere von *Lithoglyphus* mit ihren angrenzenden Organen in einer Textfigur dargestellt. Er bemerkt jedoch nur dazu, daß sie in Lage und Bau mit der Beschreibung durch BREGENZER (1915) im allgemeinen übereinstimmt.

Die Niere (Abb. 9) liegt als sackförmiges Organ im linken, unteren Teil des letzten Umgangs; sie grenzt nach außen an die Körperwand, nach vorn an die Mantelhöhle, nach innen an das Perikard und den Enddarm, der die Niere mit einer nach vorn offenen Schlinge umgibt. Die Form der Niere ist, wie KRULL festgestellt hat, sehr unregelmäßig. Sie enthält in ihrem Inneren ein weites Lumen, das mit der Mantelhöhle durch einen Nierenporus kommuniziert. KRULL glaubt bemerkt zu haben, daß die Niere eine Aussackung in Form „eines ziemlich langen Blindsacks, der sich bis in die Nähe der Geschlechtsöffnung und des Afters erstreckt“, bildet. Eine derartige Aussackung habe ich niemals finden können. Der Nierenporus stellt einen einfachen Schlitz dar; eine in die Mantelhöhle hineinragende Papille ist nicht ausgebildet. In Übereinstimmung mit den Untersuchungen KRULL's scheint festzustehen, daß ein Renoperikardialgang fehlt. Eine derartige Verbindung zwischen Niere und Perikard ist jedoch unter den Hydrobiiden bei *Hydrobia ulvae* (JOHANSSON 1939) und *Mysorella* (SESHAIYA 1930), ferner bei Rissoiden und Littoriniden entdeckt worden. BREGENZER (1915) und ROBSON (1922) haben diesen Gang bei den von ihnen untersuchten Arten jedoch nicht finden können.

Das Nierendach, d. h. die an die Körperwand angrenzende Partie der Niere, ist von erheblicher Dicke. Sein Gewebe besteht aus einem dichten Stroma von äußerst feinen Bindegewebsfasern, in welches zahlreiche Zellen mit rundlich-ovalen Kernen eingebettet liegen. Der Zellkörper ist unregelmäßig gestaltet, bisweilen erscheint er sternförmig, immer ist er dagegen im Verhältnis zum Kern schwach ausgebildet. Das Zellgefüge wird durch zahlreiche Lakunen und Spalten unterbrochen, wodurch das Nierendach in seiner Gesamtheit wie aus verknäulten Läppchen aufgebaut erscheint. Die in das Lumen der Niere, der sog. Urinkammer, vorspringenden Pfeiler dieser von manchen Autoren (u. a. KRULL) auch als Nephridialdrüse bezeichneten Partie, weisen an ihren Spitzen ein sehr charakteristisches Endothel auf. Dieses bereits von BREGENZER (1915) an *Bythynella* festgestellte Endothel, welches KRULL bei *Lithoglyphus* nicht bemerkt hat, besteht aus distal kolbig verdickten Zellen, die proximal in ein Stielchen von variabler Dicke übergehen. Die kolbig verdickten Teile dieser Zellen, in denen sich die rundlichen Kerne befinden, stoßen eng aneinander; sie färben sich mit Hämalaun-Eosin nur schwach rosa an, während die proximalen Stielchen einen kräftigeren Farbton annehmen. Die Seiten der in die Urinkammer hereinragenden Teile des Nierendachs tragen ein annähernd kubisches Epithel.

Die an die benachbarten Organe grenzende Nierenwandung besteht aus einer einschichtigen Lage großer, sekretorischer Zellen von kubischer Form. Unter diesen Zellen liegt eine deutliche Basalmembran. Die dem Nierenlumen zugewandten Teile der Zellen besitzen deutliche Vakuolen. Häufig liegen den Zellen blasige, mit eosinophiler Granula erfüllte Gebilde an, die gelegentlich noch mit einem dünnen Fortsatz zwischen zwei benachbarten Zellen hereinragen. Es handelt sich hierbei wohl um Sekrete, die in das Nierenlumen hinein ausgeschieden werden.

GÖTZE (1938) gelang die Sichtbarmachung der Niere von *Caecum* durch Zusatz von Indigokarmin zum Kulturwasser. Ich konnte gleiches durch Injektion einer Indigokarminlösung in den Fuß von *Lithoglyphus* erreichen. Die Niere war distinkt blaßblau gefärbt und hatte, wie die Untersuchung im Zupfpräparat zeigte, in den Nierenzellen den Farbstoff als blaue Körnchen eingelagert. Daneben fanden sich im gesamten Nierengewebe zahlreiche gelbbraune bis schwärzliche Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die sichtlich Exkrete darstellen.

In der Umgebung des Nierenporus fallen kräftige Muskelfasern auf, die ähnlich wie bei *Bythinella* als Sphinkter und Dilatatoren funktionieren.

Die Blutversorgung der Niere geschieht von der Abdominallakune und der damit zusammenhängenden Rektallakune aus. Das Blut aus der Niere gelangt in die Nierenvene, die zwischen innerer Nierenwand und Perikard (Abb. 9) verläuft und schließlich in die Herzvorkammer einmündet.

Nervensystem.

KRULL (1935) hat in seiner vergleichenden Untersuchung mehrerer einheimischer Prosobranchier auch das Nervensystem von *Lithoglyphus naticoides* einer eingehenden Betrachtung unterzogen. Seine Darstellung ist jedoch lückenhaft. Außerdem bin ich in verschiedenen Details zu anderen Ergebnissen gekommen.

Wie das Nervensystem der anderen Hydrobiiden zeichnet sich auch das von *Lithoglyphus* durch starke Konzentration der Ganglien aus; diese sind eng aneinander gerückt, wobei die Konnektive äußerst kurz, vielfach kaum noch ausgebildet sind. Einen Überblick über das Nervensystem vermitteln die Abb. 10-13.

Die beiden Cerebralganglien liegen als große, birnförmige Körper seitlich des Oesophagus an dessen nach abwärts gerichtetem Knie und stehen untereinander durch eine breite Kommissur, die über dem Oesophagus verläuft, in Verbindung. Von der oberen Fläche des Cerebralganglions entspringt ziemlich weit lateral der dicke Nervus tentacularis. Er verläuft mit weitem Bogen zur Tentakelbasis. Nach Eintritt in den Tentakel wird er plötzlich wesentlich dünner und spaltet in Höhe des Auges in drei bis vier einander parallel verlaufender, ungleich dicker Nervenäste auf. KRULL hatte nur zwei Äste bemerkt. Die gleiche Zahl fanden auch SEIBOLD (1904) an *Lartetia* und BREGENZER (1915) an *Bythinella*, während JOHANSSON (1939) bei Rissoiden stets eine größere Anzahl Nervenstämmen, nämlich drei bis fünf, gezählt hatte. Ein scharf abgegrenztes Tentakelganglion, wie es bei vielen Hydrobiiden vorkommt, existiert bei *Lithoglyphus* nicht. Wie KRULL richtig festgestellt hat, geht von der Basis des Nervus tentacularis ein weiterer sehr dünner Nerv aus, der den Tentakelnerv begleitet, im weiteren jedoch von mir nicht verfolgt werden konnte. Dieser akzessorische Tentakelnerv scheint keine konstante Bildung zu sein, da ich ihn mehrfach vergeblich suchte. Mit dem Nervus opticus ist er nicht identisch, wie dies BREGENZER im Falle von *Bythinella* meinte und was von KRULL, sicher mit Recht, als Irrtum bezeichnet wurde. In Übereinstimmung mit KRULL konnte ich zeigen, daß der Augennerv als recht dünner Nerv von der Außenseite des Cerebralganglions entspringt. Nach kurzem freien Verlauf in der Kopfhöhle tritt er, nahe am Tentakelnerv verlaufend, in die Tentakelbasis ein, wo er sich immer mehr von letztgenanntem Nerv entfernt und dem Auge nähert. Von der Mitte der vorde-

ren Fläche des Cerebralganglions entspringt ein dünner Nerv, welcher in Höhe des Tentakels einen Seitennerv abgibt, der in die seitliche Muskulatur des Kopfes eindringt. Der Hauptnerv zieht, seitlich vom Bulbus verlaufend, nach vorn und innerviert den oberen Teil der Schnauzenmuskulatur (N. labialis dorsalis). Die wohlausgebildeten, seitlich etwas komprimierten Labialvorsprünge der Cerebralganglien entsenden vier Nerven nach vorn. Der oberste dieser Nerven verläuft an der unteren Seite des Bulbus, macht in seinem Verlauf einen lateralwärts gerichteten Bogen und dringt in den unteren Teil der Schnauzenmuskulatur ein (N. labialis ventralis). Die beiden am Labialvorsprung spitzwärts nächstfolgenden Nerven verlaufen annähernd parallel zu einander, mit einem medialwärts gerichteten Bogen ventral des Bulbus. Beide Nerven innervieren den vorderen Teil der Muskulatur des Kopfbodens, wobei der obere dieser Nerven lateral vom kleinen vorderen Bulbusflexor (N. labialis lateralis), der untere medial von dem genannten Muskel (N. labialis medialis) in den Kopfboden eindringt. Der von der Spitze des Labialvorsprungs ausgehende Nerv verläuft mit einer nach außen gerichteten Schleife ebenfalls unterhalb des Zungenbulbus und dringt ventrolateral unweit der Insertionsstelle des vorderen Bulbusflexors in die Muskulatur des Bulbus ein. Der weitere Verlauf ließ sich in Schnittserien nicht lückenlos verfolgen, doch es unterliegt keinem Zweifel, daß dieser Nerv in Wirklichkeit das Cerebrobukkalkonnektiv darstellt. Nach KRULL, der die gleiche Ansicht vertritt, gibt dieses Cerebrobukkalkonnektiv jederseits noch einen Nerv ab, den ich jedoch stets vergeblich suchte. Von der unteren Fläche des Cerebralganglions entspringt das kräftige Cerebropedalkonnektiv. Vor demselben nimmt noch ein sehr dünner Nerv seinen Ursprung, der parallel zum Cerebropedalkonnektiv, diesem sehr eng genähert, in den Fuß eindringt. Es handelt sich hierbei um den Nervus staticus, der die Statocyste innerviert. KRULL sagt über diesen Nerv wörtlich: „der die Statocyste innervierende Nerv kam nur in ganz wenigen Fällen unmittelbar von den Cerebralganglien. Meistens war er mit dem Pleuropedalkonnektiv verschmolzen und trat aus dessen Mitte aus“. Es liegt hier zweifellos ein Irrtum vor, zumal ein derartig abweichendes Verhalten dieses Nerven wohl einmalig wäre. SEIBOLD und BREGENZER haben bei den von ihnen untersuchten Arten gleiche Verhältnisse wie ich gefunden. ROBSON (1922) sagt dagegen über den statischen Nerv: „it runs backward from the statocyst in close proximity to the cerebro-pedal connektive and ultimately becomes indistinguishable from the latter“ Immerhin ist ein Verhalten dieses Nerven, wie es ROBSON schildert, eher zu verstehen.

Die Bukkalganglien liegen in dem Winkel, den der Oesophagus mit der hinteren Wand des Schlundkopfes bildet, diesem eng anliegend. Sie sind abgeflachte Körper von dreieckig-rundlichem Umriss. Medial sind sie durch eine dünnere Kommissur verbunden, die sich von den Ganglien nicht scharf absetzt. KRULL gibt nur kurz an, daß von den Bukkalganglien je drei Nerven die Bukkalmasse innervieren. Ich konnte jedoch regelmäßig vier Nerven feststellen. Ein kurzer dorsaler Nerv, der sich wenig oberhalb seines Ursprungs in einen dünneren, dorsomedialen und einen etwas dickeren, dorsolateralen Ast gabelt, versorgt die Bukkalmasse zu den Seiten der Oesophaguseinmündung in den Pharynx. Lateral geht von den Bukkalganglien ein weiterer Nerv ab, der in die seitliche Muskulatur des Schlundkopfes eindringt. Der nächste, ventrolateral abgehende Nerv verläuft ziemlich oberflächlich und ließ sich bis zur Insertionsstelle des hinteren

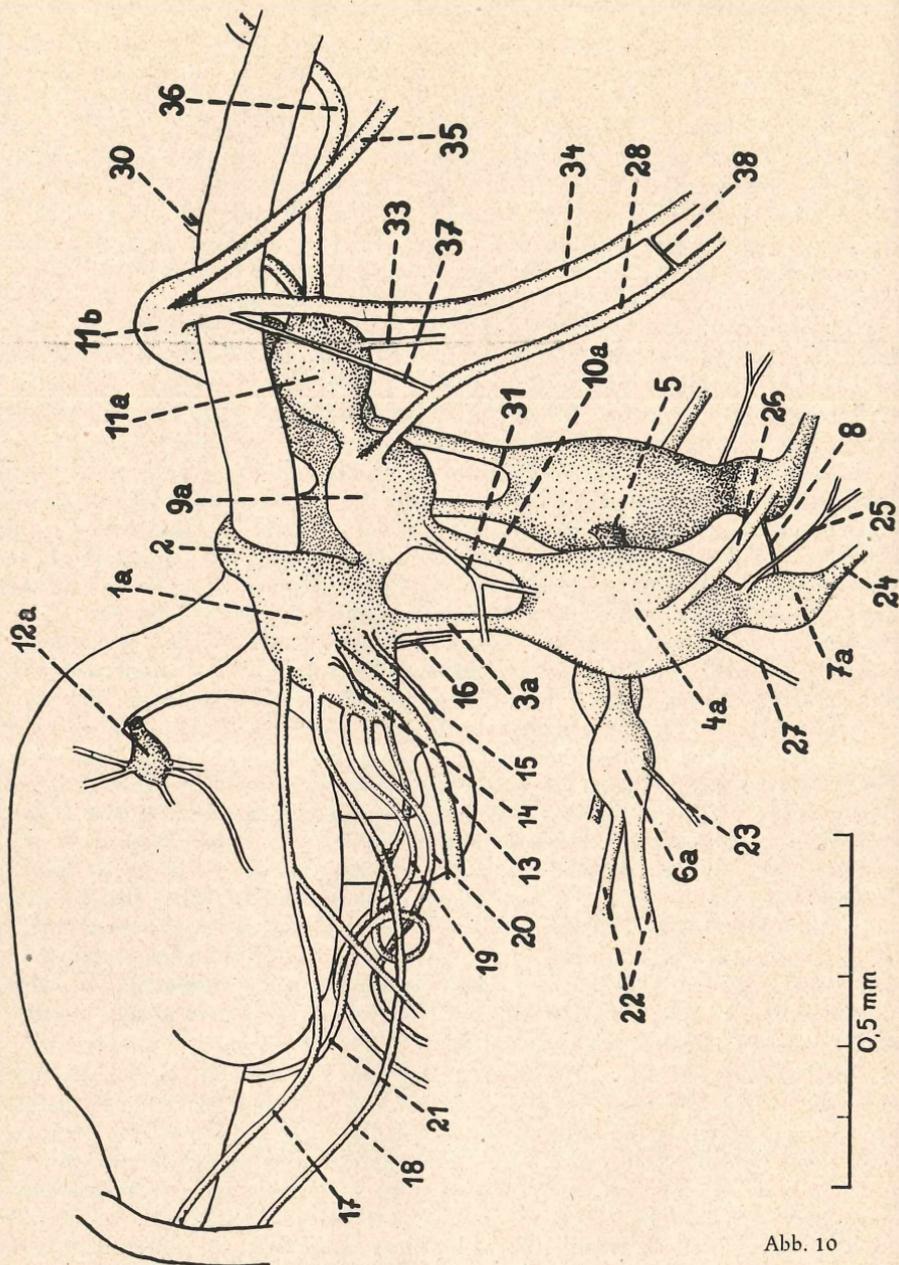


Abb. 10

Abb. 10-13. Nervensystem von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Cerebralganglion; 2: Cerebralkommissur; 3: Cerebropedalkonnektiv; 4: Pedalganglion; 5: Pedalkommissur; 6: Propodialganglion; 7: Metapodialganglion; 8: Metapodialkommissur; 9: Pleuralganglion; 10: Pleuropedalkonnektiv; 11a: Subintestinalganglion; 11b: Supraintestinalganglion; 12: Bukkalganglion; 13: N. tentacularis; 14: Akzessorischer Tentakelnerv; 15: N. opticus; 16: N. staticus; 17: N. labialis dorsalis;

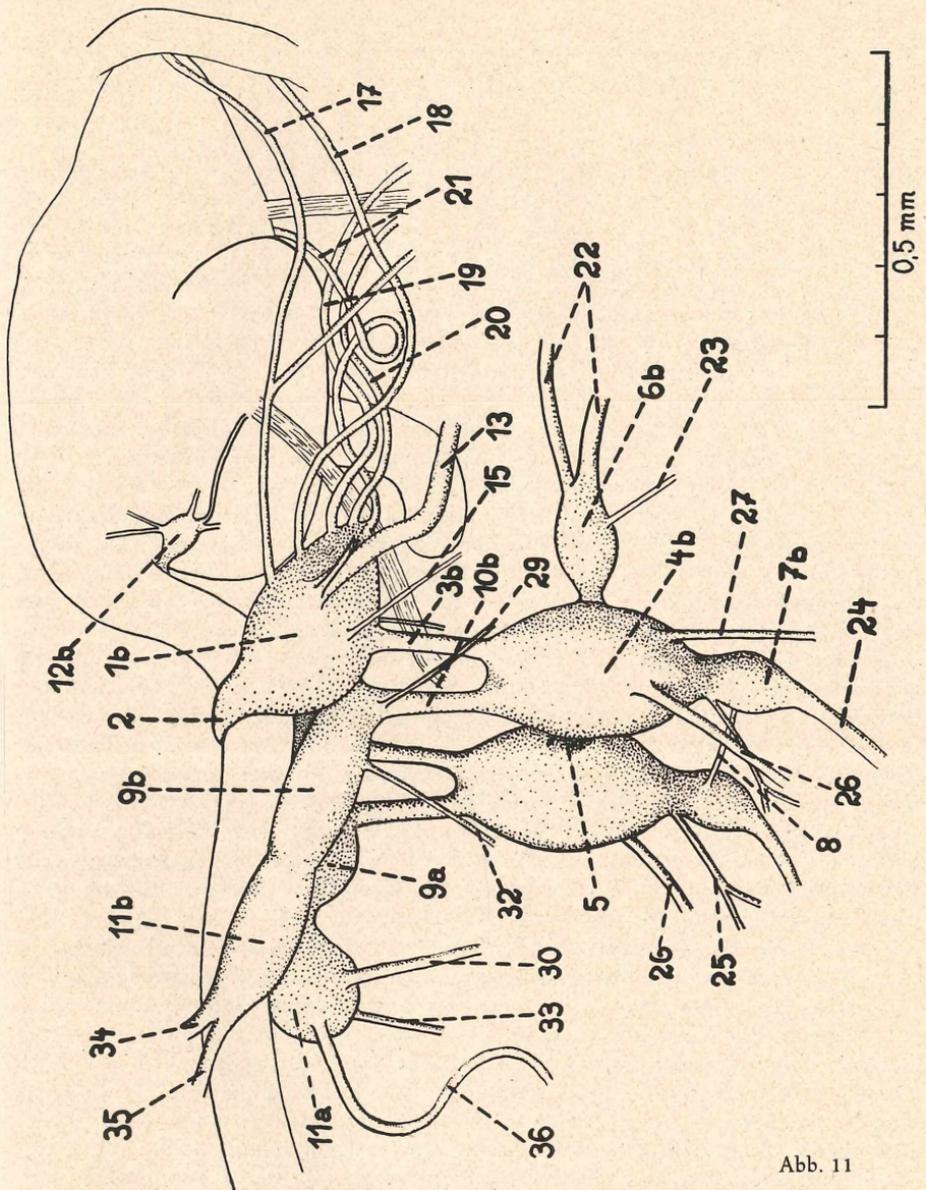


Abb. 11

18: N. labialis ventralis; 19: N. labialis lateralis; 20: N. labialis medialis; 21: Cerebrobukkalkonktiv; 22: Vordere Propodialnerven; 23: Seitlicher Propodialnerv; 24: Metapodialnerv; 25: Nerv, zwischen Pedal- und Metapodialganglion; 26 und 27: Laterale Nerven des Pedalganglions; 28: N. pallialis sinister; 29: N. pallialis dexter anterior; 30: N. pallialis dexter posterior; 31: N. parietalis sinister; 32: N. parietalis dexter; 33: N. columellaris; 34: N. osphradialis; 35: Linke Visceralschlinge; 36: Rechte Visceralschlinge; 37: Innere linke Zygose; 38: Äußere linke Zygose; 39: Herz-Nieren-Nerv; 40: Nerv des Eingeweideträgers. — (a bezeichnet die linke, b die rechte Seite).

großen Bulbusflexors verfolgen. Median von letzterem entspringt schließlich ein weiterer ventrolateraler Nerv, der sich jedoch nur eine sehr kurze Stelle entlang verfolgen ließ.

In einer engen Lakune des Fußes liegen die Pedalganglien. Sie sind etwas größer als die Cerebralganglien und besitzen eine annähernd eiförmige Gestalt. Mit den Cerebral- und Pleuralganglien jeder Seite sind sie durch mäßig lange Konnektive verbunden, von denen die letzteren etwas dicker sind. Unter sich stehen die Pedalganglien durch eine kurze, kräftige und scharf abgesetzte Kommissur in Verbindung. Von jedem Ganglion gehen vier Nerven aus. Nach vorn verläuft ein sehr dicker Nerv, der kurz hinter seinem Ursprung zu einem Propodialganglion anschwillt. Davor gabelt sich der Propodialnerv in einen dickeren, schräg nach vorn und einen dünneren, gerade nach vorn ziehenden Ast. Ferner geht vom Propodialganglion ein dünner Seitennerv aus. Alle bisher genannten Nerven versorgen die Propodalmuskulatur, der gerade nach vorn ziehende ferner die Randdrüse des Fußes. Nach unten und hinten verläßt ein ebenfalls sehr dicker Nerv das Pedalganglion. Auch dieser Nerv schwillt kurz nach seinem Austritt aus dem Pedalganglion zu einem länglich-eiförmigen Metapodialganglion an. Von diesen Ganglien, die durch eine sehr lange und dünne Metapodialkommissur verbunden sind, nehmen die langen, kräftigen Metapodialstränge ihren Ausgang. Sie durchziehen das ganze Metapodium und geben nach den Seiten zahlreiche kleinere Äste ab. Von der kurzen Strecke zwischen Pedal- und Metapodialganglion geht noch ein dünner, nach kurzem Verlauf sich gabelnder Nerv seitlich nach hinten aus. Von der Seitenfläche des Pedalganglions entspringt weiterhin ein mäßig dicker Lateralnerv. Außerdem geht von der Vorderfläche des Pedalganglions noch ein etwas dünnerer Nerv aus. Beide letztgenannte Nerven versorgen die Seitenpartien der Fußmuskulatur. KRULL bemerkt richtig, daß der Nervenbesatz der pedalen Ganglien sehr variabel ist. So kann ich bestätigen, daß die Anzahl und Stärke der vom Propodialganglion herkommenden Nerven unterschiedlich ist. Niemals fand ich jedoch eine zweite Kommissur zwischen den Pedalganglien, die nach KRULL einen „Rückschlag in primitivere Verhältnisse“ darstellen soll.

An die Cerebralganglien schließen sich an deren hintere untere Fläche die Pleuralganglien an. Konnektive im eigentlichen Sinne sind nicht ausgebildet. Das linke Pleuralganglion besitzt wie das anschließende Subintestinalganglion eine kugelige Form, während das rechte Pleuralganglion und das Supraintestinalganglion eine eiförmige Gestalt aufweisen. Konnektive zwischen den genannten Ganglien fehlen ebenfalls; ihre Grenzen sind nur durch eine seichte Einschnürung angedeutet. Das linke Pleuralganglion und das Subintestinalganglion liegen größtenteils unter dem Oesophagus. Das rechte Pleuralganglion hat seine Lage gewöhnlich an der rechten Seite des Oesophagus, während das Supraintestinalganglion schräg auf dem Oesophagus zu liegen kommt.

Vom linken Pleuralganglion entspringt seitlich in der hinteren Hälfte der kräftige linke Pleuralnerv (N. pallialis sinister), welcher den linken Mantelabschnitt innerviert. Ob von ihm Verzweigungen an das Osphradium abgehen, wie dies KRULL behauptet, konnte ich nicht feststellen. Der genannte Autor erwähnt ferner einen oberhalb des N. pallialis sin. aus dem linken Pleuralganglion austretenden dünnen N. parietalis sinister. Diesen Nerv habe ich niemals vom Pleuralganglion selbst, sondern stets von der Basis des linken

Pleuropedalkonnektivs entspringen sehen. Der N. parietalis sinister gabelt sich nach kurzem Verlauf in zwei gleichstarke Äste und dringt dann in die seitlichen Muskeln ein, wo man ihn infolge seiner geringen Stärke präparativ nicht mehr verfolgen kann.

Das rechte Pleuralganglion entsendet aus seiner Mitte seitlich einen dünnen Nerv, den N. parietalis dexter, welcher schräg nach hinten verläuft und in die seitliche Muskulatur eindringt. Er entspricht also funktionell jenem Nerven, der auf der linken Seite aus der Basis des linken Pleuropedalkonnektivs hervorging. Auf der entsprechenden rechten Seite nimmt jener Nerv seinen Ursprung, der den rechten Teil des Mantelrandes innerviert und den ich in Übereinstimmung mit KRULL als N. pallialis dexter anterior bezeichnen will.

Vom Subintestinalganglion gehen hinten zwei kräftige Nerven aus. Der vordere von beiden ist der rechte hintere Mantelnerv (N. pallialis dexter posterior); er wendet sich im Bogen nach vorn und innerviert gemeinsam mit dem N. pallialis dexter ant. den rechten Mantelabschnitt. Der hintere der beiden vom Subintestinalganglion ausgehenden Nerven, welcher einen sehr charakteristischen S-förmigen Verlauf zeigt, wendet sich, nach der rechten Seite zu weit ausholend, nach hinten und stellt die rechte Visceralschlinge dar. Von der ventralen Fläche des Subintestinalganglions geht in den meisten Fällen noch der den Spindelmuskel innervierende N. columellaris aus. KRULL erwähnt diesen Nerv ebenfalls, sagt jedoch, daß er „oberhalb der Austrittsstelle des subintestinalen Teiles der Visceralschlinge“ entspringt. Diese Lage konnte ich nie feststellen. Allerdings zeigt gerade der Columellarnerv eine starke Variabilität nach Anzahl und Lage. In einem Falle bemerkte ich, daß anstelle eines Nerven deren drei aus der ventralen Fläche des Subintestinalganglions heraustraten. In zwei weiteren Fällen ging von dem genannten Ganglion selbst überhaupt kein Columellarnerv aus, dagegen entsprang er in Einzahl der rechten Visceralschlinge, ein beachtliches Stück vom Subintestinalganglion entfernt.

KRULL beschreibt eine rechte Zygose zwischen dem von der Basis des rechten Pleuropedalkonnektivs herkommenden N. pallialis dexter ant. und dem vom Subintestinalganglion entspringenden N. pallialis dexter post. Ich habe, um diese Zygose zu finden, eine größere Anzahl Tiere untersucht, konnte aber eine derartige Verbindung dieser beiden Nerven niemals konstatieren.

Auch vom Supraintestinalganglion gehen von dessen hinterem Ende zwei kräftige Nerven aus. Der hintere stellt die linke Visceralschlinge dar; sie ist im Vergleich zur rechten etwas dünner und zeigt niemals einen S-förmigen Verlauf, sondern wendet sich in einem sanften Bogen nach hinten. Der vordere Nerv, den KRULL als N. branchialis bezeichnet, verläuft durch die linke Anwachsstelle des Mantels und dringt seitlich in das spindelförmige Osphradialganglion ein. Es ist sicher besser, diesen Nerven, übereinstimmend mit SEIBOLD, BREGENZER und JOHANSSON als N. osphradialis zu benennen. Ob er nämlich zugleich die Kieme versorgt, konnte ich nicht feststellen, ist jedoch wahrscheinlich.

Zwischen dem vom linken Pleuralganglion herrührenden N. pallialis sinister und dem Nr. osphradialis befindet sich eine linke Zygose (z_3 bei KRULL). Die Lage derselben variiert stark. Meist sind die beiden Nerven selbst miteinander verbunden, weniger häufig findet sich diese Verbindung zwischen dem linken Pleuralnerv einerseits und dem Supraintestinalganglion andererseits. Den letzten,

nach eigenen Untersuchungen selteneren Fall erwähnt KRULL. Der genannte Autor glaubt ferner zwei weitere Zygosen (z_1 und z_2) zwischen den genannten Nerven nachgewiesen zu haben. Von diesen beiden kann ich z_1 bestätigen. Diese Zygose liegt am weitesten links, ist recht kurz und wird von Muskeln und Bindegewebe umhüllt. Die Zygose z_2 , die zwischen z_1 und z_3 liegen soll, habe ich nicht finden können. Ich möchte glauben, daß z_2 mit der erwähnten Zygose z_3 identisch ist, da die Lage der letztgenannten sehr unterschiedlich ist. KRULL hat sicher aus seinen zahlreichen Untersuchungen des Nervensystems ein kombiniertes Bild entworfen, wobei ihm dieser Irrtum unterlaufen ist.

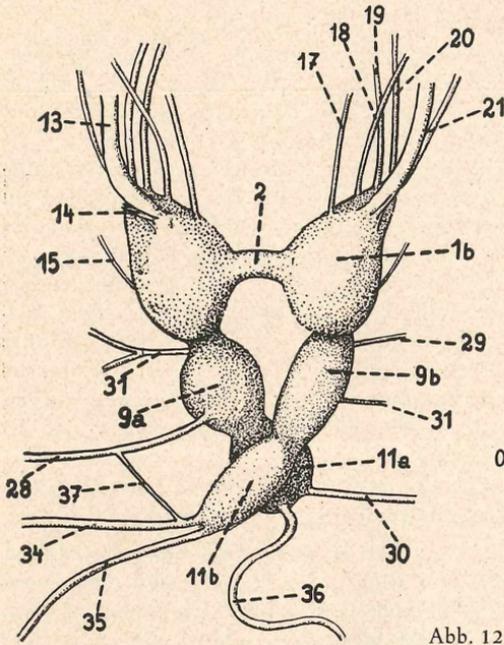


Abb. 12

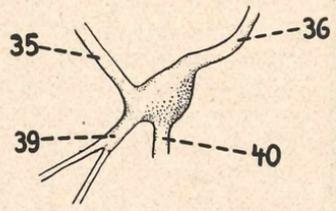


Abb. 13

Erklärung zu Abb. 12—13
siehe S. 120—121.

Das unpaare Abdominalganglion (Abb. 13) liegt ziemlich genau in der Medianlinie im hintersten Teil der Mantelhöhle in unmittelbarer Nachbarschaft von Herz und Niere. Es ist von Epithel bedeckt. Unterhalb des Abdominalganglions liegt die ventrale Partie des Columellarmuskels. Seine Gestalt ist rundlich bis bohnenförmig. Links vorn mündet die dünnere linke Visceralschlinge ein, während rechts vorn die bedeutend dickere rechte Visceralschlinge herantritt. Hinten entspringen dem Abdominalganglion zwei Nerven. Der linke von beiden gabelt sich in zwei Äste, von denen der eine zur Niere, der andere zum Herz verläuft. Der rechte Nerv ist wesentlich dicker, und ich hatte immer den Eindruck, daß er aus einem eng zusammenliegenden Nervenbündel besteht. Seine Äste versorgen die Organe des Eingeweidetasches; sie sind präparativ äußerst schwer zu verfolgen.

Genau so wenig wie KRULL gelang es mir, den Penisnerv mit einem bestimmten Ganglion in Verbindung zu bringen. KRULL spricht die Vermutung aus, daß die Innervierung des Penis von Parietalnerven aus geschieht, die aus dem rech-

ten Pleuropedalkonnektiv entspringen sollen. JOHANSSON hat dagegen einen vom rechten Pedalganglion in der Nähe des rechten Pleuropedalkonnektivs herkommenden Penisnerv nachweisen können. Ein daseibst entspringender Nerv fehlt bei *Lithoglyphus* mit Sicherheit.

Histologisch weisen alle Ganglien den gleichen Bauplan auf. Die Peripherie bildet eine meist mehrschichtige Lage von Ganglienzellen von unterschiedlicher Form und Größe, in deren mit Hämatoxylin stark anfärbbarem Plasma die großen, runden Kerne nicht immer deutlich in Erscheinung treten. Das Innere aller Ganglien besteht aus einem äußerst feinfaserigen Neuropil, in dem vereinzelt kleinere Zentralzellen von meist länglicher Gestalt eingestreut liegen. Die Nerven bestehen nur aus Nervenfasern mit wenigen Zentralzellen und entbehren der peripheren Ganglienzellschicht.

Die gesamte, im Kopffuß liegende Ganglienmasse, mit Ausnahme der pedalen Ganglien, ist eingebettet in ein lockeres Bindegewebe, das mit zahlreichen, stark lichtbrechenden Konkretionen erfüllt ist. Diese sind \pm rundliche Körperchen, die in ihren Außenpartien eine parallele Schichtung und im Innern oft noch eine Körnelung erkennen lassen. Sie lösen sich rückstandslos in verdünnter Salzsäure unter Gasentwicklung, bestehen also sichtlich aus Kalk.

Sinnesorgane.

Augen. *Lithoglyphus naticoides* besitzt zwei primitive Linsenaugen, die seitlich an der Basis der Tentakel in einer kleinen Vorwölbung, die jedoch nur bei gut gestrecktem Tentakel sichtbar ist, gelegen sind. Anatomie und Histologie des Auges weisen gegenüber anderen Hydrobiiden und Rissoiden keinen Unterschied auf.

Statocysten. Auch im Bau des statischen Apparats sind nennenswerte Unterschiede anderen Hydrobiiden und Rissoiden gegenüber nicht zu bemerken. Die Beschreibungen von SEIBOLD (1904), BREGENZER (1915) und JOHANSSON (1939) sind für *Lithoglyphus* wörtlich übertragbar.

In diesem Zusammenhang soll jedoch ein anormal gebauter Statolith (Abb. 14) Erwähnung finden, der nur in einem Falle zur Beobachtung kam. Der sonst völlig kugelige, konzentrisch geschichtete, aus Calciumkarbonat und einer organischen Grundmembran bestehende Statolith, zeigte eine genau diametral verlaufende, stark konturierte Trennungsfläche, so daß das ganze Gebilde wie zwei aufeinander gepreßte Halbkugeln aussah. Einheitlich sphäritischer Bau mit konzentrischer Schichtung war hierdurch keineswegs gestört.

Der vom Cerebralganglion ausgehende Nervus staticus ließ sich auch auf gut orientierten Schnittserien nicht vollständig verfolgen, weil dieser Nerv eng am Cerebropedalkonnektiv angelehnt verläuft und vielleicht mit letzterem streckenweise einen einheitlichen Komplex bildet.

Oosphradium. Das Oosphradium liegt als schmaler, langgestreckter Wulst links in der Mantelhöhle (Abb. 6), annähernd parallel zur Kiemenvene und zum Mantelrand, und erstreckt sich von der Basis der Kieme bis zum vorderen Viertel derselben. Die Ausbildung dieses Organs ist keineswegs immer gleich; oft war es \pm fadenartig gestaltet, und gelegentlich war der vordere Abschnitt zu einem kompakten Wulst ausgebildet. Abweichend gegenüber dem Oosphradium anderer

Hydrobiiden ist bei *Lithoglyphus* der zentrale Wulst dieses Organs in seinem vorderen und mittleren Teil von kleineren Seitenleisten (Abb. 15) begleitet, die durch seichte Rinnen vom Zentralwulst abgetrennt sind. Derartige Seitenleisten sind von JOHANSSON (1939) bei Rissoiden und Littoriniden beschrieben worden. Im histologischen Bau des Osphradium ist eine weitgehende Ähnlichkeit mit dem

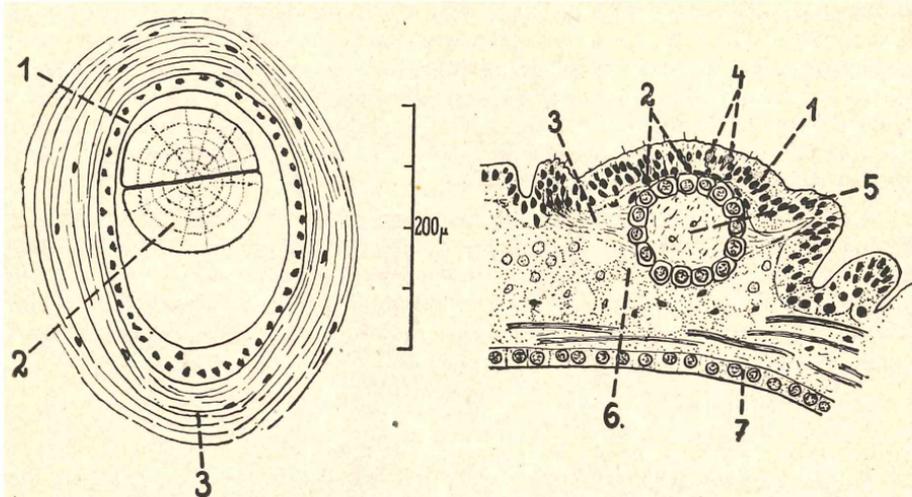


Abb. 14. Querschnitt durch die Statocyste von *Lithoglyphus naticoides* mit abweichend gestaltetem Statolithen. 1: Epithel; 2: Statolith; 3: Muskelfaserhülle.

Abb. 15. Querschnitt durch das Osphradium von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Epithel; 2: Sinneszellen; 3: Proximale Fortsätze der Sinneszellen von den Seitenleisten; 4: Sekretzellen; 5: Osphradialganglion; 6: Bindegewebe; 7: Mantelepithel.

von *Bythinella* (BREGENZER 1915) festzustellen. Im Sinnesepithel, das aus bewimperten Randepithelzellen und Sinneszellen besteht, liegen, im Gegensatz zu *Bythinella*, noch vereinzelt Sekretzellen von rundlicher bis keulenförmiger Gestalt. Auffallend sind ferner lange, borstenartige Gebilde, die ich nicht bestimmten Zellen zuordnen konnte, in denen ich aber die reizaufnehmenden Fortsätze der Sinneszellen zu erblicken glaube, welche bei *Bythinella* nur als kleine Zapfen die Randepithelzellen überragen. Die proximalen, reizableitenden Fortsätze der Sinneszellen dringen durch die Basalmembran des Sinnesepithels und treten in das langgestreckte, spindelförmige, im zentralen Wulst gelegene Osphradialganglion ein. Aus dessen Mitte entspringt der im Mantelrand verlaufende und zum Supraintestinalganglion hinziehende Osphradialnerv.

Verdauungsorgane.

KRULL (1935) hat die Organe des Verdauungssystems bei *Lithoglyphus* und anderen Hydrobiiden untersucht. Er begnügt sich jedoch nur mit allgemeinen vergleichenden Hinweisen und widmet nur der Radula, die vor ihm bereits TROSCHEL (1856) und SCHEPMAN (1874) beschrieben haben, einer besonderen Betrachtung.

Der Verdauungstraktus von *Lithoglyphus* weist die typische Dreigliederung — Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm — auf, wie sie den meisten Schnecken zukommt.

Vorderdarm. Am Vorderdarm lassen sich Mundhöhle, Pharynx und Oesophagus unterscheiden. Im Bau der Mundhöhle (Abb. 16) von *Lithoglyphus*

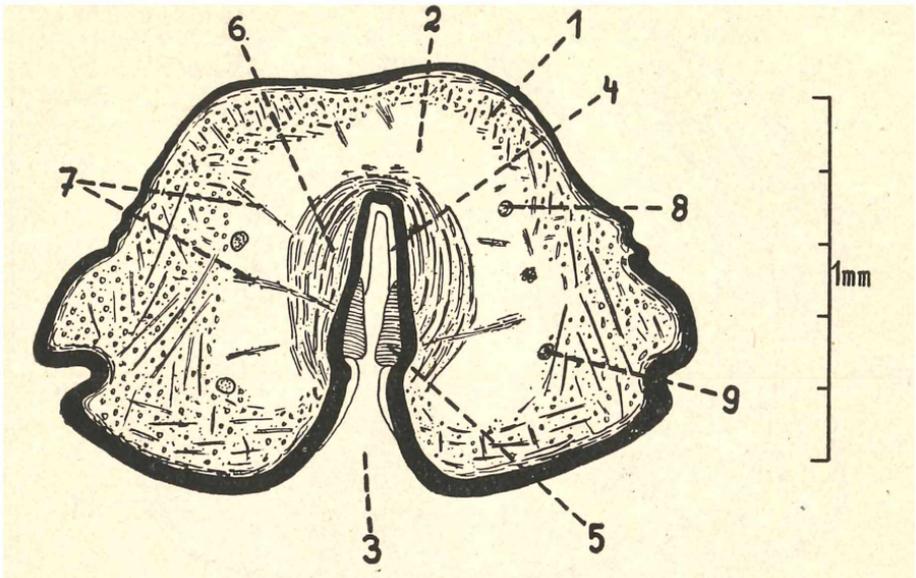


Abb. 16. Querschnitt durch die Kopfhöhle und den vorderen Teil der Mundhöhle von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Hautmuskelschlauch des Kopfes; 2: Kopfhöhle; 3: Mundöffnung; 4: Kutikula des Mundhöhlenepithels; 5: Kiefer; 6: Ringmuskelfasern der Mundhöhle; 7: Dilatatore der Mundhöhle; 8: N. labialis dorsalis; 9: N. labialis ventralis.

herrscht größte Übereinstimmung mit jener von *Bythinella* (BREGENZER 1915). Der erwähnte Autor beschreibt eine besondere Schicht polygonaler Bindegewebszellen unter dem Mundhöhlenepithel, die er wegen ihrer histologischen Ähnlichkeit mit dem Zungenknorpel als „Labialknorpel“ bezeichnet. Derartige Labialknorpel sind bei *Lithoglyphus* nicht nachzuweisen. Unter dem Epithel fand ich nur eine mächtige Schicht vorwiegend ringförmig verlaufender Muskelfasern, zwischen denen grob lakunäres Bindegewebe und reichlich Pigment eingelagert ist. Bei der Kontraktion dieser Muskelschicht wird die Mundhöhle verengt, und die Kiefer werden gegeneinander bewegt. Als Dilatatoren dienen vereinzelte Muskelfasern, die zur Kopfmuskulatur verlaufen.

Die Pharyngealhöhle (Abb. 17) bildet dorsal eine tiefe mediane Rinne, die in zwei Seitenfalten ausläuft. Das dorsale Epithel besteht aus zylindrischen Zellen mit länglichen, basal gelegenen Kernen und zeigt besonders im Bereich der Medianrinne eine dichte Bewimperung. Diese fehlt jedoch im Dorsalteil der oben erwähnten Seitenfalten wie auch in den lateralen Teilen der Pharyngealhöhle. Es ist also bei *Lithoglyphus* nur eine dorsale Flimmerrinne ausgebildet, während bei *Bythinella* noch zwei seitliche hinzutreten. Zwischen den Epithelzellen finden sich häufig rundliche, stark basophile Drüsenzellen. Das ventrale Epithel der Pharyngealhöhle, das den Zungenbulbus umgibt, ist kubisch und besitzt eine dicke Kutikula, welche auch die Basalmembran der Radula bildet.

Die Radula von *Lithoglyphus* ist bereits von TROSCHER (1856) beschrieben worden. Eine eingehende Würdigung fand dieses systematisch so wichtige Organ durch SCHEPMAN (1874). Während TROSCHER den Dentikelbesatz der Zähne für

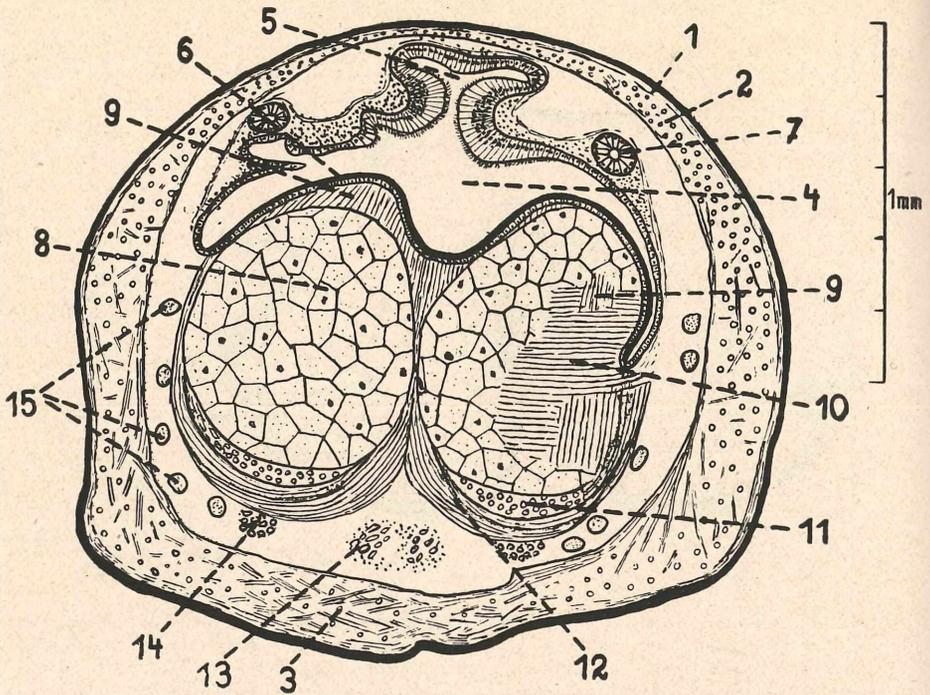


Abb. 17. Querschnitt durch Kopfhöhle und Zungenbulbus von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Ringmuskelschicht; 2: Längsmuskelschicht; 3: Schrägfrontale Muskelfasern des Kopfbodens; 4: Pharyngealhöhle; 5: Dorsale Flimmerrinne des Pharynx; 6: Ventrales, kutikularisiertes Pharyngealepithel; 7: Speicheldrüse; 8: Radulaknorpel; 9: Musc. tensor ant.; 10: Musc. transversalis; 11: Musc. tensor lat.; 12: Musc. tensor med.; 13: Musc. retractor bulbi; 14: Musc. protractor bulbi; 15: Nerven der Kopf- und Schnauzenregion.

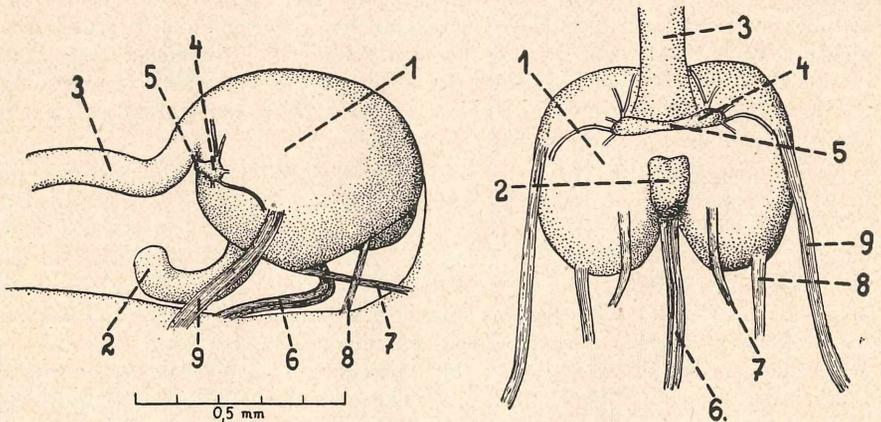


Abb. 18. Äußere Pharynxmuskulatur von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Schlundkopf; 2: Radulasack; 3: Oesophagus; 4: Bukkalganglion; 5: Bukkalkommissur; 6: Musc. retractor bulbi; 7: Musc. protractor bulbi; 8: Musc. flexor bulbi anterior; 9: Musc. flexor bulbi posterior.

konstant hielt, konnte SCHEPMAN zeigen, daß dieser in engen Grenzen variiert. KRULL (1935) konnte diese Tatsache bestätigen, und auch ich schließe mich hierin seiner Meinung an. Als echte Taenioglossenradula besitzt sie sieben Zahnreihen: die median liegende Rhachiszahnreihe, seitlich davon je eine Lateralzahnreihe und zu äußerst die Reihen der inneren und äußeren Marginalzähne. Die Radulascheide sitzt am hinteren, unteren Ende des Zungenbulbus als kurzes, dickes, säbelförmig nach oben gebogenes Anhängsel, dessen freies Ende etwas verdickt ist. Die Oberseite der Radulascheide besteht aus hohen, locker gefügten Zellen, während die Unterseite ein niedriges Epithel besitzt. Die Odontoblasten im blinden Ende der Radulascheide sind hohe, zylindrische und nur schwach anfärbare Zellen. Umhüllt wird die Radulascheide durch eine Schicht faserigen Bindegewebes, die besonders in der nach oben geöffneten Konkavität recht massig ausgebildet ist und eine Pigmenteinlagerung aufweist.

Der annähernd kugelige Zungenbulbus (Abb. 18) wird durch vier Paar Muskeln, welche als Derivate der Propodialmuskulatur aufzufassen sind, innerhalb der Kopfhöhle bewegt. Ventral median vor der Basis der Radulascheide

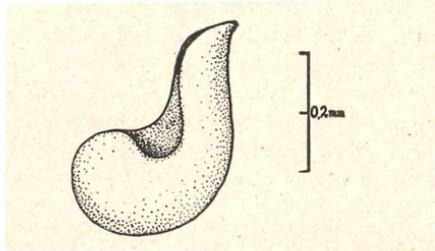


Abb. 19. Linker Radulaknorpel von *Lithoglyphus naticoides*.

inserteren zwei lange, dünne, parallel verlaufende und durch Bindegewebe verknüpfte Muskelstränge, die in der Höhe des Schlundringes der Körperwand entspringen: die Bulbusretraktoren. An den Seiten des Zungenbulbus inseriert je ein kräftiger hinterer Bulbusflexor, der zwischen Cerebropedal- und Pleuropedalkonktiv hindurchtritt und hart seitlich von denselben der Körperwand entspringt. Vorn ventral setzen zwei kurze und schwächere Muskelstränge an den seitlichen Vorwölbungen des Bulbus an, die aus dem Kopfboden heraustreten. Diese als vordere Bulbusflexoren zu bezeichnenden Muskeln sind bisher weder von Hydrobiiden noch von Rissoiden beschrieben worden. Median von den vorderen Flexoren und etwas hinter denselben setzen die aus der vorderen ventralen Schnauzenregion entspringenden Bulbusprotraktoren an.

Im Zungenbulbus liegen, umhüllt von einer kompliziert angeordneten Muskulatur, die beiden Radulaknorpel. Ihre Gestalt (Abb. 19) läßt sich wie folgt beschreiben: Hinten und unten dick und breit gerundet, median fast eben, nach vorn sich verjüngend und eine sattelartige Konkavität bildend, der flügelartige Vorderrand etwas nach innen gebogen. Mit den ebenen Medianseiten liegen die beiden Radulaknorpel einander zugekehrt. Reduzierte Nebenknorpel, die nach BREGENZER (1915) dem Hauptknorpel aufliegen sollen, was jedoch von KRULL (1935) bestritten wird, existieren bei *Lithoglyphus* jedenfalls nicht. Ebenso wenig konnte ich Verwachsungen oder andere Verbindungen der Knorpel feststellen, wie es von ROBSON (1922) für *Hydrobia ventrosa* beschrieben, aber wiederum

von KRULL als unrichtig erwiesen ist. Beide Knorpel lassen sich präparativ mühelos voneinander umverkehrt trennen. Histologisch weisen die Radulaknorpel von *Lithoglyphus* den gleichen Bau wie bei anderen Gastropoden auf. Beim lebenden Tier zeigen sie eine rotbraune Färbung, die sicher auf der Anwesenheit von Hämoglobin beruht, das an dieser Stelle bei zahlreichen Gastropoden nachgewiesen ist.

Über den beiden Radulaknorpeln liegt die bereits erwähnte Muskulatur (Abb. 17), die weitgehendst mit der von JOHANSSON (1939) bei Rissoiden beschriebenen übereinstimmt. Vorn überzieht den Zungenbulbus ein kräftiger Transversalmuskel. Vor diesem liegen zwei breite Längsmuskeln, die an der Basalmembran der Radula inserieren: die vorderen Tensoren. Ihr Ursprung ist die untere Wölbung der Radulaknorpel. Der untere Teil der Seitenfläche und die untere Fläche jedes Knorpels wird von den lateralen Tensoren bedeckt, die am hinteren Teil der Basalmembran ansetzen. Schließlich liegen noch zwei mediale Tensoren vor, die in der Mitte der Basalmembran inserieren, parallel zueinander zwischen den Radulaknorpeln abwärts verlaufen, ventral divergieren und sich über die lateralen Tensoren herüberlegen. Die Muskelfasern des Zungenbulbus sind auffallend kräftig und zeigen ein fein granuliertes Sarkoplasma. Eine Querstreifung, wie sie von BREGENZER (1915) angegeben wird, konnte ich nicht feststellen. Die ovalen Kerne liegen in den Fasern zentral und nehmen fast deren ganze Dicke ein, woraus anzunehmen ist, daß die kontraktile Elemente in der Peripherie der Fasern angeordnet sind. Einen ähnlichen Bau zeigen die Muskelfasern der Mundhöhlenwand, jedoch sind dort die Fasern im allgemeinen etwas dünner.

In die Pharyngealhöhle mündet dorsal, etwas hinter der Mitte des Schlundkopfes, jederseits eine „Speichel“-Drüse (Abb. 17) ein. Sie stellt eine typische tubulöse Drüse von schlauch- bis keulenförmiger Gestalt dar, deren distales Ende meist etwas verdickt ist. Vielfach sind diese Drüsen \pm gedreht und umgeschlagen, so daß sie auf Schnitten bisweilen doppelt getroffen werden. Das enge Lumen ist von radiär angeordneten zylindrischen Drüsenzellen umstellt, deren Kerne basal liegen. Das Zellplasma ist deutlich basophil und enthält oftmals Sekretvakuolen. Stützzellen, wie sie BREGENZER (1915) bei *Bythinella* beschreibt, habe ich bei *Lithoglyphus* ebenso wenig finden können, wie JOHANSSON (1939) bei Rissoiden.

Der Oesophagus verläßt den Schlundkopf an seiner hinteren dorsalen Fläche, verläuft zunächst ein kurzes Stück, der hinteren Schlundkopfwand stark genähert, abwärts und bildet dann ein deutliches, nach unten gerichtetes Knie, dessen nach oben offener Winkel von der breiten Cerebralkommissur bedeckt ist. Sein weiterer Verlauf bis zum Magen ist ziemlich gerade; er verläßt die Medianebene des Tieres etwas nach der linken Seite und liegt in der letzten Windung des Eingeweidetraktes dicht unter dem Epithel, von diesem nur durch eine dicke Lage Bindegewebe getrennt. In Bezug auf das lebende Tier mündet der Oesophagus von unten in den Magen. Der vordere Teil des Oesophagus besitzt hohe zylindrische Epithelzellen, zwischen denen in großer Anzahl längliche, stark basophile Drüsenzellen eingelagert sind. Eine gleichmäßige Bewimperung der Epithelzellen konnte ich nicht feststellen, mit Sicherheit liegt jedoch in den dorsalen Falten ein Flimmerepithel vor. In der Region der Nervenüberkreuzung nehmen die Drüsenzellen sichtlich an Häufigkeit ab. Außerdem ist hier deutlich

eine gleichmäßige Bewimperung des Epithels zu bemerken. Im langen hinteren Abschnitt des Oesophagus fehlen die Drüsenzellen völlig, die Epithelzellen sind ausnahmslos zylindrisch und sehr deutlich flimmernd. Unter dem Epithel liegt eine Lage Längsmuskelfasern und um diese herum eine kräftige Scheide aus Bindegewebe.

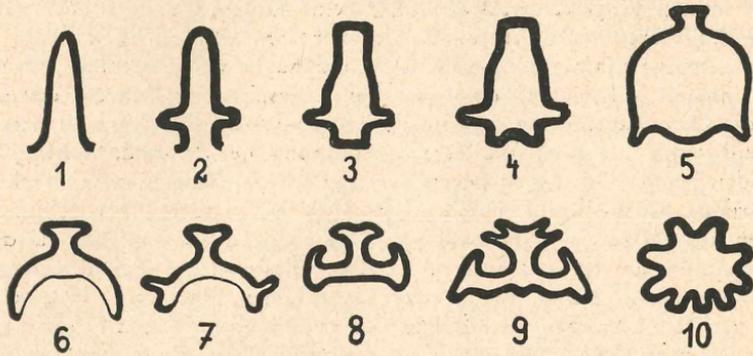


Abb. 20. Faltenbildungen des Mundhöhlen-, Pharyngealhöhlen- und Oesophagusepithels von *Lithoglyphus naticoides*. (schematisch) 1-5: Mundhöhle; 6-7: Pharyngealhöhle; 8-9: Übergang zum Oesophagus; 10: Oesophagus.

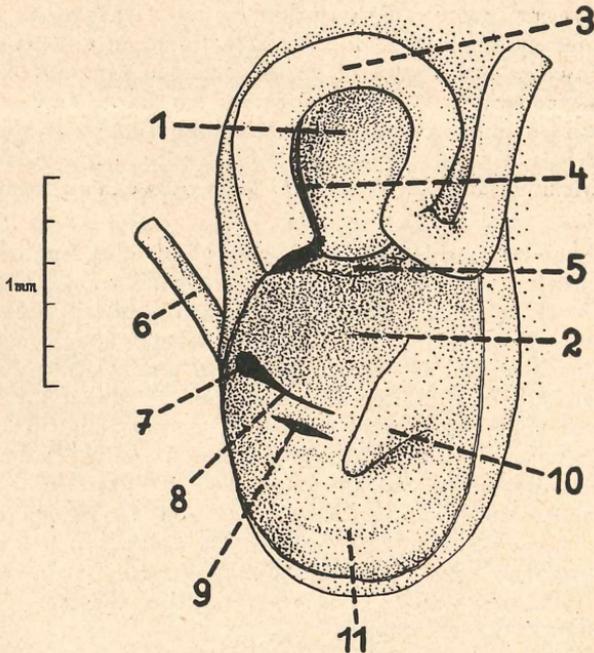


Abb. 21. Magen und Kristallstielsack von *Lithoglyphus naticoides*. 1. Kristallstielsack; 2: Magen; 3: Enddarm; 4: Verbindung des Kristallstielsacks mit dem Enddarm; 5. Ringwulst; 6: Oesophagus; 7: Einmündung des Oesophagus; 8: Oesophagealrinne; 9: Einmündung der Mitteldarmdrüse; 10: Gastralschild; 11: Vorspringende Leiste des Magenfundus.

Der gesamte Vorderdarm ist durch ein charakteristisches Faltensystem ausgezeichnet, das auffallend konstant ausgebildet ist. Besser als durch Worte läßt es sich in räumlicher Reihenfolge zeichnerisch darstellen, wie dies in Abb. 20 schematisch geschehen ist.

Mitteldarm. Der große, sackförmige Magen liegt unten im vorderen Teil des letzten Eingeweidestückes. Seine Längsachse liegt quer zur Körperachse des Tieres. Nach Abtragung der vorderen²⁾ Magenwand (Abb. 21) ist die links gelegene Einmündungsstelle des Oesophagus wahrzunehmen, an die sich auf der inneren Magenwand eine quer zur Längsachse des Magens erstreckende Rinne, die Oesophagealrinne, anschließt. Unterhalb dieser Rinne und parallel zu ihr befindet sich die breit spaltförmige Öffnung der Mitteldarmdrüse. Rechts davon, den beiden Öffnungen gegenüber, ragt in das Magenlumen der kräftige, hakenförmige Gastralschild herein, der auch bei anderen Hydrobiiden und Rissoiden ausgebildet ist. Oberhalb von Oesophagealrinne und Gastralschild ist der Magenraum am tiefsten ausgebildet. Der untere, flache Teil des Magens ist durch eine niedrige Leiste, die in das Magenlumen hineinragt, in zwei flache Gruben geteilt. Nach oben zu erstreckt sich der längliche Kristallstielsack, dessen Abgrenzung vom Magenraum durch einen ringförmigen Wulst sehr deutlich hervortritt. Der oben vom Magen abgehende Enddarm umgibt mit einer Schlinge den Kristallstielsack und steht mit diesem auf eine verhältnismäßig lange Strecke in offener Verbindung.

KRULL (1935) erwähnt den Kristallstielsack von *Lithoglyphus* erstmalig und weist zugleich darauf hin, daß seine Lage zum Enddarm und seine offene Verbindung zu demselben dem zweiten Typ der drei von MACKINTOSH (1925) aufgestellten Typen entspricht. Bei allen anderen von KRULL und ROBSON untersuchten Hydrobiiden und den von JOHANSSON untersuchten Rissoiden herrschen die gleichen Verhältnisse, nur BREGENZER gibt hierüber keine Auskunft, obwohl nach KRULL's Meinung auch bei *Bythinella* keine Abweichung vom geschilderten Typ vorkommt.

Der Magenraum wird durch ein hohes zylindrisches Epithel ausgekleidet. Eine Basalmembran ist deutlich wahrnehmbar. Die Zellen der äußeren Magenwand besitzen basal gelegene, eosinophile Granula und eine Kutikula. Diese verdickt sich allmählich auf der, der Oesophaguseinmündung entgegengesetzten Seite und ist am stärksten auf dem zahnartigen Gastralschild ausgebildet, wo auch die Epithelzellen ihre größte Höhe aufweisen. Je dicker die Kutikula ausgebildet ist, umso undeutlicher wird die basale Granulazone des Epithels. Auch die distalen Abschnitte der Zellen zeigen eine leicht verteilte, ± deutliche Körnelung, welche besonders auffallend auf jenem Teil des Gastralschildes ausgeprägt ist, der der inneren Magenwand zugekehrt ist. Vom Gastralschild ab nach der Seite der Oesophaguseinmündung zu besitzen die Epithelzellen der Magenwand keine Kutikula, sondern einen deutlichen Wimpernbesatz. Basale Granula sind in diesem Bereich nicht nachweisbar, dagegen sind die äußersten, distalen Zellabschnitte stärker mit Eosin färbbar.

Das Epithel des Kristallstielsacks (Abb. 9) ist von jenem des Magens auffallend unterschieden. Die zylindrischen Zellen mit ihren ± zentral gelegenen

²⁾ Diese und alle weiteren Lagebezeichnungen beziehen sich auf den Magen selbst, nicht auf das ganze Tier.

Kernen besitzen eine dichte Bewimperung, die aus gleich langen und gleich dicken Wimpern besteht. Die Basalkörperregion hebt sich auffallend am distalen Ende der Zellen als eosinophile Zone ab. Die basalen Teile der Epithelzellen enthalten, ähnlich wie die Wimperzellen des Magenepithels, mit Eosin sich rotfärbende Granula. Am Übergang vom Kristallstielsack zum Darm ist eine nach dem Darmlumen orientierte Epithelstelle typhlosisartig verdickt. Sie bildet einen vorspringenden Wulst und wird aus sehr hohen, kurzbewimperten Zellen gebildet, deren Kerne fast völlig basal liegen.

Der Kristallstiel ist ein langgestreckt-wurstförmiges Gebilde von gallertiger Konsistenz. Das eine Ende ist stärker abgerundet als das andere, und im axialen Bereich fällt eine Streifung auf, die auf den konzentrischen Aufbau hinweist, der gelegentlich auch auf Schnitten hervortritt, obwohl eine einwandfreie Fixierung kaum möglich ist. Die Substanz des Kristallstiels ist nicht völlig hyalin, sondern enthält eine feine, unregelmäßige Körnelung. Außen haften dem Kristallstiel Nahrungspartikel an.

Nach innen zu grenzt der Magen, nur durch Bindegewebe getrennt, an die Mitteldarmdrüse, welche den größten Teil des Eingeweidetasches einnimmt. Der in Einzahl vorliegende Einmündungsgang in den Magen ist kurz und trägt zylindrische Wimperzellen. Die Gänge der Mitteldarmdrüse sind dagegen wimperfrei. Die verzweigten und durch zelliges Bindegewebe umhüllten Tubuli enthalten die für Prosobranchier typischen zwei Zellarten: Körnerzellen und Fermentzellen. Erstere sind ungleich hohe, zylindrische, distal abgerundete Zellen, deren Plasma \pm stark vakuolisiert ist und zahlreiche eosinophile Sekretkörnchen enthält. Die basal gelegenen, rundlichen Kerne besitzen ein lockeres Chromatinnetz und einen sehr deutlichen Nukleolus. Die stets sehr formvariablen, kleineren Fermentzellen sind stark cyanophil und sind durch relativ große Kerne ausgezeichnet. Im Gegensatz zu *Bythinella* (BREGENZER 1915), wo beide Zellarten mit annähernd gleicher Häufigkeit vorkommen, überwiegen bei *Lithoglyphus* weitaus die Körnerzellen. Sehr häufig finden sich in der Mitteldarmdrüse große, meist dunkel gefärbte, eiförmige, aber auch unregelmäßig geformte Konkremente, die in Vakuolen oder zwischen den Zellen liegen und auf deren Anwesenheit die im Leben bräunlich-grüne Farbe dieser Drüse beruht.

E n d d a r m. Der Enddarm umschlingt, wie erwähnt, den Kristallstielsack, wendet sich mit einem engen Bogen nach vorn und verläuft dann ziemlich gerade an der Decke der Mantelhöhle nach vorn, wo unweit vom Mantelrand der After liegt. Ein abweichender Verlauf des Enddarms bei männlichen Tieren, wo er z. B. bei *Bythinella* eine weitere Schleife bildet, liegt bei *Lithoglyphus* nicht vor; in beiden Geschlechtern ist der Verlauf völlig gleich. Das Epithel des Enddarms (Abb. 9) besteht aus zylindrischen Flimmerzellen, zwischen denen schlauch- bis keulenförmige Drüsenzellen eingelagert sind. Im Bereich des Afters fehlen Drüsenzellen anscheinend völlig. Der Enddarm wird von der Rektallakune umgeben, in welche er durch Bindegewebe befestigt ist. Unter dem inneren und äußeren Mantelepithel liegen Muskelfasern, von welchen einzelne Fasern quer durch die Rektallakune ziehen und am Enddarmepithel inserieren. Sie wirken als Dilatatoren des Enddarms. Ihre Antagonisten sind sicher in den querverlaufenden Muskeln des Mantels zu erblicken, die im Bereich der Afteröffnung eine sphinkterartige Wirkung hervorrufen können.

Häufig findet man im Enddarm hintereinander gereihte Kotballen, welche die unregelmäßigen Falten, die das Epithel bildet, ausglätten. Die Kotballen haben eine eiförmige Gestalt, besitzen keine Oberflächenstruktur und sind von einer Schleimhülle umgeben.

Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Um Rückschlüsse auf die Art der Nahrung zu ziehen, wurden in größerer Zahl Untersuchungen des Mageninhalts durchgeführt. Hierbei war überraschend, daß der Mageninhalt von Tieren des gleichen Biotops außerordentlich wechselte, so daß es unmöglich war, eine prozentuale Angabe über die identifizierbaren Nahrungsteile zu machen. Ein regelmäßiger und bedeutender Anteil des Mageninhalts bestand aus Diatomeenschalen und kleinsten Sandkörnchen. Wechselnd in der Häufigkeit waren grüne bis gelbbraune Partikel, die zweifellos Grünalgenreste in verschiedenen Stadien der Verdauung darstellen. Seltener und meist vereinzelt wurden tierische Reste, u. a. Cladoceren- und Copepodenpanzer und Schwammnadeln, gefunden. Die von KRULL (1935) geäußerte Ansicht, daß *Lithoglyphus* sich vornehmlich von Detritus tierischer Herkunft ernährt, weil er diese Schnecke „besonders an solchen Stellen fand, wo sich Mengen von abgestorbenen Dreisseniden und Paludinen angesammelt hatten“, halte ich für abwegig. Die vorgenommenen Magenuntersuchungen beweisen eindeutig, daß die Nahrung vorwiegend pflanzlicher Natur ist.

Lithoglyphus vermittelt zwischen den ernährungsphysiologischen Gruppen der „Weidegänger“ und der „Schlammfresser“ (ANKEL 1938). Diese Art weidet nicht nur „auf ausgedehnten Flächen dünn und oberflächlich verteilte Nahrungsstoffe“ (ANKEL) ab, sondern nimmt auch tiefer gelegene, zwischen Sand- und Schlammpartikeln befindliche Nahrung, mitsamt jenen, auf. Auffallend und in diesem Zusammenhang beweisend sind die tiefen Kriechspuren, die durch das Gewicht des Tieres allein nicht zu erklären sind. Häufig ist die Kriechspur des im Schlamm weidenden Tieres so tief, daß kaum die Hälfte des Gehäuses die Schlammoberfläche überragt.

In Übereinstimmung mit typischen Weidegängern zeigt *Lithoglyphus* jene Weidebewegung, die ANKEL als „Pendelfraß“ benennt. Die einzelnen Phasen der Fressbewegung ließen sich an Aquariumstieren beobachten, die an der Oberflächenkahnhaut „hängend“ weideten. Ich konnte fünf Phasen unterscheiden: 1. Innerhalb der Schnauze wird die Zunge nach vorn bewegt. — 2. Die spaltförmige Mundöffnung öffnet sich. — 3. Die Radula wird von vorn nach hinten bewegt. — 4. Die Mundöffnung schließt sich. — 5. Die Zunge wird innerhalb der Schnauze nach hinten bewegt. — Phase 1 und 2, sowie Phase 4 und 5 verlaufen fast synchron.

Geschlechtsorgane.

Lithoglyphus naticoides ist wie fast alle Prosobranchier getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsorgane wurden erstmalig kurz von SCHEPMAN (1874) im Rahmen seiner allgemeinen Beschreibung erwähnt. Die erste eingehende Untersuchung dieses Organkomplexes führte wieder KRULL (1935) durch.

Männliche Geschlechtsorgane. Einen Überblick über die Teile des männlichen Geschlechtsapparates vermittelt Abb. 22. Der Hoden liegt als umfangreiche, tubulöse Drüse von weißlicher Farbe im äußeren Teil des ersten

und zweiten Umgangs des Eingeweidetraktes. Um den Hoden befindet sich eine, von schmalen Blutlakunen durchzogene Bindegewebsschicht, die auch die einzelnen Tubuli voneinander abtrennt. Innerhalb der Tubuli, welche von einem flachen, auf Schnitte wenig deutlichen Epithel gebildet werden, liegen, meist zu distinkten Gruppen vereinigt, die verschiedenen Stadien der Spermatogenese. Die befruchtungsreifen Spermien zeigten bei den mir zur Verfügung stehenden Vergrößerungen nur einen länglich-eiförmigen bis stäbchenförmigen, meist ein wenig gekrümmten Kopfabschnitt und einen langen, fadenförmigen Schwanzteil, der die 5-7fache Länge des Kopfteils besitzt. In den Tubuli sind die Spermien zu dichten Bündeln vereinigt, wobei die Köpfe stets zur Wand der Hodenkanälchen orientiert sind. Frisch entnommene Spermien zeigten zunächst keine Beweglichkeit; diese trat erst nach kurzer Zeit auf und hielt dann längere Zeit hindurch an.

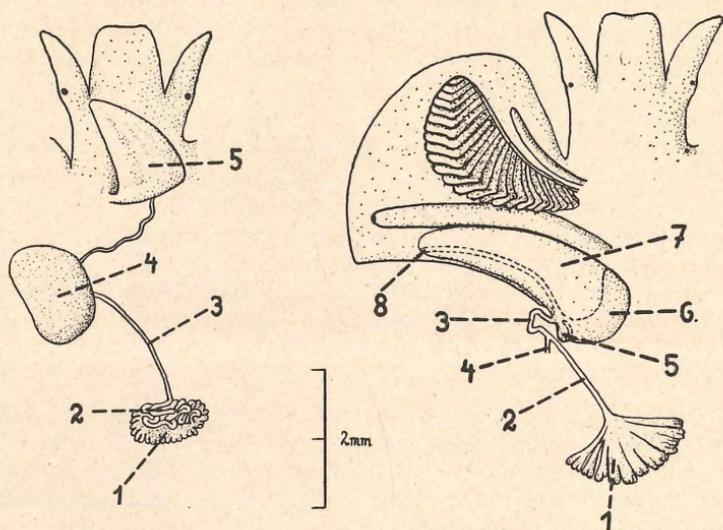


Abb. 22. Männliche Geschlechtsorgane von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Hoden; 2: Sperm-speichernde Schlingen des Vas deferens; 3: Vas deferens; 4: Anhangsdrüse des Vas deferens; 5: Penis.

Abb. 23. Weibliche Geschlechtsorgane von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Ovarium; 2: Ovidukt; 3: Oviduktschlinge; 4: Gonoperikardialgang; 5: Receptaculum seminis; 6: Hintere Oviduktdrüse; 7: Vordere Oviduktdrüse; 8: Genitalöffnung.

Das Vas deferens bildet unter dem Hoden mehrere Schlingen, die bei geschlechtsreifen Tieren prall mit Spermien gefüllt sind, folglich eine Speicherefunktion ausüben. Etwa von der Mitte des zweiten Umgangs ab stellt das Vas deferens eine annähernd gerade, ziemlich dicke Röhre dar, die der Spindel-seite des Eingeweidetraktes folgt. In Höhe der Niere und der nach vorn geöffneten Enddarmschlinge liegt eine große, dick abgeflachte Drüse von gelblich-weißer Farbe und rundlich-ovalem Umriss, in welche das Vas deferens seitlich eindringt und später wieder austritt, um dann als dünner, geschlängelter Gang bis zur Basis des Penis zu verlaufen. KRULL (1935) behauptet, daß der Samenleiter bis zu seiner Einmündung in die Anhangsdrüse aus niedrigem, unbewimpertem

Plattenepithel besteht. Im Gegensatz hierzu fand ich, daß der obere Teil aus einem deutlichen kubischen bis zylindrischen Epithel gebildet wird, dessen Zellen basale Kerne und vereinzelte kräftige Wimpern aufweisen. In der Nähe des Hodens ist das Lumen des Vas deferens ziemlich weit, es verengt sich jedoch, je weiter man sich der Anhangsdrüse nähert. Eine dünne Schicht Bindegewebe umschließt den Samenleiter von außen.

Wie KRULL zeigen konnte, setzt sich das Vas deferens in der Anhangsdrüse fort, wobei es sich zu einem marginal gelegenen Hohlraum erweitert, welcher die Drüenschläuche aufnimmt. Eine Zweiteilung dieses Hohlraums, wie sie KRULL bemerkt haben will und die er mit einer entsprechenden Bildung des Ovidukts vergleicht, liegt nicht vor. Allein jene Stelle, wo die lakunenartige Erweiterung in den englumigen Samenleiter übergeht, täuscht eine Zweiteilung des Lumens vor. Dieser Hohlraum weist bereits eine dichte Bewimperung auf, die auch im nachfolgenden freien Abschnitt des Vas deferens bis in den Penis hinein zu verfolgen ist. Dieser freie Abschnitt wird von einer \pm mächtigen Ringmuskelschicht umhüllt; sein Lumen ist durch den dichten Besatz der hohen Epithelzellen mit langen kräftigen Wimpern stark verengt.

Die Anhangsdrüse des Vas deferens stellt eine tubulöse Drüse dar, die von Bindegewebe umhüllt wird, daß sich auch zwischen die Drüsentubuli in sehr dünner Schicht erstreckt. Eine lappige oder faltige Struktur wie bei *Bythinella* und *Hydrobia ventrosa* besitzt diese Drüse von *Lithoglyphus* nicht. Die Drüsenzellen sind hoch zylindrisch und besitzen basal liegende, runde Kerne mit deutlichen Nukleolus. Das Plasma der Zellen weist eine maschige Struktur auf; in ihm sieht man vielfach kleine Exkretkörnchen. Zwischen den Drüsenzellen finden sich häufig langgestreckte Hohlräume. Stützzellen mit langgestreckten Kernen, wie sie BREGENZER bei *Bythinella* erwähnt, habe ich ebenso wenig finden können wie einen Flimmerbesatz der Drüsenzellen.

Der Penis (Abb. 24) ist als dreieckig-zungenförmiges, muskulöses Organ von ansehnlicher Größe mit seiner abwärts gebogenen Basis auf der rechten Nackenseite, unterhalb des rechten Fühlers, festgewachsen. Im nicht erigierten Zustand erreicht er gewöhnlich den Mantelrand. Er wird von einem Zylinderepithel umkleidet, das sehr zahlreiche Drüsenzellen enthält. Unter dem Epithel liegt im basalen Teil eine Schicht Ringmuskelfasern, die von KRULL anscheinend übersehen worden ist. Nach dem distalen Ende zu wird die Ringmuskulatur merklich dünner, und an ihre Stelle treten Längsmuskelfasern. Die Behauptung KRULL's, daß genau 16 Längsmuskelstränge gleichmäßig unter dem Epithel angeordnet liegen, ist unzutreffend. Abgegrenzte Stränge sind nur in einigen Teilen des Penis nachzuweisen, im übrigen bilden die Längsmuskelfasern einen dünnen, ungleichförmigen Ring. Das Innere des Penis wird von einem Netzwerk von Bindegewebs-, Muskelfasern und Lakunen eingenommen. In der medianen Randzone herrschen dorsoventrale Muskelfasern vor. Die Lakunen, die im mittleren Bereich des Penis ziemlich englumig sind, erweitern sich in den Randbereichen und sind besonders groß in der lateralen Zone. Pigment ist im Penis in Form von kleinen Körnchen eingelagert. Von außen bemerkt man meist zwei dunkle Streifen auf dem Rücken des Penis; diese Streifen entsprechen zwei verschiedenen starken Pigmentansammlungen im Innern. In seiner ganzen Länge wird der Penis von dem etwas exzentrisch gelegenen Samenleiter durchbohrt, der im distalen Ende sich der dem Körper zugewandten Fläche nähert und auf einer sehr kleinen Papille

ausmündet. Das Vas deferens ist in seinem Verlauf \pm deutlich spirilig gewunden; sein Wimperepithel weist basale Kerne auf, ist kubisch und wird nur vorn flach. Umhüllt ist der Samenleiter in seiner ganzen Länge von einer kräftigen Ringmuskelschicht. Außerdem wird er von einer weiten Lakune umgeben. Medial vom Vas deferens befindet sich der starke Penisnerv. Er ist überaus deutlich zu erkennen und wohl abgegrenzt, und es ist nicht zu verstehen, warum ihn KRULL als „diffus“ und „schwer erkennbar“ bezeichnet. Dem Penisnerv liegen stellenweise auffallend große, unregelmäßig geformte Zellen mit bedeutenden Kernen an, welche eine weitgehende Ähnlichkeit mit Ganglienzellen haben.

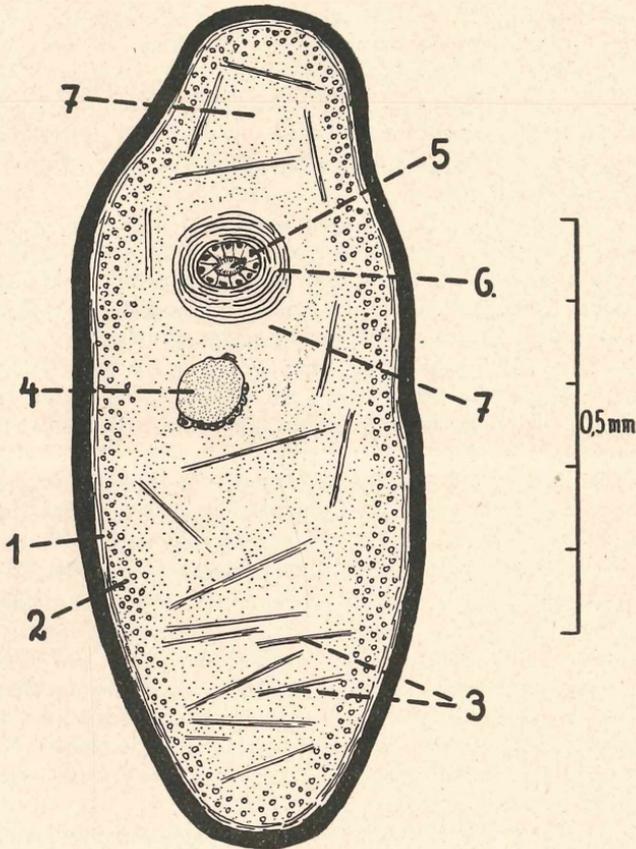


Abb. 24. Querschnitt durch den Penis von *Lithoglyphus naticoides*. 1: Ringmuskelschicht; 2: Längsmuskelschicht; 3: Dorsoventrale Muskelfasern; 4: Penisnerv; 5: Vas deferens; 6: Ringmuskelscheide des Vas deferens; 7: Blutlakunen.

Weibliche Geschlechtsorgane. Die Teile des weiblichen Geschlechtsapparates zeigt Abb. 23. Das Ovarium besteht aus verästelten Schläuchen, die in den oberen Umgängen des Eingeweidetraktes zwischen den Drüsen- gängen der Mitteldarmdrüse eingebettet liegen. Umgeben wird das Ovarium durch vielfach von Blutlakunen durchzogenes Bindegewebe. Die Zellen des rand-

ständigen Keimepithels sind klein, \pm kubisch und besitzen locker struierte, elliptische Kerne. Dieses Keimlager wird unterbrochen durch zahlreiche Oocyten in verschiedensten Wachstums- und Reifestadien. Die Oocyten sitzen der sehr markanten Basalmembran des Keimlagers breit auf und sind durch gegenseitigen Druck unregelmäßig gestaltet. Die vereinzelt zwischen jungen Oocyten, bisweilen auch um diese herum liegenden kleinen Zellen möchte ich in Übereinstimmung mit BREGENZER und JOHANSSON als „Nährzellen“ ansprechen. Es handelt sich sicher um Zellen des Keimepithels, die sich den wachsenden Oocyten anlagern, um schließlich resorbiert zu werden. Eine Follikelbildung wurde nicht beobachtet. Die großen, runden Kerne der Oocyten besitzen ein lockeres Chromatinnetz und einen scharf abgegrenzten, runden Nukleolus. Außerhalb der Kernmembran sieht man oft eine schmale, hellere Zone, die den Kern \pm vollständig umgibt. Das Deutoplasma besteht aus einer sehr feinkörnigen, stark eosinophilen Masse. Pseudokristalle, wie sie BREGENZER bei *Bythinella* gefunden hat, liegen bei *Lithoglyphus* nicht vor. Die reifen Eier erscheinen im optischen Querschnitt kreisrund, und ihre Randpartie ist doppelt konturiert, was auf eine primäre Eimembran hinweisen könnte.

Die Schläuche des Ovariums vereinigen sich zum Ovidukt, welcher, der Columella folgend, als mäßig dickes Rohr nach vorn zieht. Vor der Mantelhöhle tritt der Ovidukt, nachdem er eine sehr charakteristische Schleife gebildet hat, in einen massigen Komplex aus Drüsen und Blindsäcken ein. Dieser Anhangskomplex des Ovidukts ist annähernd halbkreisförmig gebogen und erstreckt sich, den Enddarm dicht rechts begleitend, weit nach vorn an der Decke der Mantelhöhle entlang, wo sich ein beachtliches Stück hinter dem After die weibliche Geschlechtsöffnung befindet. Hier befindet sich beim geschlechtsreifen Tier auf der Enddarmseite ein orangefarbener Fleck, der bereits SCHEPMANN (1874) aufgefallen ist. Die Wand des Oviduktes besteht aus einem Zylinderepithel mit ovalen Kernen, das einen sehr kräftigen Wimperbesatz trägt. Das Lumen ist ziemlich eng und wird durch die hereinragenden Wimpern noch weiter verengt. Umhüllt wird der Ovidukt von einer dicken Muskelscheide aus Ringfasern.

Bei seinen Untersuchungen gelang es KRULL (1935), einen Gonoperikardialgang bei verschiedenen Hydrobiiden, u. a. auch bei *Lithoglyphus*, aufzufinden. Dieser präparativ schwer zu isolierende Gang entspringt am Ovidukt wenig unterhalb der charakteristischen Schleife und tritt, unterhalb des Oesophagus verlaufend, mit einem Zipfel des Perikards in Verbindung. Er wird von einer dünnen Schicht Bindegewebe umhüllt und besteht aus einem kubischen Epithel, dessen Zellen zum weiten Lumen hin abgerundet sind und große, runde Kerne besitzen. Eine Bewimperung fehlt völlig.

Der Anhangskomplex des Ovidukts besteht aus zwei blindsackartigen Ausstülpungen und einem kompakten Drüsenorgan, das ihn bis zum Gonoporus begleitet. — Die untere Aussackung des Ovidukts stellt eine Bläschen von birnenförmiger Gestalt dar, das dicht mit Spermien, welche mit ihren Köpfen wandwärts gerichtet sind, ausgefüllt ist. Es handelt sich also sichtlich um das Receptaculum seminis. Eine Bewimperung der hohen, zylindrischen Epithelzellen ist nur in jenem als Stielabschnitt zu bezeichnenden Teil dieses Organs nachweisbar. Hier tritt auch die drüsige Natur des Receptaculum seminis, auf die auch BREGENZER (1915) hinwies, sehr deutlich in Erscheinung. Man findet nämlich seitlich stark komprimierte, etwas dunkler gefärbte Zellelemente, und außerdem fallen

feinste Sekretkörnchen an den Wandpartien des Lumens auf. Die Köpfe der Spermien scheinen etwas gequollen zu sein und bilden in ihrer Gesamtheit einen \pm dicken Saum entlang der Epithelauskleidung. Die Vermutung BREGENZER's, daß die Spermien mit ihren Köpfen in die epitheliale Wand eingelagert sind, halte ich für durchaus wahrscheinlich. Um das Receptaculum liegt eine Hülle von Muskelfasern.

Die zweite blindsackartige Ausstülpung des Ovidukts liegt vor dem Receptaculum seminis; sie ist von erheblicher Breite und nimmt, wenn man vom letztgenannten Organ absieht, die gesamte hintere Breite des Anhangskomplexes ein.

Die Bedeutung dieses, auch bei anderen Hydrobiiden vorhandenen Organs ist sehr umstritten, was sich schon aus der Vielzahl der Namen ergibt, welche die verschiedenen Autoren verwendet haben. SEIBOLD (1904) bezeichnet es als „Anhangsdrüse des Receptaculum seminis“, BREGENZER spricht von einer „Eiweißdrüse“, ROBSON (1922) nennt es „oviductal gland“, und KRULL (1935) glaubt in ihm eine „Bursa copulatrix“ zu erkennen.

Ehe ich auf die Problematik eingehe, will ich eine kurze Beschreibung vorausschicken. Unter einer dünnen Wand aus Muskelfasern liegt ein zylindrisches Epithel mit basalen, rundlichen Kernen. Eine Bewimperung fehlt vollständig. In den Zellen finden sich zahlreiche, große Sekretvakuolen und, distal dichter als basal, feine eosinophile Granula. Sehr deutlich ist der Unterschied dieser Zellen in Sekretionsruhe und solchen während der Sekretion. Die ersteren sind niedriger und besitzen gut sichtbare Zellgrenzen. Bei den sezernierenden Zellen sind die Zellkörper seitlich stark komprimiert und stärker gestreckt. Ihre Zellgrenzen erscheinen, besonders nach dem Lumen des Organs zu, verschwommen. Dasselbst finden sich zahlreiche, auffallend große Sekretkugeln. Die sezernierenden Zellen scheinen immer in Gruppen vereinigt zu sein, in welchen die distalen Abschnitte auffallend divergieren. Das umfangreiche Lumen dieses Organs enthält zahlreiche Spermien, die völlig unorientiert darin liegen und deren Köpfe und Schwänze oft bis zur Unkenntlichkeit verquollen sind. — Diese Spermien können unmöglich auch zur Befruchtung Verwendung finden, wie dies KRULL vermutet. Bei der Begattung dringen die Spermien zweifellos in alle ihnen zugänglichen Räume ein, jedoch nur die vom Receptaculum seminis aufgenommenen werden zur Befruchtung verwendet. Sind durch „Zufall“ nun Spermien in das zu behandelnde Organ eingedrungen, so werden sie dort vernichtet. Es ist sicher sehr gewagt, dieses Organ mit bestimmten Funktionen in Verbindung zu bringen, ohne dafür Beweise anführen zu können, wie dies KRULL mit der Bezeichnung „Bursa copulatrix“ getan hat. Aus dem histologischen Befund kann nur der Drüsencharakter des fraglichen Organs sicher erkannt werden, und so möchte ich glauben, daß es gemeinsam mit dem später zu besprechenden Organ am Aufbau der gallertigen Umhüllungen der abgelegten Eier beteiligt ist und nenne es „hintere Ovidukt-drüse“.

Nachdem der Ovidukt die beiden blindsackartigen Organe abgegeben hat, verläuft er innerhalb eines kompakten Körpers, parallel zum Enddarm, an der Decke der Mantelhöhle nach vorn. In seiner ganzen Länge bildet er eine flache, aber weitlumige Abfaltung, in welche die engen Drüsentubuli der „vorderen Ovidukt-drüse“ einmünden. Auf Querschnitten (Abb. 25) erscheint das Lumen des Ovidukts demzufolge aus zwei miteinander in Verbindung stehenden Abschnitten zu bestehen. KRULL bezeichnet in der Legende zu seiner schematischen Abbildung den kleinen, engeren Abschnitt als ovipares, den großen, weiteren

als vaginales Lumen. Die Bezeichnung „ovipar“ kann zu Mißdeutungen Anlaß geben, zumal der genannte Autor selbst beobachtet hat, daß das kleinere Lumen des Ovidukts in Wahrheit der spermaeinleitende Teil ist, während der weite Abschnitt den eiausleitenden Abschnitt darstellt. Daß der letztgenannte Teil zugleich in seiner vordersten Partie als Vagina anzusprechen ist, ist schon auf Grund seiner Weite verständlich. Vermutlich werden jedoch beim Eindringen des Penis beide Lumina des Ovidukts in Anspruch genommen werden. — Beide Hohl-

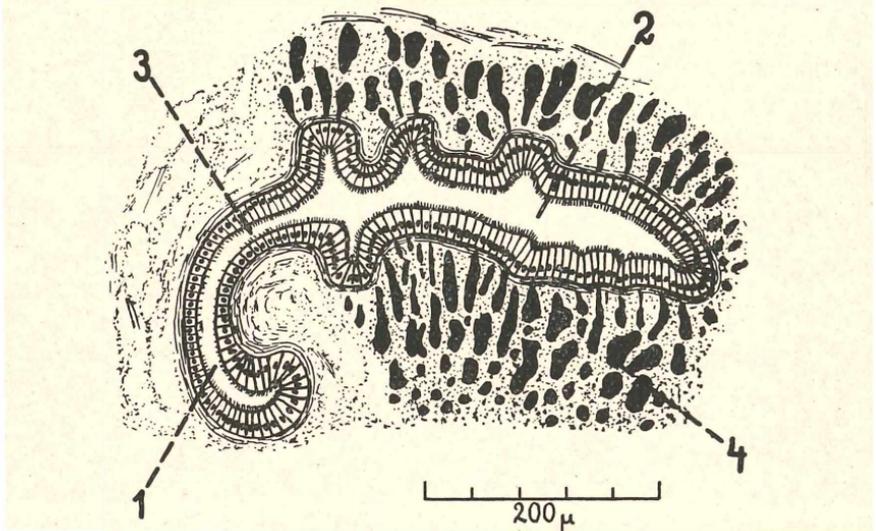


Abb. 25. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Ovidukts von *Lithoglyphus nativoides*. 1: Spermaeinleitendes Lumen; 2: Vaginales Lumen; 3: Muskelfaserhülle; 4: Drüsenkomplexe der vorderen Oviduktdrüse.

räume des Ovidukts werden von einem zylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet, das am höchsten im vaginalen Abschnitt ausgebildet ist. Nur in der engen Verbindungsregion der Lumina ist das Epithel annähernd kubisch und die Bewimperung sehr spärlich. Der gesamte Ovidukt wird von einer einheitlichen Muskelhülle umgeben. Der äußerlich ungliederte Drüsenkomplex besteht aus einzelnen, sehr engen, wenig verzweigten Röhrchen, welche durch die Muskelschicht des vaginalen Abschnittes dringen und nur in diesem Teil ihr Sekret ergießen. Die Drüsenzellen sind annähernd kubisch, ihre Kerne groß und rundlich, und ihr Plasma ist mit stark färbbarer Sekretgranula erfüllt. Die Lumina der Drüsentubuli sind kaum zu erkennen, da sie ebenfalls mit Sekret dicht angefüllt sind. Einen wirklich nennenswerten Unterschied in der Färbbarkeit verschiedener Regionen der vorderen Oviduktdrüse, auf den KRULL hinweist, konnte ich nicht feststellen. Auf der Seite des Enddarms ist die Entwicklung des Drüsengewebes stärker als auf der entgegengesetzten Seite. Zwischen den Tubuli schieben sich überall Bindegewebe und, bedeutend seltener, vereinzelt Muskelemente ein.

Eiablage und Eikokons.

Die Begattung der Tiere konnte ich bisher nicht beobachten; sie muß sich jedoch im zeitigen Frühjahr vollziehen. Ab April bis Mai findet man frische abgelegte

Eikokons in großer Zahl. Vereinzelt bemerkt man sie auch noch bis Ende September, danach jedoch überhaupt nicht mehr. Aus allem ist zu folgern, daß *Lithoglyphus* nur eine Fortpflanzungsperiode im Jahre besitzt.

Die Eikokons haben die Gestalt einer Kugelkalotte mit einem basalen, schmalen Rand. Ihr Durchmesser beträgt etwa 1 mm. Mit einer zarten Bodenfläche sitzen die Eikokons in Einzahl oder zu mehreren, die dann aneinander stoßen, auf den Schalen der Artgenossen. Schon CARDOT (1910) hatte diese interessante Feststellung gemacht, und ich selbst habe die Eikokons auch niemals auf anderen Unterlagen gefunden. Die Farbe der Kokons ist gelblich-hornfarbig, ihre Wand ist häufig mit dunklen, braunen bis schwarzen Konkrementen inkrustiert. Jeder Kokon enthält nur einen Embryo, der in einer gallertigen, hyalinen Masse ruht. Eine präformierte Geburtsöffnung fehlt. Beim Ausschlüpfen des jungen Tieres zerreißt die Wand des Kokons völlig unregelmäßig. Der verlassene Kokon macht dann den Eindruck einer flachen Schüssel, die sich in dieser Form lange auf der Schale hält und zu allen Jahreszeiten in verschieden großer Häufigkeit zu finden ist. Selten beobachtet man äußerlich intakte Kokons, die jedoch weder Eier noch Embryonen enthalten.

Systematische Stellung und Verwandtschaftsbeziehungen.

An der Hydrobiidennatur von *Lithoglyphus naticoides* kann kein Zweifel bestehen. Auch für die den Hydrobiiden sehr nahe stehenden Rissoiden gelten die meisten Merkmale der erstgenannten Familie, wodurch die Aufstellung der beide Familien umfassenden Gruppe der Rissoacea durch THIELE (1931) gerechtfertigt ist. Im Bau des Geschlechtsapparates bestehen jedoch zwischen Rissoiden und Littoriniden größere Gemeinsamkeiten als zwischen Rissoiden und Hydrobiiden. Von allen bisher genau untersuchten Vertretern der letzten Familie ist bei *Lithoglyphus* die Ähnlichkeit mit den Rissoiden am stärksten ausgeprägt. Die größere Zahl der Tentakelnerven, das Vorhandensein von Seitenleisten beim Osphradium und die Anwesenheit einer Atrioventrikularklappe sind Rissoidenmerkmale, die nur *Lithoglyphus* unter den Hydrobiiden aufweist.

Innerhalb der Hydrobiiden stellt *Lithoglyphus* einen eigenen Typ dar. KRULL (1935) ordnet auf Grund des Penisbaues und einiger Eigentümlichkeiten des Nervensystems die Hydrobiiden in folgendes Schema ein:

a) Penis einfach

<i>Hydrobia ulvae</i>	Supraintestinalganglion vom rechten Pleuralganglion weit entfernt	gangliöse Anschwellung des N. tentacularis und N. pedalis lateralis
<i>Hydrobia ventrosa</i>		
<i>Lartetia quenstedtii</i>		
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	Supraintestinalganglion dem rechten Pleuralganglion stark genähert	keine gangliöse Anschwellung des N. tentacularis und N. pedalis lateralis

b) Penis mit Anhangsorgan

<i>Bythinella dunkeri</i>	Supraintestinalganglion dem rechten Pleuralganglion stark genähert	gangliöse Anschwellung des N. tentacularis und N. pedalis lateralis
<i>Hydrobia steini</i>		
<i>Bythinia tentaculata</i>	Supraintestinalganglion dem rechten Pleuralganglion anliegend	keine gangliöse Anschwellung des N. tentacularis und N. pedalis lateralis

Dieses Schema ist zwar übersichtlich, stellt jedoch keine Entwicklungsreihe dar. Wird der Penisbau vernachlässigt, dann muß *Lithoglyphus* eine Zwischenstellung zwischen der *Bythinella*-Gruppe und *Bythinia* einnehmen. Zwei weitere Merkmale des Nervensystems können diese Stellung festigen. Während sich bei *Bythinella* noch relativ lange Cerebropedal- und Pleuropedalkonnektive befinden, sind diese bei *Lithoglyphus* wesentlich kürzer, jedoch noch länger als bei *Bythinia*. Die Propodial- und Metapodialganglien von *Bythinella* sind von den Pedalganglien noch durch lange Nervenstränge getrennt. Bei *Lithoglyphus* sind die genannten Ganglien recht nahe an die Pedalganglien herangerückt, während bei *Bythinia* Metapodial- und Pedalganglion jeder Seite fast verschmolzen sind. Weitere Baumerkmale des Nervensystems heranzuziehen ist unzweckmäßig, da die einzelnen Teile stark variieren können. — Vom Nervensystem abgesehen, schließt sich *Lithoglyphus* enger an *Bythinella* als an *Bythinia* an. Gegenüber *Bythinella* bietet *Lithoglyphus* noch folgende anatomische Besonderheiten: die Zentrallakune des Tentakels besitzt keine offene Verbindung mit der Kopfhöhle, der Columellarmuskel inseriert am Gehäuse mit zwei Portionen, unter den äußeren Pharynxmuskeln sind neben hinteren Bulbusflexoren noch vordere, kleinere Bulbusflexoren ausgebildet.

II. Ökologischer Teil.

Geschichtlicher und tiergeographischer Überblick.

Da *Lithoglyphus naticoides* in tiergeographischer Beziehung von großem Interesse ist, sollen nachstehend in einer tabellarischen Übersicht die in der mir zugänglichen Literatur erwähnten Fundorte angegeben werden:

Autor, Jahrgang der Veröffentlichung.	Fundort, Fundjahr.
PFEIFFER 1828 SCHEPMAN 1874	Donau bei Wien, Pesth in Ungarn, Laibach Sava, Gurk, Marosch, Dnestr, Dnjepr
SCHEPMAN 1874 LAUTERBORN 1906 CARDOT 1910 DUPUIS 1925, 1926, 1927	Holland Rotterdam 1870 Ardennenkanal Mosel bei Haslière, Sambre bei Charleroi, Kanäle von Charleroi und Willebroeck
ADAM 1938	Kanäle zwischen Maas und Schelde
LAUTERBORN 1906	Rhein bei Walluf 1893, Altwasser des Rheins bei Speyer 1905, Altwasser des Rheins bei Ginsheim 1906.
BOETTGER 1912	Rhein zwischen Mainz und Düsseldorf an zahlreichen Orten.
FRIEDEL 1890	Unterspree bei Berlin 1886, Elbe bei Schulau (Holstein) 1887, Warthe bei Küstrin.
PROTZ 1903 SCHMIDT 1909	Pregel bei Königsberg (Ostpreußen). Schiffahrtskanal bei Plötzensee, Kalksee bei Rüdersdorf.
SCHERMER 1936	Trave bei Hausfelde

Sehr deutlich ersieht man aus dieser Tabelle, daß *Lithoglyphus naticoides* vier, räumlich weit getrennte Gebiete besiedelt hat: das Donau- und Schwarzmeergebiet, das nordwesteuropäische Gebiet mit Holland, Belgien und Nordfrankreich, das Mittel- und Oberrheingebiet und das norddeutsche Gebiet. Als sicher kann gelten, daß die Heimat dieser Schnecke der südosteuropäische Raum ist. Wie jedoch von hier aus die Besiedelung des nordwesteuropäischen Raumes zustande gekommen ist, bleibt zunächst völlig ungeklärt. Die Besiedlung des Mittel- und Oberrheingebietes steht zweifellos mit dem nordwesteuropäischen Gebiet in Verbindung. Ob allerdings von hier aus auch die norddeutschen Fundorte diese Schnecke empfangen haben, ist ebenfalls noch nicht eindeutig zu entscheiden.

Die Verbreitung von *Lithoglyphus naticoides* im Altrhein von Stockstadt und Erfelden.

Das gesamte Untersuchungsmaterial entstammte dem Altrhein von Stockstadt-Erfelden. Wie mir Herr Prof. Dr. C. BOETGER brieflich mitteilte, fehlte diese Art daselbst bis 1907 mit Sicherheit. Die gegenwärtige Häufigkeit ist lokal außerordentlich stark verschieden. Stellenweise ist *Lithoglyphus* das weitaus häufigste Weichtier schlechthin, während schon in geringer Entfernung davon vielfach vergeblich danach zu suchen ist. Diese Tatsache spricht für eine inselartige Besiedlung ganz bestimmter Bodenareale, deren Ausdehnung und seitliche Grenzen nicht immer leicht festzulegen sind. Die Anzahl der Exemplare in einem derartigen Besiedlungsareal kann eine erstaunlich hohe sein. So wurden an der Altrheineinmündung südwestlich von Biebesheim ca. 3300 Exemplare pro Quadratmeter ermittelt. Dieser Wert scheint im untersuchten Gebiet der maximale zu sein. Andere Besiedlungsareale, z. B. bei Guntershausen, wiesen einen wesentlich geringeren Reichtum an Exemplaren auf. Am erwähnten Ort wurden ca. 1300 Tiere pro qm gefunden. Die Anzahl von 1000 Exemplaren pro qm kann also die durchschnittliche Besiedlungsdichte der „*Lithoglyphus*-Areale“ angesehen werden. Außerhalb der Orte dichter Besiedlung kommt sonst *Lithoglyphus* im untersuchten Gebiet nur sehr weitläufig verstreut vor. Bemerkenswert ist das vollständige Fehlen dieses Tieres in den durch massigen Pflanzenbewuchs und stehendes Wasser ausgezeichneten Seitenarmen des Altrheins. Auch in den „Kolken“ der vom Altrhein umflossenen Rheininsel Kückkopf habe ich erfolglos nach *Lithoglyphus* gesucht. Dagegen gelang es mir, einige Exemplare im Rheindurchstich an der Westseite der Kückkopfsinsel an einer völlig strömungslosen Stelle, in einer sog. „Kribbe“ zu finden.

Im Vergleich zum Altrhein von Stockstadt-Erfelden, der sich im Verlandungsstadium I befindet, d. h. noch einen oberen Zufluß und einen unteren Abfluß besitzt, wurde der Altrhein von Lampertheim, der bereits das Verlandungsstadium II demonstriert, dessen oberer Zufluß verlandet ist und der folglich keine Strömung mehr aufweist, untersucht. Zahlreiche Bodenproben von verschiedenen Orten brachten hier kein einziges lebendes Exemplar zutage. Daß diese Art mit Sicherheit auch hier, wenn auch bedeutend seltener vorkommt, wird durch Funde von einwandfrei frischen Gehäusen in der am Untersuchungstag durch extrem niedrigen Wasserstand trockenliegenden Uferregionen bewiesen. Der „difusen“ Häufigkeit von *Lithoglyphus* im Altrhein von Stockstadt-Erfelden entspricht im Altrhein von Lampertheim die Häufigkeit von *Valvata piscinalis*.

Die Lebensbedingungen von *Lithoglyphus naticoides*.

Das einerseits stark sporadische Auftreten dieser Art, andererseits die lokal eng begrenzte Häufigkeit bis zu einer Besiedlungsdichte von 1 Exemplar auf rund 3 cm² kann bedingt sein 1. durch die physikalisch-chemischen Gegebenheiten des Wassers, 2. durch die physikalisch-chemischen Gegebenheiten des Bodens und 3. durch interne physiologische Ursachen. Zu letzteren wären ernährungsphysiologische und entwicklungsgeschichtliche Ursachen in Erwägung zu ziehen.

Wasser. *Lithoglyphus naticoides* ist ein typisches Tier der Uferregion. Das Häufigkeitsmaximum findet sich in Tiefen von 0,20 bis 1,20 m. Im Oberrhein soll nach den Feststellungen von LAUTERBORN (1906) diese Schnecke noch in Tiefen bis zu 5 m vorkommen. — Eine geringe Strömung des Wassers scheint für das Vorkommen nicht ohne Bedeutung zu sein. An den sog. *Lithoglyphus*-Arealen im Altrhein von Stockstadt-Erfelden legte das Oberflächenwasser in 8-10 sec etwa einen Meter zurück. Im Unterlauf des Altrheinbogens, wo die Strömungsgeschwindigkeit noch geringer war, kam *Lithoglyphus* nur in „diffuser“ Verteilung vor. Völlig stagnierende Gebiete, in denen sich dann meist noch eine üppige Vegetation entwickelt hatte, wurden gänzlich gemieden. Daß *Lithoglyphus* auch starke Strömungen meidet, geht aus einer Beobachtung von CARDOT (1910) hervor, der die Tiere im langsam fließenden Canal des Ardennes in großer Menge fand und ihr völliges Fehlen konstatierte, wo der genannte Kanal in die kanalisierte Maas einmündet, die eine ziemlich starke Strömung besitzt. — Der Gehalt an anorganischen und organischen Sinkstoffen ist im Stockstadt-Erfelder Altrhein verhältnismäßig hoch. Das Wasser weist folglich nur Sichttiefen³⁾ von 70 bis 100 cm auf. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß ein gewisser Gehalt an Sinkstoffen für das Vorkommen von *Lithoglyphus* insofern wünschenswert sein kann, weil damit eine „Düngung“ des Diatomeen- und Grünalgenrasens, auf dem die Schnecken weiden, erreicht wird. — Der Sauerstoffgehalt des Wassers⁴⁾ war an der Oberfläche maximal. Vielfach fand ich dort sogar eine Übersättigung. Jedoch schon in Tiefen unter 1 m war ein wesentlich geringerer O₂-Gehalt zu verzeichnen. O₂-Defizite bis zu 45 % gegenüber dem Sättigungswert bei der jeweiligen Temperatur wurden über dem Boden in Tiefen zwischen 1-2m festgestellt. Das große Sauerstoffbedürfnis von *Lithoglyphus* geht daraus hervor, daß schon bei einem O₂-Defizit von 10-12 % gegenüber dem Sättigungswert die Tiere nur sehr vereinzelt auftraten, bei einem Defizit von mehr als 15 % dagegen bereits vollkommen fehlten. — An weiteren chemischen Daten wurden ermittelt: 1. der pH-Wert⁵⁾, 2. der Gehalt an freier CO₂⁶⁾ und 3. die Gesamtalkalinität oder das Säurebindungsvermögen⁷⁾. Durch Berechnung aus 3. lassen sich der Gehalt an gebundener CO₂ und die Karbonathärte bestimmen. In Tabelle 2 sind die Ergebnisse zusammengefaßt.

³⁾ Gemessen mit der SECCHI'schen Sichtscheibe.

⁴⁾ Ermittelt nach der WINKLER-Methode.

⁵⁾ Bestimmt mittels Universalindikator „Merck“.

⁶⁾ Durch Titration von 100 ccm Probe mit einer eingestellten Na₂CO₃-Lösung gegen Phenolphthalein als Indikator.

⁷⁾ Durch Titration von 100 ccm Probe mit n/10 HCl gegen Methylorange als Indikator.

Tabelle 2.

Fundort und Datum	Temp. (t°C.)	pH.	fr. CO ₂ (mg/l)	Alkalinität (mval)	geb. CO ₂ (mg/l)	Karbonathärte (d°)
Altrheinbeginn 11. 9. 47	21	8,0	3,7	3,4	74,8	9,52
Altrheinbeginn 23. 9. 47	14	8,0	11,5	4,9	107,8	13,72
Guntershausen 26. 9. 47	15,5	7,7	17,5	5,7	125,4	15,96
Stockstadt 1. 10. 47	14,5	7,8	17,0	5,7	125,4	15,96
Erfelden 6. 10. 47	13	7,5	15,5	5,8	127,6	16,24

Die verhältnismäßig hohe Karbonathärte ist in erster Linie dem bedeutenden Gehalt an Calciumbikarbonat zuzuschreiben; das Wasser ist also recht kalkreich. Zu weiterführenden Schlüssen berechtigt die Tabelle erst dann, wenn eine größere Zahl von Untersuchungen aus anderen Fundorten vorliegt. — Gegen stärkere Verunreinigung des Wassers ist *Lithoglyphus* sehr empfindlich. ADAM (1938) spricht die Vermutung aus, daß die Anwesenheit dieser Art vom Zustand der Sauberkeit des Milieus abhängt, da er sie weder an Orten mit verschmutztem Wasser, noch in der Umgebung von Fabriken angetroffen hat. Vollständig ist dieser Ansicht nicht beizupflichten. Am Einfluß der stark verschmutztes Abwasser führenden Modau in den Altrhein bei Stockstadt fand ich um die Einmündungsstelle einen ausgedehnten Besiedlungsring von *Lithoglyphus*. Nur im eigentlichen Einstrombereich dieses Abwassers, das sich durch mangelnden O₂-Gehalt, durch Anwesenheit von Ammoniak und Nitrite und durch eine große Menge übelriechender, fauliger Sinkstoffe, die eine tief grau-braune Verfärbung des Wassers bewirken, auszeichnete, fand sich kein einziges Exemplar. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Tiere sich hier in einem Einflußbereich des Abwassers befanden. Die ziemlich gleichmäßige Besetzung mit ca 280 Tieren pro qm spricht dafür, daß die Lebensbedingungen zwar nicht optimal, aber auch keineswegs minimal waren.

B o d e n. Im Altrheingebiet wechselt die Bodenbeschaffenheit auf engem Raum außerordentlich. Stellen vorwiegend schlammig-toniger Beschaffenheit stoßen oft unmittelbar an Stellen reinen Sand- und Kiesbodens. *Lithoglyphus*-Ansammlungen fand ich fast ausschließlich auf Böden von schlammig-toniger Beschaffenheit mit dem recht bedeutenden Kalkgehalt von 12 bis 18 %. Dieser Schlammboden war von äußerst zäher und elastischer Konsistenz, er zeichnete sich durch feinste Korngröße, durch eine grau-schwarze Farbe und fauligen Geruch aus. Über dem Boden ruhte eine etwa zentimeterdicke, braune Oberflächenschicht, die zum größten Teil aus pflanzlichem und tierischem Detritus, zum geringeren Teil aus Diatomeen, Schizophyceen und Grünalgen bestand. Dort, wo Schlammuntergrund an kiesigem Untergrund angrenzt, nahm die Besiedlungsdichte rasch ab. Bei Guntershausen fanden sich auf schlammigem Boden ca. 1300 Exemplare pro qm, auf dem dicht angrenzenden feinsandigen Boden nur ca. 250 Exemplare pro qm, und auf einer daneben liegenden künstlichen Schüttung aus reinem Kies feiner bis mittelgroßer Korngröße konnten nur sehr vereinzelt Exemplare gefunden werden. Wenn LAUTENBORN (1913) *Litho-*

glyphus als „ausgesprochene Schlickschnecke“ bezeichnet, so ist dies zweifellos richtig. Wenn dagegen diese Art gelegentlich auch auf sandigem Boden zu finden war, dann nur deshalb, weil sich auch auf der Oberfläche ein, wenn auch nur millimeterdicker Nahrungsfilm angesetzt hat. Die Bodenbeschaffenheit selbst spielt somit nur eine mittelbare Rolle für das Vorkommen dieser Tiere. Notwendig scheint nur das Vorhandensein eines den Tieren zusagenden Nahrungsfilms zu sein. Da die Lebensbedingungen für die Diatomeen und Algen auf schlammigem Boden bedeutend besser sind, so ist auch die Besiedlungsdichte derselbst wesentlich höher. — Im Gegensatz zu ADAM (1938), der große *Lithoglyphus*-Ansammlungen an sauberen Steinen gefunden hat, habe ich selbst nur in einem einzigen Fall Ufersteine, die dicht mit Schlamm und Algen bedeckt waren, mit wenigen Exemplaren bewohnt gefunden.

Physiologische Ursachen der Verbreitung. Im vorigen Abschnitt wurde bereits erwähnt, daß die Reichhaltigkeit des Weidegrundes an geeigneter Nahrung mit der daselbst lebenden Individuenanzahl in direktem Zusammenhang steht. — Ein sehr wesentlicher Faktor für die außerordentliche Anzahl an Exemplaren in den *Lithoglyphus*-Arealen scheint mir in der ebenfalls bereits berichteten Tatsache zu liegen, daß die Tiere ihre Eikokons grundsätzlich auf die Gehäuse ihrer Artgenossen ablegen. Freilebende Larven existieren nicht. CARDOT (1910) konnte beobachten, daß aus den Eikokons direkt kleine Schnecken von etwa 0,8 mm Größe ausschlüpfen.

Biozoenose.

SHEPMAN (1874) und CARDOT (1910) sind die einzigen Autoren, die einige Angaben über die Biozoenose machen, in welcher *Lithoglyphus naticoides* vorkommt. Während SHEPMAN nur *Unio*- und *Anodonta*-Arten, ferner *Sphaerium rivicola* als Begleiter erwähnt, erweitert CARDOT diese Liste noch durch *Viviparus viviparus*, *Bythinia tentaculata*, *Valvata piscinalis*, *Sphaerium corneum* und *Pisidium amnicum*. In nachstehender Tabelle nenne ich jene Tiere, die ich an 5 Fundstellen als ständige Begleiter von *Lithoglyphus* bemerkt habe.

Tabelle 3.

Art	Altrhein- beginn	Gunters- hausen	Fundort Stock- stadt	Erfelden	Altrhein- ausmündg.
<i>Viviparus fasciatus</i>	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Bythinia tentaculata</i>	xxSt	xxG	xxxSt	x	x
<i>Valvata piscinalis</i>	x	o	o	o	x
<i>Unio pictorum</i>	x	x	x	x	xx
<i>Unio tumidus</i>	x	o	o	x	xx
<i>Unio crassus</i>	o	o	o	o	xG
<i>Anodonta piscinalis</i>	x	x	x	x	xx
<i>Sphaerium corneum</i>	xx	x	xx	xx	xx
<i>Sphaerium rivicola</i>	o	o	o	x	x
<i>Pisidium</i> sp.	xx	o	xx	o	o
<i>Dreissensia polymorpha</i>	xxSt	o	o	o	xSt
<i>Tubifex</i> sp.	o	o	o	xx	o
Odonaten-Larven	x	o	x	x	o
Chironomiden-Larven	xxx	xxx	xxx	xxx	x

x vorhanden
xx häufig

xxx sehr häufig
o nicht gefunden

St nur an Steinen
G nur Gehäusefunde

Als gleichmäßig häufige Begleiter sind grundsätzlich jene Arten zu finden, die auch CARDOT aufgezählt hat. Bemerkenswert ist das oft geradezu massenhafte Auftreten von Chironomiden-Larven, als deren häufigster Vertreter *Chironomus thummi* bestimmt wurde. Nach THIENEMANN (1926) ist diese Art typisch für flachere Gewässer von mittlerem Reinlichkeitsgrad.

Unter den Diatomeen waren folgende Gattungen bzw. Arten häufig vertreten: *Navicula* (zahlreiche Arten), *Cymatopleura solea*, *Coroneis amphibaena*, *Nitzschia sigmoidea*, *Melosira varians*, *Cymbella*, *Gyrosigma*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus* u. a. Die Schizophyceen waren durch *Oscillatoria*-Arten und *Merismopedia elegans* vertreten. Unter den *Protococcales* waren *Scenedesmus*-Arten meist recht häufig. Chlorophyceen fanden sich selten; meist handelte es sich um vereinzelt stehende Fadenbüschel von *Cladophora* und *Rhizoclonium*.

Schon KOLKWITZ und MARSSON (1909) haben *Lithoglyphus naticoides* in ihrem Saprobiensystem als β -mesosaprob bezeichnet. Einen weiteren Hinweis ergab bereits die Untersuchung des Lebensraumes. Auch die Lebensgemeinschaft, in der *Lithoglyphus* vorkommt, zeigt, daß diese Art als β -mesosaprob anzusehen ist. Sie leitet jedoch stark zu den Oligosaprobien über. Ein bedeutender Teil der als ständige Begleiter von *Lithoglyphus* gefundenen Arten (*Viviparus fasciatus*, *Sphaerium corneum*, *Valvata piscinalis*, *Unio tumidus*, einige Arten von Chironomiden-Larven, *Tubifex* sp., *Oscillatoria* sp., *Melosira varians*, *Navicula* sp., *Scenedesmus* sp., *Cladophora* sp.) sind nach KOLKWITZ und MARSSON β -mesosaprob, während nur wenige der gefundenen Arten (*Merismopedia elegans*, *Cyclotella*, *Nitzschia* sp., *Cymatopleura* sp., *Gyrosigma* sp. und einige *Navicula*-Arten) als oligosaprob bezeichnet werden.

Z u s a m m e n f a s s u n g .

Anatomisch und histologisch erweist sich *Lithoglyphus naticoides* als echte Hydrobiide. Die nahe Verwandtschaft der Hydrobiiden und Rissoiden ist bei *Lithoglyphus naticoides* durch das Auftreten besonderer Rissoidenmerkmale (Osphradium mit Seitenleisten, mehrere Tentacularnerven, Atrioventrikularklappe) stärker ausgeprägt als bei anderen Hydrobiiden. Innerhalb der Hydrobiiden steht die Art der *Bythinella*-Gruppe nahe.

Lithoglyphus naticoides ist ein typischer Bewohner des Schlammbodens langsam fließender Gewässer. An Orten optimaler Lebensbedingungen können sich Besiedlungsareale mit enormer Individuenzahl bilden. Die Ausbildung dieser Areale steht im Zusammenhang mit der Ablage der Eikokons auf die Schalen der Artgenossen und mit dem Fehlen freibeweglicher Larvenformen.

Die ökologische Valenz ist klein. Das Tier verlangt sauerstoffgesättigtes Wasser und hohen Kalkgehalt von Wasser und Boden. Gegen stärkere Verunreinigungen des Wassers ist *Lithoglyphus naticoides* sehr empfindlich, ein schwacher Verunreinigungsgrad wird ertragen und scheint sogar erwünscht zu sein. Die Art ist als schwach β -mesosaprob aufzufassen.

In ernährungsphysiologischer Hinsicht vermittelt *Lithoglyphus naticoides* zwischen „Weidegängern“ und „Schlammfressern“ Zur Nahrung dienen vorwiegend Diatomeen und Algen.

Schriften

- ADAM, W.: Sur la répartition de *Lithoglyphus naticoides* (C. PFEIFFER, 1828) en Belgique. — Bull. Mus. Hist. nat. Belg. **14**, Bruxelles 1938.
- ANKEL, W. E.: Prosobranchia. Tierwelt der Nord- und Ostsee. Herausgegeb. GRIMPE, IX, b1, 1936.
- — —: Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. — Verh. dtsh. Zool. Ges. **41**, 1938.
- BOETTGER, C.: Zur Conchylienfauna des Kückkopfs. — Nachr.-Bl. dtsh. malak. Ges. **39**, 1907.
- — —: Die Molluskenfauna der preußischen Rheinprovinz. — Arch. Naturg. **78**, 1912.
- BREGENZER, A.: Anatomie und Histologie von *Bythinella dunkeri*. — Zool. Jb. (Anat.) **39**, 1915.
- CARDOT, H.: Sur la présence de *Lithoglyphus naticoides* FÉR. dans les canaux du Nord-Est de la France. — J. de Conch. **58**, Paris 1910.
- FRIEDEL, E.: Neue Fundstellen von *Lithoglyphus naticoides*. — Nachr.-Bl. dtsh. malak. Ges. **22**, 1890.
- GÖTZE, E.: Bau und Leben von *Caecum glabrum* (MONTAGU). — Zool. Jb. (Syst.) **71**, 1938.
- HESCHELER, K.: Mollusca. In LANG: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl., 1. Lief. Jena 1900.
- JOHANSSON, J.: Anatomische Studien über die Gastropodenfamilien Rissoidae und Littorinidae. — Zool. Bidr. Uppsala **18**, 1939.
- — —: Ein Beitrag zur Kenntnis des Kristallstielsacks der Mollusken und der Flimmerbewegung in demselben. — Ark. Zool. **33** B, 1940.
- KESSEL, E.: Über Bau und Bildung des Prosobranchier-Deckels. — Z. Morph. Ökol. **38** (1), 1941.
- KNAUTHE, W.: Das Süßwasser. Neudamm 1907.
- KIUT, H. & OLSZEWSKI, W. Untersuchung des Wassers an Ort und Stelle. 9. Aufl. Berlin 1945.
- KOLKOWITZ, R. & MARSSON, M.: Ökologie der pflanzlichen Saprobien. — Ber. dtsh. bot. Ges. **26** a, 1908.
- — —: Ökologie der tierischen Saprobien. — Int. Rev. Hydrobiol. **2**, 1909.
- KRULL, H.: Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jb. (Anat.) **60**, (3/4), 1935.
- LAUTERBORN, R.: Demonstrationen an der Fauna des Oberrheins und seiner Umgebung. Verh. dtsh. Zool. Ges. 1906.
- — —: Süßwasserfauna. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. **9**, 1913.
- PROTZ, A.: Zur Binnenmolluskenfauna der Provinz Ostpreußen. — Nachr.-Bl. dtsh. malak. Ges. **35**, 1903.
- ROTARIDES, M.: Die technischen Verfahren in der Malakozoologie. — Z. wiss. Mikrok. **45**, 1928.
- — —: Zur Kenntnis der Fußmuskulatur von *Nassa mutabilis* L. (Gastr. Prosobr.). — Ann. hist.-nat. Mus. Hungar. (Zool.), **34**, 1941.
- SCHEPMAN, M. M.: Bijdrage tot de kennis van *Lithoglyphus naticoides* FÉR. — Tijdschr. nederl. dierk. Ver. **1**, 1874.
- SCHERMER, E.: Die Molluskenfauna eines norddeutschen Flusses (Travegebiet). — „Aus der Heimat“ **49** (4), 1936.
- SCHMIDT, G.: Zur Verbreitung von *Lithoglyphus naticoides* und *Calyculina lacustris*. — Nachr.-Bl. dtsh. malak. Ges. **41**, 1909.
- SIEBOLD, W.: Anatomie von *Vitrella quenstedtii* (WIEDERSHEIM) CLESSIN. — Jb. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. 1904.
- SUNDERBRINK, O.: Zur Frage der Verwandtschaft zwischen Melaniiden und Cerithiiden. — Z. Morphol. Ökol. **14**, (2), 1929.
- THIELE, J.: Handbuch der systematischen Weichtierkunde, **1**. Jena 1931.
- THIENEMANN, A.: Limnologie. Breslau 1926.
- TROSCHEL, F. H.: Das Gebiß der Schnecken. Bd. 1. Berlin 1856-1863.
- WESENBERG LUND, C.: Biologie der Süßwassertiere. Wien 1939.
- WILHELMI, H.: Kompendium der biologischen Beurteilung des Wassers. Jena 1915.
- WUNDSCH, H. H.: Die Arbeitsmethoden der Fischereibiologie. In ABDERHALDEN: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IX, Teil 2, 2. Hälfte, Heft 1. 1927.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [78](#)

Autor(en)/Author(s): Krause Heinrich

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Anatomie und Ökologie von *Lithoglyphus naticoides* \(C. Pfeiffer\) 103-148](#)