

Über den uropneustischen Apparat der Heliceen.

Von

Dr. H. v. Ihering.

Mit Tafel XVII.

Die Mollusken dürften berufen sein für das Studium phylogenetischer Fragen immer mehr als eine der in dieser Richtung ergiebigsten und wichtigsten Gruppen des Thierreiches in den Vordergrund des Interesses zu treten. Sicher sind sie unter den wirbellosen Thieren in dieser Beziehung am bedeutungsvollsten, weil sie neben großer Mannigfaltigkeit der Organisation zugleich das reichste Material für die Beurtheilung der historischen Entwicklung darbieten.

Was dem Studium der Mollusken noch einen besonderen Reiz verleiht, zugleich aber auch die Erkenntnis der Verwandtschaftsbeziehungen so außerordentlich erschwert, ist die so unzählige Male zu Tage tretende Konvergenz der Entwicklungsrichtung innerhalb verschiedener Abtheilungen. Wer sich nur oberflächlich mit Mollusken beschäftigt, hat von dem Umfange und der Häufigkeit solcher Konvergenzvorgänge allerdings keine Ahnung und geräth somit fortwährend in Gefahr wahre Homologie zu statuiren, lediglich auf Grund übereinstimmender Organisation. Wenn aber die gleiche Organisationsstufe von verschiedenen Ausgangspunkten her erreicht werden kann, so gehört zum Nachweise der Homologie noch mehr als der Nachweis der morphologischen Ähnlichkeit, es gehört dazu auch der Nachweis der morphogenetischen Identität, wie man ihn über die schrittweise Verfolgung der Organe innerhalb beschränkter Gruppen des Systemes erbringen kann. Unter Benutzung aller auf diese Weise sich ergebenden Resultate wird man in sehr vielen Fällen eine je nach den Organen vor- oder rückschreitende Entwicklungsreihe innerhalb der betreffenden Ordnung etc. zu erkennen vermögen, und wenn man dann die betreffende Ordnung mit anderen vergleichen oder nach den Übergangsgliedern

zwischen ihnen suchen will, so weiß man, bei welchen Formen als den innerhalb der ganzen Gruppe am niedersten stehenden man anzuknüpfen hat.

Es befestigt sich mir immer mehr die Überzeugung, dass nur Studien, welche innerhalb kleinerer Gruppen des Systemes die Entwicklungsreihen zu eruiren suchen, auf die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Abtheilungen Licht werfen können. Untersuchungen aber, welche an beliebigen Vertretern der verschiedensten Gruppen irgend ein Organ vergleichen und daraus Folgerungen über dessen Homologie ableiten wollen, wie das beispielsweise SPENGL¹ für verschiedene von ihm als Geruchsorgane gedeutete Gebilde gethan hat, stehen meines Erachtens mitsammt allen daraus für die »Einheit des Molluskentypus« abgeleiteten Folgerungen in der Luft. Der Gegensatz der in dieser Hinsicht zwischen SPENGL's Standpunkt und dem meinen² besteht, bezieht sich somit nicht sowohl auf die Streitfrage des polyphyletischen oder monophyletischen Ursprunges der Mollusken, als vor Allem auch auf die Art der Behandlung solcher Fragen. Die vorliegende Untersuchung, welche es sich zur Aufgabe setzt innerhalb eines Theiles der »Pulmonaten« die Homologie des Harnleiteapparates und der Lunge zu verfolgen und damit Anhaltspunkte zu gewinnen für die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen und für die Frage, welche Formen als die niederststehenden anzusehen seien, mag als Ausdruck der Methode gelten, mit der meines Erachtens allein phylogenetische Fragen innerhalb der Mollusken können behandelt werden. Möchte sie in diesem Sinne von den Fachgenossen geprüft werden und falls sie deren Billigung finden sollte, dazu beitragen, dass die Frage des polyphyletischen Ursprunges der Mollusken mit weniger Voreingenommenheit geprüft werde, als das bisher geschehen ist. Die Frage läuft ja schließlich lediglich auf die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Gastropoden hinaus, einer unnatürlichen, nur auf äußere Ähnlichkeiten basirten Gruppe, welche Thiere vereint, die viel weniger Verwandtschaft unter sich haben als etwa Anneliden und Myriapoden, und deren in den höher entwickelten Formen ausgeprägte Ähnlichkeit um so mehr schwindet, je mehr man sich innerhalb der beiden natürlichen Gruppen der Artbrocochliiden (Prosobranchia und Heteropoda aut.) und der Ichnopoden (Pulmonata und Opisthobranchia aut.) den in jeder einzelnen Gruppe tiefer stehenden Formen nähert. Wäre eine ursprüngliche Verwandtschaft beider

¹ J. W. SPENGL, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. p. 333 ff.

² cf. H. v. IHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

in Wahrheit vorhanden, so müsste sie doch wohl um so mehr zu Tage treten, je mehr man die minder modificirten und den muthmaßlichen Stammformen näher stehenden Gattungen zur Vergleichung heranzieht, während in Wahrheit genau das Umgekehrte der Fall ist.

Es kann ja überhaupt gar nicht in Abrede gestellt werden, dass sehr vielfach übereinstimmende Formen oder anatomische Verhältnisse in verschiedenen Abtheilungen des Systems unabhängig von einander wiederkehren. Wer sich davon überzeugen will, möge sich näher mit Anatomie und Systematik der Muscheln befassen, bei denen die Ausbildung des Siphos in so vielen Familien unabhängig vor sich geht, dass sicher Niemand in die Versuchung kommen könnte, hierin die anatomische Identität auch für den Ausdruck gemeinsamen Ursprunges zu halten. Ich habe einen Winter in Kopenhagen mit dem Studium der überreichen und in liberalster Weise mir zur Disposition gestellten Vorräthe an Muschelthieren verbracht, und eine große Summe von neuen Beobachtungen gesammelt. Immer mehr aber musste ich mich auch davon überzeugen, wie innerhalb der verschiedensten Gruppen dieselben Vorgänge in Bezug auf Kiemen, Mantelverwachsungen etc. in gleicher Weise wiederkehren und somit die Ausbeutung der Resultate für die Systematik eine illusorische wird, wesshalb ich denn auch die ganze Arbeit liegen ließ. Die anatomische Untersuchung leistet der Systematik der Muscheln, bei denen Hilfsmittel fehlen, wie sie in Betreff der Mundwerkzeuge, des Genitalapparates etc. bei den Schnecken uns so sehr zu Statten kommen, nur geringen Vorschub und das System derselben wird daher wohl immer ein wesentlich conchyliologisches bleiben.

In ähnlicher Weise hat auch die Anpassung an gleiche äußere Existenzbedingungen von verschiedenen Ausgangspunkten her zur Ausbildung einer großen Gruppe von Schnecken geführt, der Pulmonaten, in welcher die älteren Anatomen und Systematiker eine natürliche Ordnung begründet glaubten, während sie bei dem Fortschritte in der Erkenntnis der Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken in immer mehr Stücke aus einander fiel. Zunächst musste man die getrenntgeschlechtlichen Formen, die Pulmonata operculata ausscheiden, aber selbst diese scheinbar natürliche kleine Gruppe musste aufgelöst und in verschiedene Familien, ja selbst in verschiedene Unterordnungen der Prosobranchia vertheilt werden, als die Untersuchung der Mundwerkzeuge, zumal der Radula, als wichtiges Element in der Systematik zur Anerkennung gelangte. Man beschränkte dann die Pulmonaten auf die Abtheilungen der Helicoideen und Limnoideen, die man als Pulmonata stylommatophora ¹

¹ Die Bezeichnungen der Stylommatophoren und Basommatophoren haben, wie ich schon früher nachwies, nur Sinn, so lange man eine Ordnung der Pulmonaten

und Pulmonata basommatophora glaubte als gleichwerthige Glieder einer natürlichen Ordnung, eben der Pulmonaten, zusammenfassen zu können. Es ist aber auch diese Zusammenfassung eine so willkürliche, dass man unmöglich eine Ordnung der Pulmonaten beibehalten kann, wenn man anders nicht die von der vergleichenden Anatomie gelieferten Thatsachen ignoriren will, wesshalb denn wohl auch die Auflösung der »Pulmonaten«, wie ich sie in meinem citirten Buche durchführte, an und für sich kaum Bedenken erregt hat. Es ist ja in der That die ganze Basis, auf der die Begründung der »Pulmonaten« ruht, eine völlig verfehlte, in so fern das Gemeinsame nicht morphologische Elemente waren, sondern physiologische, nämlich die Thatsache, oder wie wir heute wohl sagen, die Anpassung an die Luftathmung. Es ist ohne Weiteres klar, dass eine solche Anpassung aus den verschiedensten Gruppen des Systems heraus erfolgen kann¹. Da nun anatomische Momente sich der Aufrechterhaltung der Pulmonaten widersetzen, so wäre eine Beibehaltung dieser Ordnung eben so stark in Widerspruch mit den wissenschaftlichen Grundanschauungen unserer Zeit, wie es die Beibehaltung einer Ordnung der Helminthen wäre, in der man ja auch unbekümmert um anatomische Differenzen nur nach einem physiologischen Übereinstimmungsmerkmale, dem Aufenthalte im Innern anderer lebender Wesen, heterogene Formen unnatürlich vereinte.

Wenn daher auch die Auflösung der »Pulmonaten« kaum auf begründeten Widerstand stoßen konnte, so war es anders mit den Bezeichnungen, die ich für die beiden Gruppen von Lungenschnecken einzufügen suchte, weil ihnen Ansichten über die morphologische Bedeutung der Lunge zu Grunde lagen, welche keineswegs auf allgemeine Billigung rechnen konnten. In der That war die Frage nach dem Ursprunge der Lunge

aufrecht erhält. Löst man diese auf, so müssen auch jene Bezeichnungen aufgegeben werden.

¹ Selbst der gewagten Spekulationen so fern stehende Troschel bemerkte in seinem Werke über das Gebiss der Schnecken, I, p. 75, »und doch wäre es wohl nicht so unnatürlich anzunehmen, dass in jeder Hauptgruppe von Gasteropoden eine oder mehrere Familien sich zur Lungenathmung zu erheben vermöchten. Wir kommen wohl noch dahin die Lungenschnecken nicht bloß in zwei Ordnungen zu theilen, je nachdem sie diöcisch oder monöcisch sind, sondern auch andere Organisationsverschiedenheiten zu entdecken, die eine weitere Spaltung erforderlich machen«. In der That gehören von den Pulmonata operculata oder Neurobranchia die Truncatellen in die Nähe der Bithynien, Cremonoconchus zu den Littoriniden, die Heliciniden u. a. sind Rhipidoglossen, die Cyclostomaceen Taenioglossen. Für die Leser dieser Zeitschrift bedarf es keines Hinweises auf das Unnatürliche solcher Gruppen, dass aber diese Bemerkungen nicht grundlos sind, wird man erkennen beim Nachschlagen des Zoologischen Jahresberichtes, wo man die ganze bunte Gesellschaft noch friedlich vereint findet als »Neurobranchia«.

nie ernst diskutiert worden, denn wenn man damit es in Parallele hat bringen wollen, dass OKEN die Nieren von Elysia und anderen Meeresnacktschnecken als Lunge gedeutet habe, so liegt darin doch kaum etwas Anderes vor als einer jener eben so kühnen wie haltlosen Vergleiche, in denen die alten Naturphilosophen so Erstaunliches leisteten.

Für die moderne, auf dem Boden der Entwicklungslehre stehende Forschung konnte es natürlich keinem Zweifel unterliegen, dass die Lungenschnecken allesamt aus im Wasser lebenden und athmenden Schnecken sich mussten entwickelt haben, und die Fragestellung konnte lediglich eine solche sein, welche die Rückführung der Lunge auf ein im Dienste einer anderen Funktion stehendes Organ von nicht mit Lungen athmenden Wasserschnecken bezweckte. Man hat sich die Beantwortung dieser Frage im Allgemeinen sehr leicht gemacht, indem man es als selbstverständlich betrachtete, dass die Lunge eine im Dienst der Luftathmung umgebildete Kiemenhöhle sein müsse. Diese Annahme ist ohne Zweifel zutreffend für viele »Pulmonaten«. Bei den »Pulmonata operculata«, wie z. B. bei *Cyclostoma* trifft man in der Athemhöhle noch dasselbe rudimentäre Organ der »Prosobranchien« an, welches von mir als rudimentäre Kieme, von SPENGLER als Geruchsorgan gedeutet wurde. Ohne meine Auffassung zur Zeit rechtfertigen zu können, kann ich auch SPENGLER'S Auffassung hinsichtlich der *Arthrocochliden* oder der *Cochliden*, wie ich der Einfachheit halber zu sagen vorziehe, mich nicht anschließen. Jedenfalls wären weitere und eingehendere vergleichende Untersuchungen über dieses Organ sehr zu wünschen, welches irrigerweise von SPENGLER mit dem LACAZE'schen Organ der *Limnaeen* und *Steganobranchien* identificirt wurde, mit dem es absolut nichts zu thun hat.

Wie für die *Cyclostomen*, *Helicinen* etc. es somit sicher ist, dass ihre Lunge eine modificirte Kiemenhöhle darstellt, so auch für die *Limnaeen*, welche zum Theil sogar noch die Kieme in derselben erhalten haben. Die Bezeichnung als *Branchiopneusten* ist daher für diese Gruppe ganz zutreffend. Anders aber steht es mit den *Heliceen*. Meine Untersuchungen hatten mich dazu geführt, die Gattungen *Vaginulus* und *Peronia* (*Onchidium*) für die niederst stehenden Vertreter der Gruppe zu halten. Da bei diesen Formen die Lunge zugleich Harnleiter ist, und durchaus nicht den Eindruck einer Kiemenhöhle macht, und da auch das Athemloch genau den Platz einnimmt, den bei anderen *Opisthobranchiern* (*Vaginulus* und *Peronia* schließen sich in dieser Hinsicht den marinen Nacktschnecken an, im Gegensatze zu den höher stehenden *Heliceen*) die Öffnung der Niere inne hat, so folgerte ich hieraus, dass die Lunge bei *Vaginulus* etc. und den *Heliceen* keine umgewandelte Kiemenhöhle sei,

sondern ein modificirter Theil der Niere, wesshalb ich für die betreffende Abtheilung des Systems den Namen der Nephropneusten vorschlug.

Diese Darlegung führte zu einer Polemik zwischen C. SEMPER¹ und mir, in welcher SEMPER die Meinung vertrat, dass auch die Lunge der Heliceen eine modificirte Kiemenhöhle darstelle. SEMPER verband seine Ausstellungen mit einer theilweisen Kritik meines Buches über das Nervensystem und machte mir² dabei vielfach unbegründete Vorwürfe, denen gegenüber mir es leicht war, die Richtigkeit meiner Behauptungen zu beweisen. In der Hauptsache aber war SEMPER's Einwurf gegen meine Nephropneusten sicher berechtigt, und habe ich daher bis jetzt selbst die Begründung der Nephropneusten für eine ungenügende gehalten. SEMPER's Argumentation war wesentlich folgende. Wenn man die Lunge von Peronia oder Vaginulus als dem Harnleiter entsprechend ansehen will, so bleibt zu erklären, wie es denn kommt, dass bei Helix nicht zwei, sondern drei Abtheilungen dieses uropneustischen Apparates zu unterscheiden sind, nämlich Niere (oder »Urinkammer«), Nierenleiter oder Ureter und Lunge. Ich habe in meiner Erwiderung an SEMPER diesen Einwurf als »offenbar begründet« rückhaltlos anerkannt und nur meine Ansicht dahin ausgesprochen, dass der echte Ureter von Helix »aller Wahrscheinlichkeit nach eine erst innerhalb der Nephropneusten erworbene Bildung darstellt«³. Das wäre wohl, im Falle meine Hypothese von der Nierennatur der Lunge haltbar sein sollte, ein logisches Postulat, immerhin aber eines, welches anzunehmen von Niemanden verlangt werden konnte, und eben desshalb blieben auch in mir selbst Zweifel bestehen über die Richtigkeit meiner Deutung. Ich bin jetzt in der angenehmen Lage durch die im Folgenden mitgetheilten neuen Beobachtungen das, was ich früher nur als eine aus meiner Auffassung sich ergebende Vermuthung hinstellen konnte, zu beweisen. Der am Enddarm entlang laufende Ureter von Helix, Limax etc. ist in der That ein innerhalb der Nephropneusten erworbenes Organ, dessen Entstehung wir Schritt für Schritt zu verfolgen im Stande sind. Bei den auf der niedersten Stufe in der Ausbildung des uropneustischen Apparates stehenden Formen, wie Peronia, Vaginulus und Borus (*Bulimus ovatus*) ist nur ein einfacher Harnleiter vorhanden, welcher gleichzeitig als Lunge und Harnleiter funktionirt. Schon bei letzterer Form aber hat sich neben

¹ C. SEMPER, Einige Bemerkungen über die »Nephropneusten« von IHERING's. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. III. 1877. p. 480—488.

² H. v. IHERING, Über die system. Stellung von Peronia und die Ordnung der Nephropneusten v. Ih. Erlangen 1877.

³ l. c. p. 27.

dem Enddarm eine besondere Leitungsbahn für den Urin angelegt, und diese bei Borus noch offene Bahn ist es, welche durch eine von der Nierenmündung aus gegen das Athemloch hin sich entwickelnde Deckmembran in einen Kanal abgeschlossen wird. Die verschiedenen Stadien dieses Bildungsprocesses, bei welchem also der neu sich bildende Ureter schon zum kleineren oder größeren Theile oder endlich in ganzer Länge entwickelt ist, sind uns durch die südamerikanischen *Bulimus* noch erhalten. Man kann mithin den zugleich als Lunge funktionirenden Harnleiter von *Vaginulus* etc. als primitiven Ureter bezeichnen. Aus diesem hat sich dann durch die innerhalb der Gattung *Bulimus* (im weiteren Sinne) sich abspielenden Vorgänge der sekundäre Ureter abgetrennt, den man von *Helix* so wohl kennt. Der primitive Ureter hat sich also der Länge nach in zwei Abschnitte zerlegt, deren einer die Lunge, deren anderer der sekundäre Ureter ist.

Ehe ich mich zur Mittheilung der Beobachtungen wende, sei hier noch ein Wort zur Orientirung über die *Helix*niere vorausgesandt. Die neueste eingehende Bearbeitung hat sie durch NÜSSLIN¹ gefunden. Derselbe bemerkt darüber Folgendes, was ich behufs der Verständigung wörtlich hersetze. »Die zu hinterst gelegene Ecke der Niere geht in den Harnleiter über, welcher umbiegend längs der inneren Seite des Mastdarmes nach vorn verläuft und wenig vor dem After mündet, während sich eine Rinne von dieser Mündung zum oberen Rande des Athemloches fortsetzt. Das Lumen der Niere besteht aus zwei der Länge nach neben einander gelegenen Hohlräumen, die an der vordersten Spitze der Niere communiciren. Der größere an das Pericardium grenzende Hohlraum« (d. h. also die eigentliche Niere) »hat die Gestalt eines Trichters und stößt mit dem weiten Ende an die Leber, während das schmale Ende, an der vordersten Ecke der Niere umbiegend, in den engen röhrenartigen zweiten Hohlraum übergeht. Dieser läuft bis zur hintersten Nierecke, wo der eigentliche Harnleiter beginnt, er stellt gewissermaßen einen mit dem Körper der Niere verwachsenen Theil des Ausführungsganges derselben dar.«

Im Interesse der leichten Verständigung ist es wünschenswerth, beide Theile der Niere besonders bezeichnet zu sehen. Ich werde daher nur den größeren Theil, welcher allein die secernirenden Drüsenlamellen enthält, hier Niere nennen, dagegen NÜSSLIN's »röhrenartigen zweiten Hohlraum« *Nebenniere* nennen. Es ist ganz richtig, dass dieser Theil dem Ausführungskanale hinzuzurechnen sei, wir werden auch sehen, dass er eben so wie der sekundäre Ureter erst innerhalb der

¹ O. NÜSSLIN, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift. Tübingen 1879. p. 8.

Nephropneusten auftritt, mithin einem Theile derselben ganz abgeht. Es ist daher im Grunde unrichtig, ihn der Niere als einen Theil derselben zuzurechnen, wie das NÜSSLIN that, allein da er doch einmal der Präparation als Theil der Niere erscheint und auch so beschrieben wurde, mag der Name Nebeniere um so eher ihm beigelegt werden, als es für die Beschreibung wünschenswerth ist, für diesen Theil eine andere Bezeichnung zu haben als für den sekundären Ureter.

Es muss hier noch bemerkt werden, dass der Ausdruck »Nebenniere« von mir schon früher einmal, und zwar in anderem Sinne verwendet wurde. Ich hatte bei *Peronia* außer der langen Hauptniere in deren Verlängerung noch einige kleinere Nierenpartien gefunden, für welche ich jenen Namen in Vorschlag brachte. Später habe ich dann aber diese Theile nicht wieder auffinden können und die Überzeugung gewonnen, dass es sich im ersten Falle nur um abnorme Kontinuitätstrennungen der Niere gehandelt hatte, da in der Regel die Niere einen einzigen außerhalb der Lunge gelegenen Körper bildet. Ich muss darin also jetzt SEMPER beipflichten, wiewohl freilich, nach meinen Untersuchungen wenigstens, das Verhältnis der Niere von *Peronia* noch durchaus nicht völlig klar gelegt erscheint¹. Jedenfalls aber steht das Eine fest, dass die Lunge von *Peronia* nichts mit der Niere selbst zu thun hat, sondern nur mit dem Harnleiter verglichen werden kann. Es existiren freilich auch in dem Lungengewebe bei *Peronia* wie bei anderen Nephropneusten Konkremeute, die man wohl als Pigmentablagerung angesehen, deren Bedeutung und chemische Zusammensetzung aber noch unbekannt ist, allein die echten Nierensekretionsbläschen findet man nirgends im Harnleiter oder der Lunge. Wenn daher früher MILNE EDWARDS und neuerdings JOYEUX-LAFFUIE die Lunge von *Peronia* direkt als Niere in Anspruch nehmen, so muss ich mit SEMPER das zurückweisen, weil ja die Niere ein selbständiges von der Lungenwand überzogenes Organ ist. »Das Organ ist also seinem Bau nach eine echte Niere, wenn es auch als Lunge benutzt wird«, heißt es in dem mir allein zur Verfügung stehenden Referate² über die citirte Arbeit. Dieser Satz, sofern er JOYEUX-LAFFUIE's Ansicht wirklich entspricht, bezeichnet also das Verhältnis keineswegs zutreffend, denn die Lunge von *Peronia* ist keine modificirte Niere und die Niere von *Peronia* dient nicht der Athmung. Hiervon abgesehen aber hat sich JOYEUX-LAFFUIE offenbar meiner Auffassung angeschlossen, indem er das Athemloch für die Mündung des Harnleiters ansieht und die Lunge von *Peronia* nicht für eine Mantelhöhle hält, sondern der

¹ Der Zoologische Jahresbericht theilt nichts über eingehendere neuere anatomische Untersuchungen von SEMPER an *Peronia* mit.

² Zool. Jahresbericht für 1882. p. 39 ff.

Niere zurechnet — ja es wäre selbst möglich, dass der oben hervorgehobene Differenzpunkt beim Studium der Originalarbeit sich als gegenstandslos herausstellen könnte.

Die Verhältnisse der Lunge und Niere von *Vaginulus* sind sehr eigenartige. Es hat trotz reichen Materiales doch Mühe gemacht über diese so abweichenden und bei jetzigem Stande unserer Kenntnisse noch nicht sicher auf das Verhalten der höher entwickelten Heliceen beziehbaren Organisationsverhältnisse Klarheit zu gewinnen.

Der Lunge von *Vaginulus* fehlt, wie ich das ja früher schon urgirt hatte, der Ureter. Die Harnentleerung geschieht durch die Lunge. Diese letztere liegt in die Wandung des Körpers an der rechten Seite eingebettet. Unsere Fig. 4 und 5 stellt einen Querschnitt durch die rechtsseitige Leibeswand in der hinteren Körperhälfte dar, während Fig. 3, welche zur Orientirung mit herangezogen werden kann, einem weiter vorn in der Höhe der Niere geführten Schnitte entspricht. Man bemerkt am meisten nach oben, also zur Dorsalseite hin, den Querschnitt der Lunge, darunter denjenigen des Enddarmes und zwischen letzterem und der Körperhöhle einen Blutsinus. Die Lunge ist hier mithin wellig und in ihrer ganzen Länge in die dicke Körperwand eingebettet; sie ist ein langgestreckter Hohlraum, der in seinem Durchmesser kaum wesentlich von dem Enddarme sich unterscheidet, resp. etwas an Weite gegen diesen zurücksteht, und desshalb auch viel eher den Eindruck eines Ausführanges der Niere macht als den einer Lunge. In Fig. 4 ist dieser Hohlraum der Länge nach durch Entfernung der oberen Seitenwand freigelegt. Man bemerkt zahlreiche Falten, welche in das Lumen hineinragen und es in eine große Reihe von hinter einander gelegenen Kammern abtheilen, oder von Nischen, in so fern sie ja nicht von einander abgetrennt sind.

Auch das Rectum liegt in die derbe Substanz der Leibeswand eingebettet. Nicht weit von der Ausmündung der Kloake öffnet sich der Enddarm mit einer weiten zweilippigen Öffnung in den Lungengang. Die Verlängerung desselben bis zu der gemeinsamen Ausmündung, welche von einer ohrförmig ausgebreiteten Membran umfasst in der Mittellinie zwischen Mantelrand und Fußende gelegen ist, muss als Kloake bezeichnet werden, weil ja durch diesen Gang die Fäkalmassen und die Exkretionen der Niere entleert werden und andererseits die Ein- und Ausfuhr der Athemluft vermittelt wird. Der Enddarm, in welchem zwei besonders starke Längsfalten auffallen, liegt bis nahe zur Körpermitte in der Leibeswand eingebettet, in der Gegend der Genitalöffnung und des hinteren Endes der Niere trennt er sich von ihr ab, um, zuerst noch der vom Peritoneum überzogenen Leibeswand anliegend,

weiterhin in die Zwischenräume der Leberlappen einzudringen. Fig. 3 zeigt uns das Lageverhältnis der auch hier noch durch Peritonealligamente resp. Mesenterien fixirten Darmwindungen innerhalb der Leber.

In der Gegend des Abganges des Enddarmes verändert sich der Charakter der Lunge. Sie bildet hier eine blindsackartige Anschwellung, in deren oberen dorsalem Theile unter einer überhängenden Falte der engere Theil des Nierenausführganges mündet. Dieser Gang verläuft weiter nach vorn bis zum Pericardium. Es besteht also der ausführende Theil der Niere aus zwei in der Längsrichtung auf einander folgenden Abtheilungen, einem vorderen engen und einem erweiterten hinteren. Es könnte nahe liegen, letzteren als Lunge, ersteren als Harnleiter in Anspruch zu nehmen, allein dem steht der Umstand im Wege, dass kein wesentlicher anatomischer oder histologischer Unterschied dazu die Handhabe bietet. Der einzige wesentliche Unterschied beider Abtheilungen ist die Weite und die damit in Zusammenhang stehende stärkere Entwicklung der Falten im hinteren erweiterten Theile. Diese Falten sind epitheliale Duplikaturen mit Einlagerung von glatten Muskelfasern, die theils der Länge nach verlaufen, theils auch in Sphincterform den Eingang in einzelne Taschen umschließen. Auch am Schwammwerke der Heliceenlunge trifft man vielfach das gleiche zur Erneuerung der Athemluft dienliche Verhalten wieder. Es ist hier besonders Werth darauf zu legen, dass dieses Faltenwerk, wenn auch feiner und mehr netzförmig entwickelt, auch in dem engen Abschnitte des Nierenganges reich entwickelt ist, und es kann daher wohl kaum zweifelhaft sein, dass auch dieser Abschnitt für die Respiration von Bedeutung ist.

Das Verhalten dieses engeren Abschnittes zur Niere wird aus Fig. 2 ersichtlich. Die zarte Wandung desselben legt sich am vorderen Ende an die Membran des Herzbeutels unmittelbar an. In dem abgebildeten Präparate ist lediglich die einfache Decke des Ganges entfernt. Im hintersten Theile des Ganges gewahrt man von einer halbkreisförmigen Membran umgeben den Eingang in die Niere (*a.n*), und etwas nach hinten davon den Eingang in eine Tasche (*i'*). Der Eingang in diese wird durch den freien Saum einer aus zwei zarten Lamellen gebildeten Membran abgegrenzt, welche, wie man sieht, in Zusammenhang steht mit jener Bogenmembran, welche den Eingang in die Niere umgiebt. Weiter nach hinten folgt dann noch eine frei endende Längsfalte, welche einerseits die Begrenzung des engeren Ureterabschnittes bildet, andererseits eine mit der eben erwähnten Tasche parallel laufende und ihr ganz ähnliche Tasche (*i''*) abgrenzt. Ich nenne diese beiden Taschen, die zwischen Ureter und Niere gelegen sind, *Intermediärtaschen*. Ihre morphologische wie funktionelle Bedeutung bleibt bis auf Weiteres

völlig unklar. Die Wandung dieser Taschen ist eine zarte glashelle Epithelmembran. Beide Taschen münden vorn in den Ureter aus, hängen aber auch hinten zusammen, indem dort die beide trennende Scheidewand frei endet. Die Wandung der Intermediärtaschen trägt keinerlei Falten und eben so wenig irgend welche Kommunikationsöffnungen gegen die Niere. Das sonderbare Verhalten dieser Taschen wird noch mehr als durch die erwähnten Abbildungen aus Fig. 3 klar werden, wo man unmittelbar über der Niere den Querschnitt der beiden Intermediärtaschen sieht, und weiter nach oben jenen des engeren Uretertheiles.

Die Niere entbehrt eines großen freien Hohlraumes, stellt sich vielmehr als ein System dicht gedrängter Falten dar, welche von der lateralen wie der medialen Fläche der Niere abtreten, diese schräg in der Richtung gegen die Ausmündungspartie hin durchsetzend. Eine weite Papille¹ im Pericardium, welche vom Vorhofs überlagert wird, lässt den auch bei den Nephropneusten nicht fehlenden Zusammenhang zwischen Niere und Pericardium (Leibeshöhle) erkennen. Das hintere Ende der dort zusammenhängenden Intermediärtaschen fällt mit der hinteren Grenze der Niere zusammen, resp. auch der Stelle, an welcher der engere Abschnitt des Ureter in den weiteren übergeht. Auf die Beziehung der hier geschilderten Verhältnisse zu jenen der höheren Heliceen komme ich weiter unten zurück.

Im Verhältnisse zu Vaginulus scheint die ihr sonst in Vielem näher stehende Gattung Peronia weit einfacher organisirt zu sein hinsichtlich der Niere und ihres Ausleitungsapparates. Es war mir leider nicht möglich meine früheren Beobachtungen zu ergänzen und zu kontrolliren, eben so wenig wie ich SEMPER's Bearbeitung von Peronia konsultiren konnte. Sofern dort nicht die bezüglichen Punkte bereits klar gestellt sind, bleibe es ferneren Beobachtungen vorbehalten festzustellen, wie weit eine Vergleichung beider Gattungen durchführbar. So viel ich nach meinen Beobachtungen urtheilen kann, fehlen bei Peronia die Intermediärtaschen. Die verhältnismäßig kleine aber langgestreckte Niere mündet mit einfacher Öffnung in die weite Lungenuretertasche. Eine Scheidung von Ureter und Lunge aber fehlt auch Peronia völlig, der Ureter ist zugleich Lunge und das eben war es, was mich früher zur Aufstellung der Nephropneusten veranlasste.

Gemeinsam wäre also Vaginulus und Peronia das Fehlen eines gesonderten von der Lunge geschiedenen Harnleiters. Diese Eigenthümlichkeit theilen sie mit einer Pulmonate, bei der man es a priori kaum

¹ Dieselbe wurde allerdings nicht an jedem Präparate aufgefunden.

erwartet hätte — *Bulimus oblongus*. Bei diesem zur Untergruppe *Borus* gehörigen südbrasilianischen großen *Bulimus* mündet die Niere mit einer großen weiten zweilippigen Papille in die Lungenhöhle. Das Verhältnis ist leicht ersichtlich aus Fig. 6. Man bemerkt die Niere mit den von ihr abtretenden und zum Vorhof hinziehenden großen Gefäßen und am Rande der Niere in deren vorderer Hälfte, resp. zwischen vorderem und mittlerem Drittel die weite 1,5 mm lange Nierenpore, welche von zwei in der Längsrichtung der Niere stehenden Lippen begrenzt wird. Nach vorn zu erhebt sich dicht an der Nierenpore eine querstehende kräftige Falte, welche offenbar dazu beiträgt, dem Nierensekret den Weg nach hinten hin anzuweisen, den es auch bei den übrigen *Bulimus* einschlägt. Ein Ureter fehlt hier also ganz, dagegen ist die Scheidung der Falten der Lungenhöhle in respiratorische und uretrale schon durchgeführt. An der Außenseite des Mastdarms nämlich, an der Stelle, an welcher bei den übrigen *Bulimus*arten der Ureter sich befindet, trifft man zahlreiche feine Falten, welche im unteren Theile näher der Mündung quer stehen, oben aber schräg laufen, fast in der Längsrichtung. Es sind dies dieselben Falten, die auch sonst so vielfach den Ureter der *Nephropneusten* auszeichnen, welche jedoch hier noch minder regelmäßig angeordnet erscheinen. Immerhin aber bezeichnen sie deutlich die Stelle des Ureter, der also hier ein ganz offener ist.

Vergleicht man die geschilderten Zustände von *Borus* mit den von *Helix* bekannten, so fehlt also bei ersterer Gattung der ganze Harnleiter jener, und es erhebt sich die Frage, wie beide Stadien auf einander rückführbar seien. Der günstige Zufall, der mir gerade die südamerikanischen *Bulimi* zur Verfolgung dieser Frage zuführte, hat diese Lücke in unerwartet vollständiger Weise auszufüllen ermöglicht. In der That führt die Gattung *Bulimus* alle Stadien des Entwicklungsprocesses, durch welchen sich innerhalb der *Nephropneusten* der Ureter der typischen *Heliceen* ausbildete, in einer Weise uns vor, wie sie die pure Spekulation sich nicht vollständiger hätte wünschen können. Wohl nur selten kommt planvoll verfolgten Studien günstiger Zufall in so unerwartet ausgiebiger Weise zu Hilfe, wie das hier für das vergleichende Studium des uropneustischen Apparates der Landpulmonaten der Fall war.

Als nächstes Stadium lasse ich hier *Bulimulus auris leporis* Brug. folgen. Hier ist der Ureter theilweise ausgebildet, aber noch nicht weit darin gediehen. Bei Weitem der größere Theil des Ureter ist nämlich frei, nicht überwachsen und stellt somit nur einen von der übrigen Wandung der Athemböhle durch schwache Längsleisten abgeschiedenen Theil dar. Dieser modificirte Theil ist leicht kenntlich an den zahlreichen

feinen Falten, die quer zu seiner Längsachse stehend ein besonderes Merkmal des Ureters der Nephropneusten bilden. Ich habe den Harnleiter von dieser Art nicht abgebildet, es genügt ein Blick auf Fig. 7 — von *Bulimulus papyraceus* —, um leicht eine Vorstellung davon zu gewinnen, da der Unterschied zwischen beiden Arten nur ein gradueller ist, in so fern die Überwachsung bei letztgenannter Art noch weiter gediehen ist. Man sieht an jener Abbildung, wie dieselben Querfalten, welche im überwachsenen Theile des Ureter angetroffen werden, auch in dem angrenzenden noch nicht abgeschlossenen Stücke sich vorfinden.

Bei *Bulimulus auris leporis* ist also der bei Weitem größere Theil des Ureters noch offen. Der Ureter ist nämlich in einer Ausdehnung von 22 mm, vom Athemloch aus gerechnet, offen, nur das folgende Stück von 40 mm Länge ist durch eine zarte Deckmembran überwachsen. Diese Deckmembran endet mit freiem bogenförmig ausgeschweiftem Rande, dessen eines Ende sich zur Seite an der Lungenwand resp. Grenze derselben gegen die offene Ureterpartie noch eine ziemliche Strecke weit als niedere Falte fortsetzt. Die Querfalten des Ureter sind im geschlossenen Theile dieselben wie im offenen und es setzt sich dadurch der Ureter überall scharf gegen das Balkenwerk und Gefäßnetz der Lunge ab. In der Nähe des hinteren Endes der Niere schlägt sich der dort also geschlossene Ureter über den Mastdarm hinweg zur Niere, um an deren innerem Rande entlang in der bisherigen Richtung entgegengesetztem Verlaufe, also nach vorn hin, weiter zu ziehen. Dieses ist also die Nebenniere. Sie ist hier relativ sehr weit und an ihrer freien, d. h. der Lungenhöhle zugekehrten Wand mit vielen Falten und Gefäßlamellen versehen, deren Anordnung aber keine sehr regelmäßige ist. Im vordersten Winkel der Nebenniere findet man die Papille mit der sich die Niere öffnet.

Ein etwas weiter vorgerücktes Stadium der organogenetischen Reihe stellt uns eine andere Art der Gattung *Bulimulus*, *B. papyraceus* Mawe dar. An der rechten Körperseite nahe der Spindel der Schale liegt in der Athemhöhle und weit gewölbt in sie hineinragend der Enddarm. Unmittelbar über ihm befindet sich der weite Ureter. In einer Entfernung von 2 mm von ihm verläuft an der Decke der Athemhöhle die Hauptlungenvene, auf die von beiden Seiten her rechtwinklig zahlreiche unter einander anastomosirende Äste stoßen (cf. Fig. 7). An der Decke der Lungenhöhle, in demjenigen Theile, welcher dem Mastdarme näher resp. gegenüber liegt, ist das Lungengewebe entwickelt, wogegen der weiterhin folgende Theil der Decke, so wie auch der Boden der Lungenhöhle des Gefäßnetzes entbehrt und einfach glatt ist. In dem mit

Lungengewebe versehenen Theile der Decke befinden sich drei dunkel pigmentirte Längsbänder und weiter unten im glatten Theile folgt noch ein viertes. Diese $1\frac{1}{2}$ —2 mm breiten dunklen Längsbänder erstrecken sich etwa 10—11 mm weit nach hinten, wobei aber die zwei mittleren etwas länger sind. Nach vorn endet jeder Streifen verbreitert, dadurch mit dem nächsten nahezu sich berührend. Hierdurch kommt es, dass auf der Schale nicht nur Längsbänder, sondern auch Querstreifen entstehen, die auf ein ruckweises Wachstum hinweisen.

Der Ureter ist weit, d. h. nahezu 1 mm breit, und mit Querspalten dicht besetzt. Die Nierenpapille liegt wieder im vorderen Theile der Nebenniere, allein nicht ganz vorn, sondern an der Grenze von drittem und letztem resp. vorderstem Viertel. Der Ureter ist im Ganzen, d. h. vom hinteren Ende der Niere an, 22 mm lang, wovon die letzten 8 mm frei resp. offen sind, der übrige Theil aber von zarter Deckmembran überwachsen ist. Diese Deckmembran ist einfach und glatt, die Falten kommen nur dem Boden des Ureters zu, hier wie bei allen anderen untersuchten Arten oder Gattungen.

Bei einem zweiten untersuchten Exemplare von *Bulimulus papyraceus* war die Länge des Ureters 30 mm, wovon 8 mm auf den offenen Theil entfielen. Der letztere Theil endete mit einer Rinne, die am Athemloch mit einer kleinen hügelartigen Erhöhung abschloss.

Das Stadium der fertigen Ausbildung des Ureters fand ich bei *Bulimus Blainvillanus* Pfr. ausgebildet. Eine große Öffnung am Mantelrande theilt sich in den Theil, welcher in den Mastdarm führt, und den anderen, durch welchen die Lunge sich öffnet. In letzterer, nicht weit von dem Athemloche entfernt, öffnet sich der Ureter, von dessen Mündung eine Rinne zum Athemloch weiter führt, welche an dessen Rande über und dicht an dem After endet (cf. Fig. 8). Der Ureter ist hier sehr weit, 2 mm im Durchmesser, während der Mastdarm 4 mm Durchmesser hat. Der Ureter ist mit Querspalten dicht besetzt, jedoch nur in seinem geraden Theile. Hinten, wo er sich über den Mastdarm hinweg schlägt zur Nebenniere, so wie in dieser selbst, fehlen die Querspalten. Die Papille, durch welche die Niere sich in die Nebenniere öffnet, ist hier sehr klein (nur $\frac{1}{3}$ mm) mit wenig aufgeworfenen Lippen und liegt im äußersten Winkel ganz vorn an der Niere. Der Ureter liegt nach außen und oben vom Mastdarm, da wo an diesen die Decke der Athemböhle anstößt, in der Nähe des Athemloches aber schlägt sich der Ureter über den Enddarm hinweg an dessen linke Seite.

Das hier mitgetheilte Material bezieht sich nur auf wenige Vertreter der *Bulimiden*. Es wäre sehr zu wünschen, dass diese Untersuchungen auch auf zahlreiche andere Vertreter von nahestehenden Gattungen und

Familien ausgedehnt würden, zumal von Pupa, Clausilia, Cylindrella etc. Allein das lässt sich doch nicht verkennen, dass für die Erkenntnis der Organentstehung hinsichtlich des Harnleiters die hier behandelten Formen geradezu als Typen gelten können, und die Homologie der Harnleiteapparate innerhalb der Heliceen damit klar gelegt wird. Wir haben, um es zu recapituliren, bei *Bulimus* folgende Stadien vertreten:

1) *B. oblongus*. Die Niere öffnet sich mit einfacher Papille in die Athemböhle. Nebenniere und sekundärer Ureter fehlen, resp. letzter ist offen, ohne Deckmembran.

2) *B. aurisleporis*. Nebenniere und oberes $\frac{1}{3}$ des sekundären Ureter sind fertig gebildet, der größere Theil des Ureters, $\frac{2}{3}$ desselben, liegt noch offen.

3) *B. papyraceus*. Nebenniere und obere $\frac{2}{3}$ des sekundären Ureter sind geschlossen, nur das Endstück des letzteren, d. h. das zum Athemloche führende $\frac{1}{3}$ ist noch offen.

4) *B. Blainvillianus*. Der sekundäre Ureter ist wie bei *Helix* völlig geschlossen.

Etwas abweichend vom normalen Verhalten der Heliceen scheinen vielfach die Verhältnisse bei den Nacktschnecken zu sein. Von *Limax* untersuchte ich den von Europa auch nach Südbrasilien, wie fast über die ganze von Schiffen besuchte Erde, verschleppten *Limax variegatus*.

Die weite Öffnung, welche man am rechten Mantelrande des lebenden Thieres bemerkt, ist das Athemloch, welches hier ganz von der Mündung der Niere und des Rectum getrennt ist. Die letzteren beiden liegen nach vorn davon. Eine breite Hautbrücke trennt beide. Das Athemloch führt unterhalb des Rectum und Ureter direkt in die Lunge, deren oberes Blatt innig mit dem Boden des Schalensackes verschmolzen ist. Die Höhle der Lunge dehnt sich nach vorn wie nach hinten aus, und beide Theile gehen an der entgegengesetzten Seite in einander über, aber über der Mitte der Niere verschmelzen beide Lungenblätter, wodurch die Athemböhle eine ringförmige Gestalt annimmt.

Aus der gemeinsamen Ureter-Anusöffnung gelangt man nach hinten in den Enddarm, der direkt nach hinten ziehend hier also nicht in die Athemböhle hineinragt. Der Ureter aber mündet von vorn her. Es kommt dies daher, dass er in der Nähe des Athemloches angelangt noch eine Strecke weiter nach vorn zu verläuft und dann in scharfer Biegung sich wieder rückwärts dreht, ein sonderbares, sonst nicht bekanntes Verhältniß, das wohl die Folge einer Dislokation der äußeren Öffnungen im Mantelrande nach rückwärts sein wird. Der Ureter ist weit und innen mit zarten Querfalten besetzt. Er verläuft Anfangs nach hinten, folgt dann dem hinteren Umfange des Mantels, indem er überall

den Winkel einnimmt, in welchem obere und untere Fläche der Athemhöhle zusammentreffen. An der linken Seite stößt er an die Niere und erweitert sich dann hier zu einem weiten flachen Sack, welcher die dorsale Fläche der Niere überlagert. Dieser Sack ist die Nebenniere, und die eine zarte Wandung derselben überkleidet die dorsale Fläche der Niere, die andere ist mit dem Boden der Lungenhöhle verschmolzen. Im Wesentlichen breitet sich also die Nebenniere hier unter demjenigen Theile der Lunge aus, in welchem beide dicht auf einander liegenden Blätter zu einer gemeinsamen Platte verschmolzen sind. Ein Theil der dorsalen Membran der Nebenniere erstreckt sich übrigens noch weiter nach hinten über die hintere frei in die Athemhöhle hineinragende Partie der Niere. Es ist also die centrale Partie der Niere, welche der Verwachungsstelle von Nebenniere und Lunge entspricht. Dagegen ragen der rechte und linke Seitentheil der Niere frei in die Lungenhöhle hinein. Zwischen diesen beiden Theilen am vorderen Rande der Niere liegt der Herzbeutel, und der Gegend von dessen rechtem Endzipfel entsprechend trifft man am vorderen Rande der Niere die Öffnung, durch welche sich diese in die Nebenniere öffnet. Gegen diese Öffnung hin konvergiren die umliegenden Lamellen der Niere. Die Öffnung ist weit, von einer zarten Membran gebildet, gegen deren Rand viele Stränge von glatten Muskelfasern hinziehen, wogegen andere in Spinkterform in den Rand selbst eingelagert sind. Die Niere ist an beiden Wänden mit Lamellen besetzt, doch nehmen diese nicht die ganze Fläche ein, sondern es bleibt eine kleine Strecke der oberen Wand und eine größere der unteren Wand von ihnen frei, also glatt.

Auffallend ist hinsichtlich des Harnleiters *Parmacella Olivieri*. Der sekundäre Ureter ist hier nämlich so weit wie kaum bei einer anderen Pulmonate. Er entspricht im Durchmesser dem Mastdarme oder ist eher noch weiter. Er ist dicht besetzt mit massigen wulstigen Querfalten. Hinten biegt er in die ebenfalls sehr weite und mit Falten zum Theil durchsetzte Nebenniere um. Das Gewebe der Falten im Ureter ist ein kubisches Epithel, dem der Niere wohl ähnlich, aber ohne Harnkonkremente. In den Nierenzellen finden sich die bekannten Sekretionsbläschen, welche gegen die umgebende Zellsubstanz nicht sehr scharf abgegrenzt sind. Sie enthalten keine großen Konkreme, sondern zahlreiche sehr kleine.

Es war mir erwünscht, gerade *Parmacella* noch unter meinen Vorräthen zu finden, da sie neuerdings Anlass zu einem eigenthümlichen Missverständnisse bot. SIMROTH nämlich, in seiner »Anatomie der *Parmacella Olivieri* Cuv.«¹ bemerkte, dass ihm die Verhältnisse des Nierenaus-

¹ Jahrb. d. deutschen malakolog. Gesellsch. X. Jahrg. 1883. p. 18.

führganges nicht klar geworden seien. Nach übrigens zutreffender Beschreibung des Ganges nämlich fährt er fort: »Aufgeschnitten bietet er aber nirgends eine einfach abgeschlossene glatte Wand, sondern man blickt unmittelbar in die Räume des Lungengewebes, deren Gefäßbalken wie parallele Stäbchen überall senkrecht zum Nierengang ihn kreuzen.« SIMROTH hat also das Verhältnis vollkommen richtig beobachtet, aber in Folge des ungewohnten Anblickes an einen Präparationsfehler seinerseits geglaubt. Es ist in der That begreiflich genug, dass diese Querfalten des Ureter, die ja bisher unverständlich waren, zu solchen Missverständnissen Anlass geben konnten. In der That existirt ja auch genetisch keinerlei Unterschied zwischen den Falten des Ureter und den Falten und Balken der Lungenspongiosa.

Von anderweiten Nephropneusten habe ich noch *Acicula lubrica* und *Succinea putris* untersucht, letztere allerdings an schlecht konservirten Exemplaren. Bei beiden ist der Ureter geschlossen und entbehrt der Querfalten, also das von *Helix* bekannte typische Verhalten ausgeprägt.

Als eine etwas aberrante Form habe ich endlich noch *Streptaxis apertus* v. Mart. hier zu erwähnen. Der hier sehr lange Ureter entbehrt wie bei *Helix* der Querfalten und begleitet an gewöhnlicher Stelle den Enddarm. An der Niere angelangt biegt er um, macht dann aber in der aus unserer Fig. 40 ersichtlichen Weise bald abermals eine scharfe Biegung, um allmählich sich erweiternd in die Niere überzugehen. Anfangs hielt ich nicht nur den rücklaufenden Schenkel, sondern auch das Verbindungsstück zur Niere für Theile des Ureter, bis ich dann aber auf eine kleine im vorderen Ende des rücklaufenden Schenkels gelegene Papille aufmerksam wurde. Es ist dies offenbar die Nierenpapille und ist mithin der oben als Verbindungsstück bezeichnete Theil als vorderes Ende der Niere anzusehen. In der That existirt auch zwischen dem hinteren größeren kompakten Theile der Niere und diesem gangförmig ausgezogenen vorderen Theile derselben keine Grenze. Man sieht vielmehr, wie die Lamellen der Niere gegen diesen Theil konvergiren und sich noch ziemlich weit in ihn hinein fortsetzen. Nach vorn hin schwillt dieser membranöse Theil der Niere wieder etwas an und öffnet sich dann mit der bereits erwähnten Papille in den rücklaufenden Schenkel, der hiernach also nichts Anderes ist als die Nebenniere, die sonst zu meist der Niere eng anliegt resp. an diese angewachsen ist, während sie hier als freier Gang erscheint. Dies, so wie die Verlängerung des Ausmündungstheiles der Niere unter Abnahme des secernirenden Gewebes sind Besonderheiten von *Streptaxis*, die, so viel mir bekannt, bei anderen Formen noch nicht beobachtet wurden.

Eine besonders eigenthümliche Form ist *Philomycus*. Die Lunge ist hier ein dünnhäutiger flacher Sack, welcher nicht im Mantel liegt oder an ihn festgewachsen ist, sondern nebst Niere und Herz frei zwischen Mantel und Peritoneum als lose Einstülpungstasche sich einschiebt. Was aber noch mehr hervorgehoben zu werden verdient ist der Umstand, dass die Niere, welche keinen sekundären Ureter besitzt, sich nicht im Grunde der Lunge in diese öffnet, sondern nahe am Athemloch (cf. Fig. 12). So fand ich es bei beiden von mir früher untersuchten Arten, nur mit dem Unterschiede, dass bei *Ph. carolinensis* die Lunge außerordentlich klein ist, indem sie an Größe der Niere weit nachsteht, während bei *Ph. australis* die Lunge erheblich größer ist als die Niere, diese nach links hin weit überragend.

Es ist bis auf Weiteres nicht möglich, diese Befunde mit den von *Vaginulus* mitgetheilten in Einklang zu bringen, indem man hier fast den Eindruck erhält, als sei in dieser Gattung die Lunge nichts Anderes als ein blindsackartiger Anhang am kurzen Harnleiter. Andererseits freilich wäre es auch möglich, dass die hier so abnorme Lagerung der Nierenpapille sich durch eine einfache Verschiebung erkläre. *Philomycus* hat symmetrische und getrennte Muskeln, wie *Vaginulus*, kann also in dieser Hinsicht nicht als rückgebildete Form angesehen werden wie *Limax*, eine nackt gewordene *Vitrinide*, die auch deren unpaaren Spindel-muskel noch besitzt. Indem hierüber weitere Aufklärung von künftigen vergleichenden Forschungen zu erwarten ist, kann man doch a priori den Gedanken nicht verwerfen, dass die Lunge innerhalb der *Nephropneusten* sich verschieden ausgebildet habe, einmal durch Umwandlung des primitiven Ureter in toto, und ein anderes Mal durch Entwicklung eines blindsackartigen Divertikels am primitiven Ureter, ersteres in der mit *Vaginulus*, letzteres in der mit *Philomycus* beginnenden Reihe. Die Lagerung der Niere und Lunge von *Philomycus* zwischen dorsaler Körperwand und dem von Peritoneum umhüllten Eingeweideknäuel entspricht ganz der Lagerung der Niere der *Nudibranchien*.

Aus allem hier Bemerkten wird es klar sein, dass der sekundäre Ureter sowohl wie die Nebenniere erst innerhalb der *Nephropneusten* gebildet sind. Zwar könnte es auf den ersten Blick scheinen, als ob die Intermediärtaschen von *Vaginulus* zur Nebenniere in Verbindung gebracht werden könnten, doch liegen die Verhältnisse offenbar verschieden, denn die Nebenniere ist nichts Anderes als der rücklaufende Schenkel des Ureter und seine direkte Verlängerung, bedingt durch den Umstand, dass die Papille der Niere im vorderen Ende dieses selben Organes gelegen ist. Bei *Vaginulus* aber liegt die Nierenpapille hinten und die Intermediärtaschen schieben sich nicht zwischen Ureter und

Niere ein, sondern laufen ersterem parallel. Sie sind offenbar eine spezielle Bildung von Vaginulus, für die wir bei den übrigen Nephropneusten nichts Vergleichbares kennen. Jedenfalls müssten auf diesen Punkt auch andere, nicht amerikanische Arten derselben Gattung untersucht werden.

Bei *Peronia* und *Vaginulus* ist also der primitive Harnleiter zugleich Lunge. Bei *Borus* ist bereits der sekundäre Harnleiter angedeutet, aber nicht geschlossen. In dieser Hinsicht wie auch durch Größe der Lunge etc. schließt sich also *Bulimus ovatus* den übrigen *Bulimus* an, während im Gegensatze zu allen anderen *Peronia* und *Vaginulus* noch keinerlei Scheidung in einen respiratorischen und einen harnleitenden Abschnitt erkennen lassen. Beide genannte Gattungen stehen in dieser Hinsicht offenbar auf der niedersten Entwicklungsstufe in dieser organogenetischen Reihe. Es dürfte kaum nöthig sein dem Einwurfe zu begegnen, dass diese ja positiv nachweisbare Reihe eine absteigende sein könnte. Der sekundäre Ureter von *Helix* etc. ist eine unter Gastropoden sonst nirgends vorkommende Bildung, die um so mehr als eine erst innerhalb der Nephropneusten erworbene wird gelten müssen, als sie ja in nachweisbarem Zusammenhange steht mit der Ausbildung der typischen Form der Lunge dieser Ordnung.

Die so ungemein artenreiche Gattung *Helix* stellt ja überhaupt wohl so ziemlich die höchste Entwicklungsstufe der Nephropneusten dar. Es darf nur an den complicirten Genitalapparat mit seinen vielerlei Anhangsgebilden und den Liebespfeilen erinnert werden, während im Gegensatze dazu der Geschlechtsapparat von *Bulimus* höchst einfach und einförmig beschaffen ist, was also mit deren niederer Entwicklungsstufe in Bezug auf den uropneustischen Apparat harmonirt. Wenn man daher *Helix* mit den verwandten Gattungen am einen, *Peronia* und *Vaginulus* am anderen Ende der Entwicklungsreihe stehend findet, so kann es wohl a priori schon keinem Zweifel unterliegen, dass die beiden letzteren Gattungen dem Ausgangspunkte näher stehen als jene. Dieses Resultat könnte aber immerhin noch in Frage gezogen werden, wenn es sich lediglich auf die vergleichende Anatomie des uropneustischen Apparates stützte. Es lässt sich jedoch zeigen, dass alle anderen Organsysteme, so weit sich in ihnen überhaupt eine Entwicklungsreihe verfolgen lässt, genau zu demselben Ergebnisse leiten, und diese Beziehungen mögen daher im Folgenden etwas näher erörtert werden. Von einer Wiederholung dessen, was ich früher hinsichtlich des centralen Nervensystems dieser beiden Gattungen als Beweis für deren niedere Stellung erörtert, sehe ich dabei ab.

Es wurde bereits erwähnt, dass im Gegensatze zu dem typischen

Verhalten der Nephropneusten die Gattungen *Peronia* und *Vaginulus* opisthobranch sind. Es hat das in so fern Bedeutung, als ja die marinen Zwitterschnecken, auf welche doch der Ursprung der Nephropneusten zurückgeht, die alte Ordnung der »Opisthobranchia« bilden. Durchgreifende Bedeutung hat diese Eintheilungsweise freilich nicht, so dass es ganz widersinnig erscheint, sie als Grundlage für eine Systematik der Gastropoden festzuhalten¹. Mir ist es nicht möglich, hierin ein Spiel des Zufalls zu sehen, doch lege ich auf diesen Punkt, dem SEMPER die Ansicht von der erworbenen Opisthobranchie von *Peronia* entgegengesetzte, weniger Werth, zumal SEMPER eine hierhin zielende Angabe von JOYEUX-LAFFUË zu Gunsten seiner Auffassung heranziehen könnte. Wie weit jene begründet, vermag ich nicht zu erkennen. Die Embryologie von *Vaginulus*, mit der ich mich beschäftigt, bietet nichts Analoges, denn *Vaginulus* ist jeder Zeit opisthobranch.

Ein für die Beurtheilung der Entwicklungsstufe bei den Nephropneusten besonders bedeutungsvolles Organ sind die Tentakel, in so fern sie ein im Übrigen bei Schnecken nirgends vorkommendes Verhalten zeigen; sie sind nicht nur zurückziehbar, sondern auch einstülplbar. Bei marinen Nacktschnecken finden sich auch vielfach retraktile Fühler, nie aber solche, welche von der Spitze her in sich eingestülpt werden, wie das ja von *Helix* bekannt genug ist. Diese Einstülplbarkeit nun kommt nicht allen Nephropneusten zu, sie fehlt bei *Peronia*² und *Vaginulus*, also gerade wieder bei den zwei auch in anderer Hinsicht als niederst entwickelt anzusehenden Gattungen. In Bezug auf die Stellung der Augen dagegen schließen sich beide Gattungen ganz den übrigen Nephropneusten an, indem diese hier überall an der Spitze der oberen Tentakel stehen, im Gegensatze zu allen übrigen Gastropoden, bei denen sie stets in der Basis der Fühler angetroffen werden, so fern sie überhaupt bereits in Beziehung zu denselben getreten sind und nicht wie bei vielen Nudibranchien noch dem Centralnervensysteme aufliegen.

Während somit *Vaginulus* und *Peronia* in den meisten Beziehungen den typischen Nephropneusten sich anschließen, zeigen sie in anderen Anklänge an marine Ichnopoden. Das gilt zumal auch vom Genitalapparat. Im Gegensatz zu den darin sehr übereinstimmenden Verhältnissen desselben bei der Mehrzahl der Nephropneusten, zeigt bei *Peronia* und *Vaginulus* der männliche Leitungsapparat ein sehr abweichendes Verhalten. Die männliche Genitalöffnung liegt sehr weit von der weiblichen entfernt, indess das Vas deferens unter der Haut an der rechten

¹ v. Ihering, über v. IHERING, Nervensystem, l. c. p. 8.

² *Peronia* ist der obere Tentakel hohl und bei einem Theile der Arten sogar einstülplbar, wogegen der untere einfach solid und nur kontraktile ist.

Körperseite zum Penis hinzieht, der durch Anhangsgebilde, Papillen und Drüsen ein besonderes, aber bei den Steganobranchien wieder anzutreffendes Aussehen darbietet. Der Unterschied zwischen beiden liegt hauptsächlich darin, dass die Verbindung des ganz vorn gelegenen Begattungsapparates mit der hinteren Genitalöffnung bei den Steganobranchien durch eine Flimmerrinne vermittelt wird, bei den Limnaeen aber wie bei *Peronia* durch einen geschlossenen Kanal. Ich zweifle nicht, dass dieser Kanal sich als ein von der Flimmerrinne abgeschnürter Theil wird nachweisen lassen. Bei *Peronia* besteht die Rinne noch neben dem Kanale, der dicht an ihr liegt und wohl sicher derselben entstammt. Ich verweise hierüber auf Fig. 44, welche die Flimmerrinne und das Vas deferens im Querschnitte zeigt. Die Entfernung zwischen beiden betrug nur 0,036 mm, während die Körperwand 5 mm dick war. Dass die Flimmerrinne vorn sich über die Gegend der Penisöffnung noch fortsetzt, kann die Deutung der Rinne deshalb nicht beeinträchtigen, weil das gleiche Verhältnis auch bei manchen Steganobranchien sich vorfindet.

Wenn somit *Peronia* einerseits sich nahe an rein luftathmende Nephropneusten wie *Vaginulus* anschließt, andererseits aber ein marines Thier ist und amphibisch lebt, und endlich bei Vergleichung aller in Betracht kommenden Organsysteme als auf der niedersten Organisationsstufe der Nephropneusten stehend sich erweist, so ist nicht einzusehen, wie man *Peronia* anders auffassen kann, als eine marine opisthobranche Nacktschnecke, welche auf der Übergangsstufe zu den lungenathmenden Landschnecken steht.

Meine unzweifelhaft richtige Angabe von der amphibischen Lebensweise der Peronien ist sonderbarerweise von SEMPER als ein wesentlicher Irrthum bezeichnet worden. Ich habe bereits früher¹ nachgewiesen, dass SEMPER sich hierin im Widerspruch mit fast allen Reisenden und Forschern befindet, die hierüber Beobachtungen anstellten. EHRENBERG beobachtete, dass *Peronia* im Wasser die Rückenanhänge baumartig ausbreite bei geschlossenem Athemloch, und VAILLANT bestätigte das. SEMPER stützte sich dabei auf eine irrige Angabe KEFERSTEIN's, im Gegensatz zu welcher ich durch Querschnitte große Gefäßräume in den Rückenpapillen nachwies. Dass diese Rückenpapillen nicht allen Arten Peronien zukommt, ist ganz irrelevant, denn zahllose marine Nacktschnecken athmen ausschließlich durch die Haut, indem kiemenartige Anhänge vollkommen fehlen. Auch darin blieb SEMPER isolirt, indem er meinte, die amphibische Lebensweise von *Peronia* bestreiten zu können, die er nie so recht im Wasser gefunden. Ich habe früher gegentheilige

¹ 1. c. *Peronia*, p. 42.

Versicherungen anderer Reisenden mitgetheilt, wie z. B. von REINHARDT. In Bezug hierauf schrieb mir später Dr. GRAEFFE Folgendes: »Was die Lebensweise der »Peronia tuberculata«, die ich oft bei den Schiffer- und Viti-Inseln gefunden habe, betrifft, so möchte ich derselben viel eher eine rein marine Lebensweise zuschreiben, und beschränkt sich das amphibische Leben nur auf die Fähigkeit, an der Unterseite von Steinblöcken während der Ebbezeit ausdauern zu können. Zur Fluthzeit ist dieselbe bis auf 1 Faden Wassertiefe zu finden. An eben diesen Lokalitäten kann man eine Menge anderer Mollusken, Würmer, Crustaceen finden, denen man gewiss keine besonders amphibische Lebensweise zuschreibt. Die Genera Siphonaria, Patella, Littorina, Melampus, Auricula, Truncatella sind auf jeden Fall viel mehr amphibisch lebend wie Peronia, welche man häufig genug außer der Fluthgrenze trifft, wo die erwähnten Genera nicht mehr zu finden sind. Die ersten gefundenen Peronien hielt ich für eine Dorisart, so wenig war der Fundort verschieden von dem, wo man solche und andere Nacktkiemer antrifft.«

Mag man nun mit SEMPER mehr das extramarine, mit GRAEFFE mehr das marine Vorkommen der Peronien betonen, oder einen regelmäßigen Wechsel des Aufenthaltes im Zusammenhang mit Fluth und Ebbe, immer bleibt doch die Thatsache der amphibischen Lebensweise unbestreitbar. Dass die Athmung während des Aufenthaltes unter Wasser durch die Haut vermittelt wird, kann doch keinem Zweifel unterliegen, man müsste sonst Peronia und vielen anderen marinen Nacktschnecken, welche wie Elysia, Plakobranthus, Pleuroleura etc. besondere Kiemen entbehren, die Fähigkeit der Athmung ganz absprechen wollen! Dass Peronia auch im Wasser lange aushalten und mithin durch Hautathmung allein sich völlig erhalten kann, hat auch neuerdings wieder JOYEUX-LAFFUE bestätigt, da er konstatierte, dass die Thiere reine Wasserathmung völlig gut vertragen, und zwar länger als einen Monat. »Die Respiration« geht nach genanntem Forscher, »im Wasser durch die Rückenkiemen« (resp. Haut), »im Trocknen, wo das Thier die Nierenöffnung weit offen hält, durch die Niere vor sich.« Es ist indessen eine Übertreibung, wenn JOYEUX-LAFFUE hierauf hin meint, Peronia von den Pulmonaten entfernen und zu den Opisthobranchien stellen zu sollen. Wir kennen durchaus keine Schnecke, welche anatomisch zu Peronia auch nur annähernd so viele Vergleichungspunkte darbietet, wie Vaginulus, und beide Gattungen gehören unzweifelhaft in die Reihe der übrigen Nephropneusten, wenn sie auch durch mancherlei Strukturverhältnisse sich von den typischen Formen unterscheiden. Zu dieser Erkenntnis beizutragen, dürfte wohl gerade die vorliegende Untersuchung geeignet sein, in so fern sie hinsichtlich eines der wichtigsten Organ-

systeme, des uropneustischen Apparates, die Brücke schlägt zwischen dem Verhalten der höheren und niederen Formen.

Die nahe Beziehung von *Peronia* und *Vaginulus* scheint auch embryologisch bis zu einem gewissen Grade zu Tage zu treten. Die Laichschnur ist bei beiden völlig gleich. Die Entwicklung ist aber bei *Vaginulus* viel mehr abgekürzt als bei *Peronia*, und es fehlt ersterer Gattung die Larvenschale. Die Schwanzblase der Heliceen fehlt beiden Gattungen. Die Rückbildungen bei *Vaginulus* scheinen bei *Peronia* in so fern bereits eingeleitet, als die Larve zwar Velum und Larvenschale voll entwickelt besitzt, aber die Metamorphose noch innerhalb der Eihülle durchläuft. Der uropneustische Apparat entsteht bei *Vaginulus* gleichzeitig mit dem Enddarm, und zwar gleich an der bleibenden Stelle als schmaler Gang, dem Anfangs noch die Falten fehlen. Dies spricht jedenfalls nicht für die Deutung dieses Theiles als Mantelhöhle. Dagegen habe ich eine andere Beobachtung gemacht, die vielleicht bedeutungsvoll werden könnte. Bei noch wenig entwickelten Larven findet sich nämlich ein besonderes Organ in der Mittellinie vorn am Mantelrande, das ein dem LACAZE'schen Organe entsprechendes Sinnesorgan zu sein scheint. In späteren Stadien vermisste ich dieses Organ und konnte daher keine abschließenden Beobachtungen über dasselbe anstellen. Sollte sich meine Deutung desselben bestätigen, so würde sie allerdings den letzten Zweifel über die Auffassung des uropneustischen Apparates heben. Jedenfalls aber, und das sei speciell hervorgehoben, bietet die Embryologie so wenig wie die Anatomie von *Vaginulus* den mindesten Anhalt für eine Deutung von deren Lunge als einer Kiemenhöhle.

Peronia erscheint mithin als Nephropneuste, aber als marine, und als diejenige, welche die meisten Beziehungen zu anderen marinen Opisthobranchien erkennen lässt. Es wäre daher vollkommen willkürlich, wollte man *Peronia* für eine ins Meer hinabgestiegene und degradirte Nephropneuste erklären. Alles drängt vielmehr dahin, *Peronia* und *Vaginulus* als Reste derjenigen erloschenen Gruppe von Schnecken anzusehen, aus denen sich die typischen Heliceen entwickelten. Wenn wir doch unzweifelhaft die Nephropneusten von Wasserschnecken abzuleiten haben und dann eine der niederst entwickelten Formen derselben als amphibische marine Nacktschnecke kennen lernen, so werden wir das sicher nur als einen Wink über die Abstammung der Nephropneusten auffassen können. Wäre nun *Peronia* eine Schnecke mit Kiemenhöhle, so dürfte man sicher erwarten, diese auch noch zeitweise als Kiemenhöhle fungiren zu sehen, oder Reste der Kieme anatomisch oder embryologisch nachweisen zu können, um so mehr als *Peronia* in Bezug auf die starke Entwicklung des Velum sich noch am wenigsten von den

marinen Vorfahren der Nephropneusten entfernt hat. Statt dessen aber hält Peronia die Öffnung des uropneustischen Apparates unter Wasser geschlossen.

Fassen wir zum Schlusse die Ergebnisse dieser Untersuchung kurz zusammen, so ist durch dieselbe bewiesen, dass der uropneustische Apparat bei den niedersten Formen der Nephropneusten einfach ist und erst innerhalb der Ordnung die Scheidung desselben in einen respiratorischen Theil (Lunge) und den harnleitenden (Ureter) sich vollzieht. Darf dies als erwiesen angesehen werden, so ist es als in höchstem Grade wahrscheinlich dargethan, dass die Lunge in dieser Abtheilung nicht eine modificirte Kiemenhöhle darstellt, sondern einen Theil des harnleitenden Apparates. Von einer strikten Beweisführung kann hier wohl nicht die Rede sein, weil die Übergangsformen von den marinen Ichnopoden zu den Nephropneusten bis auf wenige Reste, wie Peronia und Vaginulus, uns nicht mehr erhalten sind, allein alle Thatfachen vergleichend morphologischer Natur weisen übereinstimmend auf obige Auffassung als auf die einzige hin, welche ungezwungen mit der Beobachtungsgrundlage in Einklang zu bringen ist. Es hat mithin diese Untersuchung zur vollen Bestätigung der Anschauungen geführt, die mich 1876 leiteten, als ich die Lunge der Heliceen für einen modificirten Theil der Niere erklärte und desshalb für die ganze Gruppe den in der That völlig bezeichnenden Namen der Nephropneusten vorschlug.

Rio Grande, Prov. Rio Grande do Sul (Brasilien), 30. Aug. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

a, Athemloch; *c*, Herz; *d*, Darm; *e*, Eiweißdrüse; *i'* und *i''*, Intermediärtaschen; *n*, Niere; *nn*, Nebenniere; *p*, Papille der Niere, mit der sie sich in die Nebenniere öffnet; *pe*, Pericardium; *r*, Enddarm; *s*, Blutsinus; *u*, Ureter (sekundärer); *u'*, offene Strecke desselben; *up*, primitiver Harnleiter bei Vaginulus, als Lunge zugleich dienend; *up'*, oberer Theil desselben; *zw*, Zwitterdrüse.

Fig. 1—5 beziehen sich auf Vaginulus und zwar Fig. 1 auf Vag. tuberculosus Mart., Fig. 2—5 auf Vag. Langsdorfi Fer.

Fig. 1. Primitiver Harnleiter von oben und außen her geöffnet. Natürl. Gr.

Fig. 2. Der Endtheil des primitiven Harnleiters geöffnet, um den Eingang in die Intermediärtaschen, so wie zur Niere (*an*) zu zeigen. Vergr. 6/1.

Fig. 3. Querschnitt vom mittleren Körperdrittel, um die Lagerung von Niere, Intermediärtaschen und Harnleiter zu zeigen. Vergr. wie in folgender Figur 45/1.

Fig. 4. Querschnitt von der Grenze des hinteren Drittels der Körperlänge. *l*, hier und in voriger Figur Leber.

Fig. 5. Theil aus einem der Fig. 4 entsprechenden Querschnitte. *f* und *f'*, die beiden Längsfalten des Rectum; *pt*, die peritoneale Grenzschicht gegen die Körperhöhle. In einem der Blutsinus (*s'*) sieht man Blutgerinnsel. Vergr. 150/1.

Fig. 6. Niere von *Bulimus* (*Borus*) *ovatus* zur Demonstration der Papille der Niere. *g*, Falten. Ein sekundärer Harnleiter fehlt, resp. ist noch offen.

Fig. 7. Harnleiter von *Bulimulus papyraceus*. Der sekundäre Ureter ist bei *u* schon geschlossen, bei *u'* noch offen.

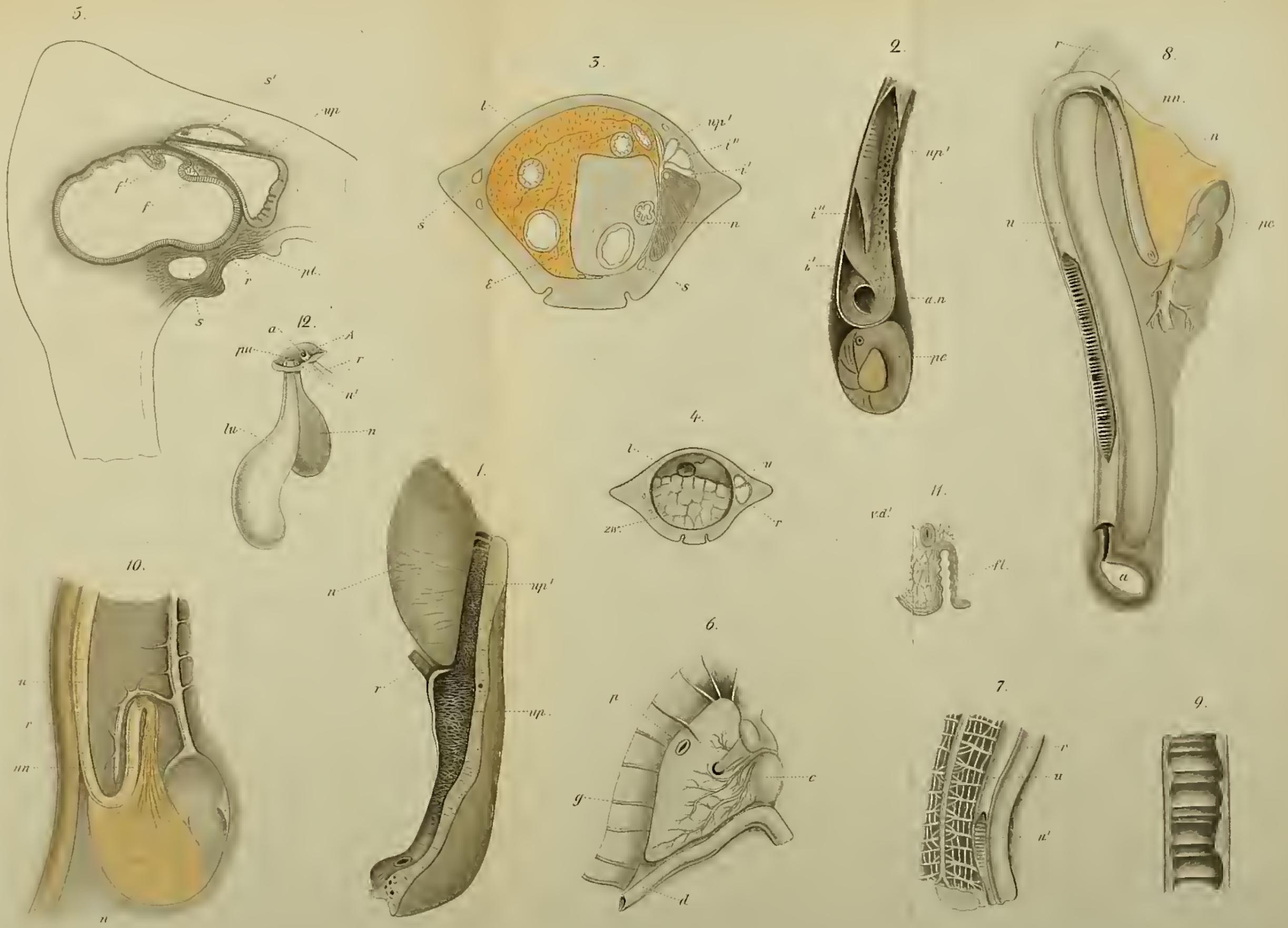
Fig. 8. Niere und Ureter von *Bulimus Blainvilleanus*. In der Nebenniere (*nn*) bemerkt man ganz vorn die Papille der Niere.

Fig. 9. Ureter derselben Art, geöffnet zur Demonstration der Querfalten.

Fig. 10. Niere und Ureter von *Streptaxis apertus*.

Fig. 11. Aus einem Querschnitte durch die rechte Körperwand bei *Peronia veruculata* um die (*fl*) Flimmerrinne zu zeigen, so wie das vermuthlich von ihr abgeschnürte Vas deferens (*v.d*). 45/1.

Fig. 12. Lunge und Niere von *Philomycus australis*. *lu*, Lunge; *n'*, Öffnung der Niere in die Lunge; *pu*, Mündung der Lunge nach außen; *a*, After.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: [Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. 259-283](#)