Band 69. 1. November 1937. Nummer 5/6.

Archiv für Molluskenkunde

der

Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

und der

Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Herausgegeben von Dr. W. WENZ und Dr. A. ZILCH

Oekologische und morphologische Untersuchungen an *Viviparus (Bellamya) capillatus* FRAUENFELD und *Viviparus (Bellamya) unicolor* OLIVIER, unter Berücksichtigung anderer tropischer Formen und im Hinblick auf phyletische Beziehungen.[1])

Von **Fritz Rohrbach**, Bad Soden a. T.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt a. M.)

Mit 20 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung S. 178. — 1. Material und Problemstellung S. 178. — 2. Technik und Methode S. 179. — B. Hauptteil S. 179. — I. Einführende systematische und phyletische Erörterungen S. 179. — II. Oekologische und morphometrische Untersuchungen S. 181. — 1. Vorkommen und Fundstellen von *V. capillatus* FRAUENFELD und *V aethiops* REEVE S. 181. — 2. Oekologische Verteilung der Populationen und die Beziehung der Gehäuse zur Umwelt S. 181. — 3. Die embryonalen Gehäuse S. 187. — 4. Morphometrische Untersuchungen über artspezifische Formveränderungen der Gehäuse während ihres Wachstums S. 188. — III. Morphologische und ökologische Untersuchungen S. 193. — 1. Die Weichkörper von *V. unicolor* OLIVIER und *V capillatus* FRAUENFELD S. 193. — 2. Beobachtungen an dem lebenden *V unicolor* OLIVIER S. 195. — 3. Die Genitalapparate der aethiopischen Arten S. 198. — Die männlichen Genitalapparate S. 198. — *V. unicolor* OLIVIER S. 198. — *V capillatus* FRAUENFELD S. 200. — b) Die weiblichen Genitalapparate S. 201. — *V unicolor* OLIVIER S. 201. — *V capillatus* FRAUENFELD S. 203. — c) Rückblick S. 205. — 4. Die Genitalapparate der asiatischen Arten S. 205. — a) Die männlichen Genitalapparate S. 205. — *V. bengalensis* LAMARCK S. 205. — *V. dissimilis* MÜLLER S. 206. — *V. javanicus* BUSCH S. 206. — *V costatus* QUOY & GAIMARD S. 207. — *V chinensis fluminalis* HEUDE S. 207. — *V quadratus* BENSON S. 207. — b) Die weiblichen Genitalapparate S. 207. — *V bengalensis* LAMARCK S. 207. — *V. javanicus* BUSCH S. 207. — *V costatus* QUOY & GAIMARD S. 208. — *V. chinensis fluminalis* HEUDE S. 208. — c) Rückblick S. 208. — 5. Die männlichen Genitalapparate von *V viviparus* L. (Europa) und *V. subpurpureus* SAY (Nordamerika) S. 209. — 6. Radulae und Nervensysteme S. 209. — IV. Beziehungen S. 210. — C. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse S. 215. — D. Literatur-Verzeichnis S. 217.

[1]) Diese Arbeit wurde von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Frankfurt a. M. als Doktordissertation angenommen.

1. 11. 37.

A 1. Material und Problemstellung.

Über afrikanische Arten der Gattung *Viviparus* lagen bislang, von den Mantelrand-Untersuchungen PRASHAD's (1928b) abgesehen, keinerlei anatomische oder histologische Untersuchungen vor, und ihre Systematik war lediglich auf die Betrachtung der Schalen gegründet. Deshalb erschien es angebracht sich einmal mit dem Tiere selbst genauer zu befassen.

Man kann sich sehr gut vorstellen, daß Unklarheiten und Begriffsverwirrungen entstanden sind und noch entstehen, wenn lediglich das Gehäuse einer Schnecke beschrieben wird. Trotzdem ist es erstaunlich, mit welcher Sicherheit einzelne Autoren, wie VON FRAUENFELD, JOUSSEAUME und andere, Arten und Gattungen nur auf Grund sehr feiner Einzelheiten festlegten oder neu aufstellten.

Es bleibt also in vielen Fällen die Möglichkeit, durch eingehende anatomische Untersuchungen, systematische Begriffe zu stützen oder zu widerlegen. Andererseits ist es nötig zu fragen, inwieweit die äußeren Formen der Gehäuse, die oft den Umweltseinflüssen sehr stark unterworfen sind, als Modifikationen oder Mutationen aufzufassen sind.

Das mir vorliegende afrikanische Material wurde von F. HAAS im Bangweolo-See in Nord-Rhodesien während der SCHOMBURGK-Expedition 1931-32 gesammelt und bestimmt als: *Viviparus (Bellamya) unicolor capillatus* FRAUENFELD und *Viviparus (Bellamya) unicolor aethiops* REEVE (s. HAAS, 1936).

Man kann aus dieser Bezeichnung ersehen, daß *Viviparus capillatus* FRAUENFELD als zu der Gruppe des *Viviparus unicolor* OLIVIER (PRASHAD 1928a, S. 180) und zu *Bellamya* gehörig, betrachtet wird. *Viviparus unicolor* OLIVIER wird von GERMAIN (1920), der die Typen der von JOUSSEAUME (1886) aufgestellten Gattung *Bellamya* untersuchte, als diesen Formen nahestehend bezeichnet und demgemäß zum gleichen Genus (Subgenus *Bellamya,* nach THIELE 1929, I) gerechnet. Es ergeben sich die Fragen:

1. Ist *Viviparus capillatus* FRAUENFELD eine Rasse von *Viviparus unicolor* OLIVIER, oder als selbständige Art zu betrachten?

2. Welche Beziehungen besitzt *Viviparus aethiops* REEVE zu *Viviparus unicolor* OLIVIER und *Viviparus capillatus* FRAUENFELD?

Im Laufe der Untersuchungen stellte es sich heraus, daß die zentralafrikanischen Tiere schlecht fixiert und zu histologischen Studien nicht verwendbar waren. Es gelang mir jedoch durch die freundliche Hilfe von Herrn A. ALFIERI in Kairo, dem ich an dieser Stelle danken möchte, eine Anzahl lebender Exemplare von *V unicolor* OLIVIER aus dem Nil zu bekommen und so histologische Arbeiten zu ermöglichen.

Die Arbeiten von ANNANDALE & SEWELL (1921), ANNANDALE (1924), RAO (1925) und PRASHAD (1928 a und b) genügen nicht zur Beurteilung der Beziehungen der Arten einzelner Erdteile untereinander. Deshalb dehnte ich meine Untersuchungen auf folgende Arten aus: *Viviparus chinensis fluminalis* HEUDE und *Viviparus quadratus* BENSON, *Viviparus bengalensis* LAMARCK, *Viviparus dissimilis* MÜLLER, *Viviparus javanicus* VON DEM BUSCH, *Viviparus costatus* QUOY & GAIMARD.

Das Material aus Java, Celebes, Bali und China wurde mir vom Senckenberg-Museum zur Verfügung gestellt. Für die Überlassung indischer Arten bin ich Prof. PRASHAD (Calcutta) zu Dank verpflichtet.

A 2. Technik und Methode.

Die Untersuchung der Weichteile geschah unter dem binokularen Präpariermikroskop. Zur Nachprüfung der erhaltenen Ergebnisse stellte ich in einigen Fällen Schnittserien (5 μ und 10 μ) durch ganze Schnecken, sowie durch Organteile her. Zu Rekonstruktionszwecken erwies sich die Anfertigung von 100 μ bis 200 μ dicken Schnitten mit Hilfe der KUHL'schen Kollodium-Methode (1923) als besonders vorteilhaft. Als Fixierungsflüssigkeiten fand ich am geeignetsten die SUSA'sche Lösung. Kleine Organteile wurden mit Pikrin-Osmium-Essigsäure fixiert. Als Färbemittel wurden Hämalaun nach MAYER, Hämalaun-Eosin, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Hämatoxylin nach DELAFIELD, sowie Alaunkarmin, Boraxkarmin und Mucikarmin verwandt.

B I. Einführende systematische und phyletische Erörterungen.

1. *Viviparus unicolor* (OLIVIER).

THIELE (1929, I.) schreibt:

> „Subgenus *Bellamya* JOUSSEAUME 1886. *Viviparus (Bellamya) unicolor* (OLIVIER) var. *bellamya* (JOUSSEAUME). Mehrere Arten in Afrika. . . . Rücken des Tieres mit einem starken Kamm, der hinter dem beim Männchen bedeutend verlängerten rechten Fühler endet."

Dies ist die einzige anatomische Angabe über afrikanische Viviparіden, die aber kein Charakteristikum des Subgenus *Bellamya* darstellt, vielmehr allen anderen *Viviparus*-Arten eigen ist.

In den Arbeiten von PILSBRY und BEQUAERT (1927) sind alle Synonyma, auch die der anderen afrikanischen Arten, eingehend aufgezählt. JICKELI (1874) bezeichnet *V unicolor* OLIVIER als eine der gemeinsten Arten Unter-Ägyptens, die überall in Kanälen und Altwassern des Nils vorkommt.

Er beobachtete, daß die jungen Exemplare von *V unicolor* OLIVIER eine oder zwei Spiralkanten besitzen, die den Umgängen ein abgestuftes Aussehen geben und die bei den erwachsenen Tieren entweder verschwunden oder in verschiedenem Grade erhalten sein können. Es gibt also vollkommen gerundete (forma *normalis* PRASHAD, 1928 a), einkielige (unicarinate) und zweikielige (bicarinate) Formen (var. *biangulata* KÜSTER, 1852). Weiterhin sagt er daß ebenso wie die Spiralkante, der Nabel [dessen Öffnung] bedeutende Veränderungen zeige. Als mit *V unicolor* nächst verwandt bezeichnet er *V. dissimilis* MÜLLER. Obwohl er die Verwandtschaft zu der indischen Art annimmt, ohne irgendwelche anatomische Grundlagen zu besitzen, werden wir sehen, daß eine solche tatsächlich vorhanden ist.

2. *Viviparus (Bellamya) unicolor aethiops* (REEVE). (s. HAAS, 1936, S. 37.)

JICKELI (1874) bezeichnet diese Art als Synonym von *V. unicolor* OLIVIER, da sie auf ein Exemplar gegründet sei, dessen obere Spiralkante rudimentär geworden und eine Abrundung der Umgänge herbeigeführt habe.

3. *Viviparus (Bellamya) duponti* (DE ROCHEBRUNE 1881).

hält GERMAIN (1920) für identisch mit *Bellamya bellamya* JOUSSEAUME (1886) und für eine Varietät von *V unicolor* OLIVIER.

Nach diesem Autor (1920, S. 210) kommt *V. duponti* ROCHEBRUNE zahlreich im westlichen Afrika (Niger, Senegal . .) vor. Er ersetzt dort den typischen *V unicolor* des Nil- und Tschad-See-Gebietes. Die von ihm angegebenen charakteristischen Merkmale des *V duponti* ROCHEBRUNE stimmen weitgehend mit der Beschreibung von *Bellamya bellamya* überein. Deshalb kann ich nur zustimmen, wenn er beide Arten für identisch erklärt. DE ROCHEBRUNE selbst (1881-82) hält *V duponti* für eng verwandt mit *V. capillatus* v. FRAUENFELD.

Das von JOUSSEAUME (1886) vorgeschlagene Genus *Bellamya* übernimmt THIELE (1929) als Subgenus für die gesamten afrikanischen Vivipariden. Die Hauptmerkmale dieses Genus sind nach JOUSSEAUME:

> „. . . les carènes obtuses, les fines stries circulaires des tours de spire, l'étroitesse de l'ombilic, la présance d'un canal à la base de l'ouverture et le péristome dont le bord externe est marginé".

4. *Viviparus (Bellamya) unicolor capillatus* (v. FRAUENFELD, 1865).

Die für das Genus *Bellamya* gegebenen Merkmale treffen auch vielfach auf *V. capillatus* FRAUENFELD zu. Auffällig sind die bei beiden Autoren verschiedenen Angaben über die Nabelverhältnisse. JOUSSEAUME gibt enge, von FRAUENFELD weite Nabelung als Charakteristikum an. Bei den Exemplaren aus dem Bangweolo-See werden wir ähnliche Unterschiede feststellen wie JICKELI bei *V. unicolor* OLIVIER. Mit *V duponti* DE ROCHEBRUNE haben die Bangweolo-Formen von *V capillatus* die Gestaltung des Mündungsrandes und die feine Schalenskulptur gemeinsam. Den Hauptunterschied von *V. duponti* stellt die Behaarung des *V capillatus* dar. Es ist nicht bekannt, ob *V. duponti* eine solche nicht doch aufweist. Einige Formen Ostafrikas schließen sich eng an *V. capillatus* an, sodaß es sich hier vielleicht um eine Art, *V capillatus* FRAUENFELD, handelt, die einen Polymorphismus zeigt, der dem von *V. unicolor* parallel ist. Mutative, also rassische Differenzierungen sind dabei wahrscheinlich. Nach GERMAIN (1920, S. 224—230) ist *V. capillatus* eine Vikariante von *V unicolor*, die die typische Form in Ostafrika ersetzt und deren Verbreitungsgebiet sich durch die Verwandtschaft mit *V jeffreysi* FRAUENFELD (1865) und *V. robertsoni* FRAUENFELD (1865) mit demjenien der „Ursprungsform" *V. unicolor* OLIVIER überschneidet. Man kann *V capillatus* FRAUENFELD als *V. (Bellamya) unicolor* var. *capillatus*, nach GERMAIN als „spécifiquement distinct" oder „espèce géographique" betrachten. NEWTON (1910, S. 240) erklärt *V capillatus* FRAUENFELD als Synonym von *V unicolor* OLIVIER.

Eine genaue Übersicht der Verbreitung der einzelnen Arten ist bei GERMAIN (1920) und PILSBRY & BEQUAERT (1927) zu finden. Allem Anschein nach bestehen drei Formenkreise des Subgenus *Bellamya* in Afrika, von denen die beiden ersten *(V. capillatus* und *V. duponti)* sich von dem dritten *(V. unicolor)* entwickelt haben können.

PRASHAD (1928 a, S. 183) vermutet ebenfalls eine Entwicklung sämtlicher afrikanischer Arten von einer Ursprungsform (zentral species): *V unicolor* OLIVIER.

B II. Oekologische und morphometrische Untersuchungen.

1. Vorkommen und Fundstellen von *V. capillatus* FRAUENFELD und *V. aethiops* REEVE.

Die vorliegenden Exemplare von *V capillatus* FRAUENFELD stammen aus dem Bangweolo-See in Nord-Rhodesien. Durch den Luapula-Fluß und den Mweru-See steht der Bangweolo-See mit dem Stromsystem des Kongo in Verbindung (vgl. hierzu PILSBRY & BEQUAERT, 1927, S. 598 und HAAS, 1936).

WEATHERLEY (1898) behauptete, keinerlei Muscheln oder Schnecken kämen im See vor. Um so interessanter sind die Funde, über die HAAS (1936) berichtet.

Unsere Schnecke ist an folgenden Stellen des Sees gefunden worden:

[1., 2., 3., 4. = Hauptfundgebiete, deren biologische Beschaffenheit, von einigen Ausnahmen abgesehen, für die ihnen untergeordneten Biotope I., II., III., IV V VI. zutreffen.]

1. Chifumauli-Lagune bei Muando, 10 km südwestlich von Nsombo.

   Seichte, durch Binsen vom See getrennte Bucht mit fast pflanzenleerem Sandschlamm, d. h. auf dem Sand des Untergrundes liegt eine 1 bis 1,5 cm dicke Schlammschicht (Sandig-lehmig.).

   I. Exemplare der „unbehaarten Phase".

2. Nordbecken des Bangweolo-Sees bei Nsombo.

   Seicht, 75 bis 100 cm tief. Grund schlickig, nach unten an Sandgehalt und Dichte zunehmend. Reichlicher Pflanzenbestand.

   II. Insel Misangwa: unbehaarte Phase.

   III. Nordende des Sees bei Nsombo: unbeh. Phase.

   IV. Nordöstliche Bucht, reiner Sandboden: unbeh. Phase.

3. Kanal von Nsombo zum Bangweolo-See.

   1—3 m breit, 50—100 cm tief, reichster Pflanzenwuchs. Grund hoch mit Pflanzendetritus bedeckt, der äußerst arm an Tieren ist und unter dem feiner, weißer Sand liegt. Sehr ruhiges, fast stehendes Wasser.

   V. Behaarte Phase.

4. Altwasser des Chambezi bei Mbesuma. Zufluß des Bangweolo-Sees.

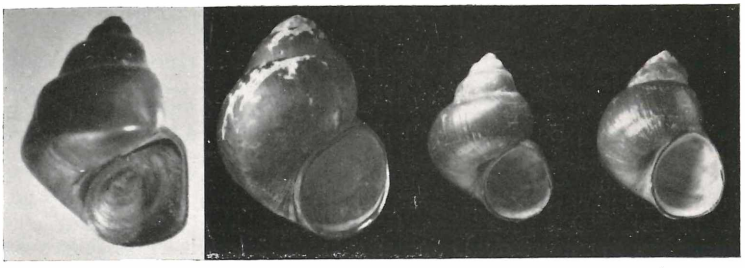
   Flachufrig, seeartig, mit schlickigem Boden; reichlicher Pflanzenwuchs.

   VI. *V aethiops* REEVE.

2. Ökologische Verteilung der Populationen und die Beziehung der Gehäuse zur Umwelt.

a) Einführung:

Eine „unbehaarte Phase" von *V capillatus* wurde im See selbst, und eine „behaarte Phase" in einem Kanal von Nsombo zum Bangweolo-See gefunden. Die Ursache dieser Unterschiede wird wohl darin zu suchen sein, daß die Tiere im See stärkerem Wellenschlag ausgesetzt sind; Reiben und Scheuern an Pflanzen und Steinen verursachen ein Abbrechen der „Haare". Meist sind doch noch ihre Anwachsstellen in Form von Grübchen oder „Haar"-Resten festzustellen.



1 2 3 4

Abb. 1. *Viviparus capillatus* FRAUENFELD, — nat. Gr.
Abb. 2. *Viviparus capillatus aethiops* REEVE, — nat. Gr. — (Senck.-Mus. Nr. 12 994 a).
Abb. 3—4. *Viviparus unicolor unicolor* OLIVIER — nat. Gr. — (Senck.-Mus. Nr. 12 993 a).

b) Die Formen des Biotopes I: Große bicarinate Formen bis zu 26 mm Höhe und 19 mm Breite (Abb. 1). 5½ Windungen. Gehäuse gelblich bis gelb-oliv, von lebhaft braun-schwarzen Anwachsstreifen (5—7) unterbrochen. Es fanden also häufig nur kurze Wachstumsperioden statt. Die embryonalen Windungen sind meist leicht korrodiert. Schale ziemlich glatt. Bei schwacher Vergrößerung erkennt man feine Quer- und Längsriefen: die charakteristische Struktur der „*Bellamya*-Schale". Grübchen bezw. Höcker abgescheuerter Haare sind zu erkennen. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt das Periostracum die feine hexagonale Felderung, wie sie KESSEL (1933) für *V viviparus* LINNÉ dargesstellt hat. Schale leicht durchscheinend, obwohl sie wesentlich dicker ist, als diejenige von *V. unicolor* OLIVIER. Im Innern der Schale ein zarter, weißlicher Seidenglanz.

Die Mündung besitzt eine starke Winkelung (Abb. 5, I), bedingt durch die beiden Kiele. An ihrem unteren Rand besitzt die Mündung eine Art „Ausguß", der bedeutend stärker ausgeprägt ist als bei *V unicolor* OLIVIER. Diese Erscheinung nennt JOUSSEAUME (1886) einen „canal á la base de l'ouverture". Mündungsrand vom Periostracum umkleidet; innen und außen ein glänzend braunschwarzer Saum. Nabel etwas bedeckt, doch verhältnismäßig offen (im Sinne der Abbildung von FRAUENFELD's). Deckelform der Mündung entsprechend. Auf der Innenseite der Mündung liegt der letzte Umgang dem vorletzten schwielenartig auf.

c) Die Formen des Biotopes II: Das größte Exemplar zeigt eine Höhe von 22,3 mm und eine Breite von 16,8 mm. Die dunkelolivgrüne Schale zeichnet sich durch stärkeres, rippenartiges Hervortreten der Querriefen aus. Ausguß nicht so ausgeprägt

(Abb. 5 II). Nabel vollkommen bedeckt. Mündungsform und Mündungsrand lassen erkennen, daß die Umgänge stark gerundet sind. Reste von Haarreihen in der Nähe der Mündung und in den Nähten. Dies mag begründet sein durch die Umweltsverhältnisse. dem vor Wellenschlag schützenden Pflanzenwuchs und der Schalengestalt. Die in den Nähten stehenden Härchen genießen den Schutz eines toten Winkels, da eine reibende Fläche sich nur tangential an die Windungen anlegt. Anwachsstreifen selten, woraus auf ein gleichmäßiges Wachstum zu schließen ist. Mündungsrand innen und außen mit feinem schwarzem Saum. Apex stark korrodiert, mit einem roten Eisen-Niederschlag. Innenseite der Mündung wie bei der vorigen Form.

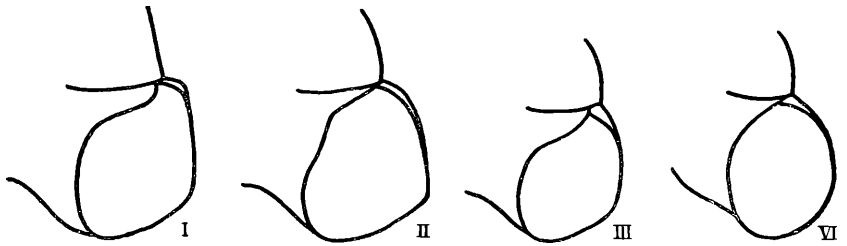


Abb. 5. Mündungs-Verhältnisse von Formen der Biotope I, II, III (*Viviparus capillatus* FRFLD.) und VI (*Viviparus aethiops* RVE.).

d) Die Formen des Biotopes III: Gehäuse gut erhalten; die Querriefen etwas verstärkt, im allgemeinen stärker als bei I. Behaarung am Rande des letzten Umganges fast völlig erhalten. Mündung (Abb. 5 III) noch weniger gewinkelt, bei manchen Exemplaren etwas quer gestellt elliptisch. Ihre Ausrundung erklärt sich durch schwächere Ausbildung von Schulter und Kiel. Im Zusammenhang mit dieser „Abrundungstendenz" ist auch der Ausguß nur relikthaft angedeutet. Nabelverhältnisse wie bei II. Schale dünner als bei I, von bräunlich-roter Farbe.

e) Die Formen des Biotopes IV: Schlanke bicarinate und breitere unicarinate Gehäuse. Apex stark korrodiert; Haarreste. Viele Anwachsringe, starkes, plastisches Hervortreten der Querrippen, gelbe Färbung. Mündung dem uni- bezw. bicarinaten Charakter entsprechend, aber doch gerundet. Nabel bedeckt. Die auf reinem Sandboden lebenden Tiere zeigen auch dessen Farbe.

f) Die Formen des Biotopes V: „Behaarte Phase". Schale dünn und zerbrechlich; Farbe olivengrün bis rötlich-braun. Mündung wie bei II. Haarreihen vollkommen erhalten; durch den

Lebensraum bedingt (s. S. 181). Nabel bedeckt, Mündungsrand innen und außen mit feiner, schwarzer Periostrakum-Leiste.

g) Die Formen des Biotopes VI: *V. aethiops* REEVE (vgl. Abb. 2). Umgänge abgerundet, Schulter und Kiel verschwunden. Mündung: Abb. 5, VI. Mündungssaum mit schwarzem Periostrakum-Belag. Am Schalenrand finden sich Haarreihen: auch bei dieser „Art" werden also solche gebildet. Nabel offen, wenig bedeckt, wie bei I. Stärke der Schalen und alles andere wie bei III. Farbe dunkel-olivengrün. Selbständige Art oder Rasse von *V capillatus?*

h) Die vorliegenden Formen von *V. unicolor* OLIVIER (Abb. 3 und 4). Gehäuse: 5½ Windungen, eng genabelt; Färbung von weißlichem Grün über gelb-rosa bis zu dunklem Violett. Rötliche und weißliche Tiere erinnern an *V. rubicundus* MARTENS. Schwache Neigung zur Bänderung erkenntlich. Formen vollkommen abgerundet, uni- oder bicarinat. Bei keiner dieser Formen eine so intensive Schulterung wie bei *V. capillatus*. Stärkere Kielbildung macht beim Älterwerden der Tiere fortschreitender Abrundung Platz. Die charakteristische Struktur der „*Bellamya*-Schale" ist nur auf den oberen Windungen sichtbar. Anwachsringe in der Zahl von einem oder zweien am Ende des fünften Umganges. Es scheint also vor dem endgültigen Ausbau der Schale eine Ruheperiode einzutreten. Mundsaum nicht mit schwarzer Periostrakum-Substanz belegt. Der Deckel ohne Besonderheiten.

i) Folgerungen: Ich glaube erkennen zu können, daß eine Neigung besteht, in bewegtem Wasser Kiele zu bilden, während in dem verhältnismäßig ruhigen, nach WEATHERLEY (1898) „ölartigen Wasser" des Sees selbst, eine Abrundung der Umgänge zu verzeichnen ist (vgl. Abb. 5). Der Nabel ist bei den Seeformen bedeckt, während er bei den Tieren der Lagune, die in bewegterem Wasser leben, offen ist. Im Gegensatz zu den Seeformen von *V capillatus* haben die in stagnierendem Altwasser, also unter ähnlichen Bedingungen[2]) lebenden Exemplare von *V. aethiops* keine enge, sondern eine weite Nabelung. Dieses ungleichartige Verhalten (andere Reaktionsnorm) führt zu dem Schluß, daß es sich bei *V. aethiops* um eine Mutante oder gar selbständige Art handelt. Wenn auch diese Art meist für eine Modifikation von *V. unicolor* OLIVIER gehalten wird, so werde ich doch Belege für die Richtigkeit meiner Ansicht geben können (s. S. 186, 193 u. 210).

[2]) Nach HAAS, 1936, S. 120, ist der Bangweolo-See nur als strömungslose Verbreiterung des Chambezi-Laufes zu betrachten.

Im ruhigen Wasser finden wir dünne, zerbrechliche Gehäuse (Formen des Biotopes V), während in fließendem Wasser oder solchem mit Wellenschlag eine Verstärkung derselben eintritt (Formen des Sees und der Lagune).

Ganz dieselben Beobachtungen macht HAAS (1936, S. 60—61) über das Verhalten der *Caelatura*- und *Parreysia*-Arten Afrikas, besonders der *Caelatura choziensis bangweolica* HAAS: Oberflächenskulptur und vergrößertes Gewicht ermöglichen eine bessere Verankerung im dünnen Schlamme des Untergrundes.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die merkwürdigen Schalenausbildungen der Bangweolo-Formen von *V. capillatus* gewisse Analogien zu den HAAS'schen *Caelatura*-Arten aufweisen. Kielbildung und starke Rippung führen eine Aufrauhung der Schalenoberfläche herbei, während die Dickschaligkeit eine Gewichtsvermehrung bedeutet.

DAUTERT (1929, S. 434) stellt für *V. viviparus* L. fest: „In schnell fliessendem und stark bewegtem Wasser wird eine bedeutend dickere Schale gebildet, als in ruhigem Wasser".

Dagegen sagt FRANZ (1928 a, S. 135), daß die Schalendicke der *Paludinen* individuell innerhalb jeder Population variiert und dadurch keine Beziehung zu äußeren Einwirkungen, insbesondere der Wasserbewegung, aufweise.

Da, wie es HAAS (1936, S. 61) zeigte, außer der Wasserbewegung auch die Beschaffenheit des Untergrundes gestaltsmodellierenden Einfluß hat, sind die Hinweise FRANZ's, daß dickschalige Formen in bewegtem und ruhigem Wasser vorkämen, für seine Auslegungen nicht ganz beweisend.

In seinem Literaturbericht (1928 a, S. 16) kommt FRANZ zu dem Ergebnis: „Es wird übereinstimmend angenommen, daß Dickschaligkeit von Paludinen eine Reaktion auf bewegtes Wasser sei . . .'

Da FRANZ wirkliche Reaktionsformen bei Viviparіden nicht anerkennt, im Gegensatz zu GEYER und vielen anderen Autoren, schreibt er (1928 a, S. 135): . . so können die verschiedenen Formen durch Selektionswirkung adaptiv sein".

Bezüglich der Frage der Dickschaligkeit stehe ich den Ausführungen FRANZ's kritisch gegenüber. Was aber andere Veränderungen der Schale, wie Breite oder Schlankheit und breite oder enge Öffnung des Nabels anbetrifft, muß ich seine Anschauung der Regelwidrigkeit des Verhaltens der *Viviparus*-Arten teilen.

FRANZ (1928 a, S. 136) weist darauf hin, daß die Gehäuseformen keine eindeutige Zweckmäßigkeit erkennen lassen. Es kommen schlanke Formen in Flüssen, kuglige in Seen, aber noch schlankere wieder in Seen vor. Da wir feststellen können (in Kapitel II. 4), daß die Formen von *V unicolor* (Flußform) breiter sind als die von *V. capillatus* (Seeform), so ergibt sich ebenfalls ein Zustand, der mit der Annahme divergiert, daß größere Schlankheit für fluß-

bewohnende Arten geeigneter sei. Ebenso ist es mir nicht möglich, das geschilderte Verhalten des Nabels bei *V. capillatus* in irgendeine Regel zu bringen, oder im Sinne der Zweckmäßigkeit zu verstehen.

Selektion physiologischer Eigenschaften scheint sich im Laufe der Entwicklung bezüglich der im Uterus der Weibchen enthaltenen Embryonenzahl (Differenzierung in Fluß- und Seeformen) ausgewirkt zu haben.

Da alle Formen des Bangweolo-Sees, diejenigen der Chifumauli-Lagune ausgenommen, eng genabelt sind [v. FRAUENFELD (1865) gibt weite Nabelung an], betrachte ich sie als:

V capillatus bangweolicus n. subsp. (Abb. 6).

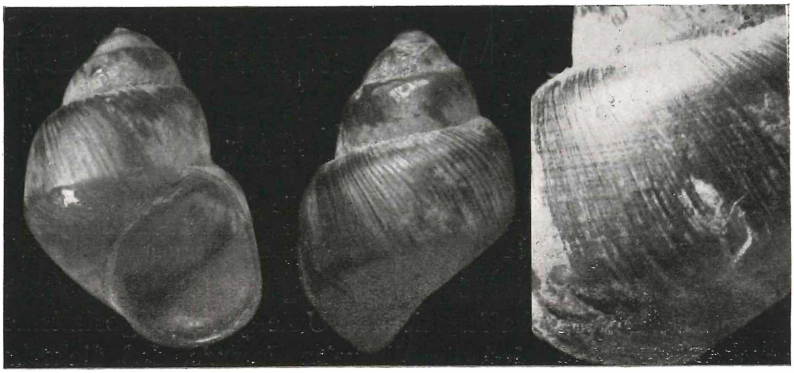


Abb. 6. *Viviparus capillatus bangweolicus* n. subsp. — Bangweolo-See. — Typus (Senck.-Mus. Nr. 12995 a). Vergr. 2×.

Material: Typus (Senck.-Mus. Nr. 12995a), 250 Paratypoide (Senck.-Mus. 12995, 12996, 12997).

Diagnose: Im Gegensatz zu *V. capillatus capillatus* FRAUENFELD sind bei dieser Rasse der Nabel völlig geschlossen, die Schalenoberfläche stark rippig, Kiele gut ausgeprägt und die Mündung gewinkelt.

Beschreibung: Schale kegelig, ziemlich dickwandig, Schulter und peripherer Kiel meist gut ausgeprägt, die Mündung deshalb winkelig mit einem Ausguß an der Basis. Behaarung der Schale wie bei *V. capillatus capillatus* FRAUENFELD. Die Farbe des Gehäuses wechselt je nach der Beschaffenheit des Untergrundes. Mundsaum schwarz, Mündung innen mit weißlichem Seidenglanz.

Beziehungen: Dem *V capillatus capillatus* FRAUENFELD eng verwandt. Gewisse Beziehungen bestehen aber auch zu *V aethiops* REEVE, weshalb dieser als Subspecies von *V capillatus* anzusehen ist: *V. capillatus aethiops* REEVE. Der Nominatform am nächsten kom-

men die Exemplare der Chifumauli-Lagune, die deshalb nicht zur n. subsp. gerechnet werden.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare konnten nur rein nach dem Schalencharakter als zu *V capillatus* FRAUENFELD gehörig bestimmt werden, da von der Anatomie der Typus-Exemplare FRAUENFELD's nichts bekannt ist. Alle Formen des Bangweolo-Sees weisen gleiche anatomische Eigenschaften auf. Sollten die Exemplare des Nyassa-Sees (Locus typicus FRAUENFELD's) anatomische Besonderheiten aufweisen, so müßten die Bangweolo-Formen als selbständige Art abgetrennt werden.

Weiterhin haben wir gesehen, daß es keine zwei Phasen von *V. capillatus* FRAUENFELD, eine „behaarte" und eine „unbehaarte", geben kann.

Alle Gehäuse von *V capillatus* sind am Apex mehr oder weniger korrodiert, im Gegensatz zu *V unicolor.* Ich nehme an, daß der Bangweolo-See säurereich ist. Verletzungen des Periostrakums ermöglichten dem säurehaltigen Wasser die tieferliegenden Kalkschichten anzugreifen.

Die Farbe der Schalen erscheint dem Untergrund angepaßt: auf schlickigem Untergrund meist olivengrün, auf reinem Sandboden gelb bis rötlich-gelb.

Es ist bei *V capillatus* FRAUENFELD ein Polymorphismus zu beobachten, wie er auch *V unicolor* OLIVIER zukommt. Beide, *V capillatus* und *V. unicolor* haben ihre Formenkreise. Inwieweit diese aber genetisch zusammenhängen ist durch einfache Vergleichung der Schalen nicht zu entscheiden. Grobe Unterschiede zwischen beiden Arten sind folgende:

V capillatus: Ziemlich dickschalig, Spiral- und Querriefen wie für die *Bellamya*-Schale von JOUSSEAUME beschrieben. Mundsaum schwarz. Adulte Exemplare bilden noch Haare.

V unicolor: Schale dünner und relativ breiter als bei *V. capillatus*; die für *capillatus* charakteristische Riefung nur auf den älteren Windungen ausgeprägt; Mundsaum nicht schwarz; bei erwachsenen Exemplaren werden keine Haare mehr gebildet.

3. Die embryonalen Gehäuse.

Die Embryonalschalen afrikanischer, indischer, javanischer und chinesischer Viviparidae besitzen weitgehende Übereinstimmung in der Schalenform, deren Struktur, Skulptur und Farbe. Feine Unterschiede, Behaarung, Kielbildung, Schulterung der Umgänge der afrikanischen Arten weisen auf genotypische Verschiedenheiten hin. Alle von mir untersuchten aethiopischen und asiatischen Arten waren völlig einfarbig, ohne irgendwelche Bänderung.

V. capillatus und *V aethiops* sind von *V unicolor* schärfer zu trennen als voneinander.

Besonders interessant ist es, daß eine gebänderte Art wie *V. bengalensis* (mit 12 bis mehr dunklen Bändern) ebenfalls vollkommen unicolore Embryonen aufweist und so mit den anderen asiatischen Formen in absolute Nähe der aethiopischen Arten rückt. Die Embryonen der europäischen, gebänderten Arten haben dieselbe Bänderung wie die erwachsenen Exemplare.

Dieser Unterschied, hier gebänderte, dort einfarbige Embryonen von Formen mit Bändern, deutet ganz augenscheinlich auf größere phyletische Unterschiede hin. FRANZ (1932, S. 11) bezeichnet in Übereinstimmung mit PRASHAD (1928 a) eine höhere Bänderzahl als drei, als Zeichen größeren phyletischen Abstandes und uniforme Färbung nicht als wichtigen Unterschied von gebänderten Formen.

Die Embryonen der asiatischen und aethiopischen Arten, also solche gebänderter (hohe Bänderzahl) und ungebänderter Formen lassen jedoch sehr enge verwandtschaftliche Beziehungen erkennen.

Die Erscheinungen, die diese äußerlich verschiedenen Arten zweier Erdteile von den Europäern unterscheiden, sind in jedem Fall dieselben. Man kann also nicht sagen, daß lediglich eine höhere Bänderzahl als 3 auf phyletische Verschiedenheiten hinweist

Will man schon eine derartige Diagnose stellen, so müßte es heißen: eine höhere Bänderzahl als 3 oder uniforme Färbung deuten auf größeren phyletischen Abstand von den dreibändrigen Formen hin. Dreibändrig sind die europäischen Arten. Sie nehmen also eine gewisse Sonderstellung innerhalb der Gattung *Viviparus* ein. Asiatische und afrikanische Arten sind dagegen eng verwandt.

4. Morphometrische Untersuchungen über artspezifische Formveränderungen der Gehäuse während ihres Wachstums.

Während des Wachstums der Schneckenschale tritt durch dimensionale Verschiebungen eine Änderung der Form ein. Bei unseren Arten nimmt die Schalenhöhe während des Wachstums schneller zu als die Schalenbreite. Der Höhen-Breitenindex wird also bei jungen Exemplaren niedriger sein als bei älteren. FRANZ (1928 a und b, 1932) schreibt in diesem Zusammenhang von einer „Altersschlankheit" Er benutzt diese Wachtumsveränderungen, um einzelne Arten zu trennen, ohne indessen von „artcharakteristischen Wachstumsänderungen" zu sprechen. Die Arbeiten von LANG (1908), HANIEL (1921), ZIMMERMANN (1925) u. a., sowie Beobachtungen und Messungen an Muschelschalen (s. HAAS, 1933, S. 409) beweisen, daß an der Richtigkeit und Berechtigung derartiger Methoden nicht mehr zu zweifeln ist.

Hier soll nun versucht werden, durch morphometrische Untersuchungen Klarheit in die Beziehungen zu bringen, die zwischen *V. capillatus* und *V unicolor* bestehen.

Es standen mir eine *V unicolor*-Population aus dem Nil (110 Exemplare) und verschiedene *V. capillatus*-Populationen aus dem Bangweolo-See (bis zu je etwa 110 Exemplaren) zur Verfügung.

Vergleicht man die Tabellen 1 und 2 (S. 190 u. 191), so findet man, daß bei *V unicolor* (Tab. 1) der H:B-Index bei wachsender Schalenhöhe nicht so schnell an Größe zunimmt wie bei *V. capillatus* (Tab. 2); sogar sehr junge Exemplare lassen dies deutlich erkennen. Ganz augenscheinlich werden diese Umstände von einer Schalenhöhe von etwa 15 mm ab. Bei *V unicolor* schwankt der Index von diesem Punkte ab immer noch zwischen 1.20 und 1.30 bis 1.35, während bei *V capillatus* nur verschwindend wenige Exemplare (in unserem Falle nur 5) unter 1.30 liegen. Bei Gegenüberstellung dieser beiden Tabellen läßt sich also schon feststellen, daß die durchschnittlichen Indices für die beiden Populationen nicht dieselben sein können.

Unregelmäßigkeiten, die ein gleichmäßiges, harmonisches Ansteigen der Indices bei wachsender Schalenhöhe verhindern, sind auf die Variabilität der Individuen zurückzukühren: für dieselbe Höhe verschiedene Breiten oder umgekehrt. Diese Variabilität stört jedoch keineswegs die Beurteilung des Mittelwertes der Gesamtpopulation.

Die Tabellen 1a und 2a (S. 190 u. 191) zeigen, daß der mittlere H:B-Index für *V. unicolor* zwischen 1.26 und 1.30 liegt, während dieser für *V capillatus* zwischen 1.36 und 1.40 festzustellen ist. Aus den Tabellen 1 und 2 erhalten wir als Mittelwerte der H:B-Indices, wenn die Fälle unter 10 mm Höhe unberücksichtigt bleiben, für *V. unicolor* 1.2579 = 1.26 und für *V. capillatus* 1.37242 = 1.37.

Unsere Diagramme (Abb. 7) verdeutlichen die ungefähre Lage der Mittelwerte der H:B-Verhältnisse. Die Stellen niederer Frequenz sind als von jungen oder alten Tieren verursacht zu betrachten. Das stärkere Abfallen der Kurve rechts vom Scheitelpunkt bedeutet also, daß nur wenige Exemplare mit großer „Altersschlankheit" vorhanden sind.

Ich erachte es nicht als erforderlich festzustellen, ob die Kurven statistisch real sind, da es sich in unserem Falle nicht um die Darstellung der Variabilität irgendeines bestimmten Merkmales handelt, sondern verschiedene Faktoren den Verlauf der Kurven (Wachstumskurven — nicht durch dasselbe Individuum veranschaulicht) beeinflussen.

Interessant erscheint es noch, daß auch die Mittelwerte der kleinen und nicht so harmonisch zusammengesetzten Populationen von *V capillatus* (Pop. A und C, 94 und 96 Exempl.) mit dem Mittelwert der *V. capillatus*-Population (Pop. B) zusammenfallen (Abb. 7). Ich hatte noch Gelegenheit eine kleinere Anzahl Exemplare von *V aethiops* (25 Stück) aus dem Chambezi und *V. rubicundus* (51 Stück) aus dem Albert-See zu messen (vergl. Abb. 7). Bei dem geringen Material möchte ich hier nicht zu irgendwelchen sicheren Schlüssen neigen. Immerhin ist es wahrscheinlich, daß der Scheitelpunkt der *V. aethiops*-Kurve mit den Maxima der *V capillatus*-Kurven zusammenfällt. Das Maximum der *V rubicundus*-Kurve korrespondiert mit dem von *V.*

Tabelle 1. *V. unicolor* aus dem Nil bei Kairo.

	Höhe in mm	Breite in mm	H:B		Höhe in mm	Breite in mm	H:B		Höhe in mm	Breite in mm	H:B
1.	9.8	8.7	1.13	36.	15.7	12.8	1.24	75.	18.6	14.5	1.28
2.	9.8	9.1	1.08	37.	15.8	12.5	1.26	76.	18.6	14.8	1.26
3.	9.9	9.1	1.09	38.	16.0	12.5	1.28	77.	18.7	14.3	1.31
				39.	16.0	13.3	1.22	78.	18.7	14.4	1.30
4.	10.0	8.5	1.18	40.	16.2	12.8	1.27	79.	18.7	14.5	1.29
5.	10.2	9.1	1.12	41.	16.3	12.6	1.29	80.	18.8	15.3	1.23
6.	10.8	9.6	1 13	42.	16.4	12.9	1.27				
				43.	16.5	12.8	1.29	81.	19.0	15.0	1.27
7.	11.0	9.9	1.11	44.	16.5	13.1	1.26	82.	19.0	15.0	1.27
8.	11.0	10.0	1.10	45.	16.7	12.5	1.34	83.	19.0	15.0	1.27
9.	11.0	10.0	1.10	46.	16.7	13.4	1.25	84.	19.1	15.0	1.27
				47.	16.8	13.9	1.21	85.	19.4	13.9	1.40
10.	11.1	9.6	1.16	48.	16.9	13.5	1.25	86.	19.4	14.8	1.31
11.	11.4	9.7	1.18	49.	16.9	13.5	1.25	87.	19.5	15.0	1.30
12.	11.5	9.8	1.17					88.	19.9	15.6	1.28
13.	11.9	10.5	1.13	50.	17.0	13.7	1.24				
				51.	17.1	12.7	1.34	89.	20.0	14.8	1.35
14.	12.0	10.6	1.13	52.	17.2	13.3	1.29	90.	20.0	15.0	1.33
15.	12.0	10.6	1.13	53.	17.3	13.6	1.27	91.	20.0	15.8	1.27
16.	12.1	10.0	1.21	54.	17.3	13.6	1.27	92.	20.0	16.0	1.25
17.	12.5	10.5	1.19	55.	17.5	13.2	1.33	93.	20.2	15.6	1.29
				56.	17.5	13.3	1.32	94.	20.2	15.9	1.27
18.	13.0	11.0	1.18	57.	17.5	14.2	1.23	95.	20.3	15.0	1.35
19.	13.0	11.0	1.18	58.	17.6	14.2	1.24	96.	20.4	15.8	1.29
20.	13.0	11.6	1.12	59.	17.7	13.4	1.32	97.	20.5	14.9	1.38
21.	13.1	11.3	1.16	60.	17.7	14.9	1.19	98.	20.5	15.5	1.32
22.	13.7	12.0	1.14	61.	17.8	14.0	1.27	99.	20.6	14.8	1.39
23.	13.9	12.3	1.13					100.	20.6	15.4	1.34
				62.	18.0	13.7	1.31	101.	20.8	16.7	1.25
24.	14.0	11.7	1.20	63.	18.0	14.0	1.29	102.	20.8	16.7	1.25
25.	14.6	11.9	1.23	64.	18.0	14.2	1.27				
26.	14.6	11.9	1.23	65.	18.0	15.0	1.20	103.	21.0	15.8	1.33
27.	15.0	12.0	1.25	66.	18.1	13.0	1 39	104.	21.4	15.6	1.37
28.	15.0	12.0	1.25	67.	18.1	14.5	1.25	105.	21.4	15.9	1.35
29.	15.0	12.3	1.21	68.	18.3	14.8	1.24	106.	21.4	16.1	1.33
30.	15.0	12.6	1.19	69.	18.4	14.7	1.25	107.	21.5	16.1	1.34
31.	15.1	12.0	1.26	70.	18.5	13.7	1.35				
32.	15.1	12.4	1.22	71.	18.5	14.1	1.31	108.	22.1	16.1	1.37
33.	15.4	12.0	1.28	72.	18.5	14.3	1.29	109.	22.6	17.5	1.29
34.	15.5	12.6	1.23	73.	18.5	14.6	1.27				
35.	15.5	13.0	1.19	74.	18.5	14.9	1.24	110.	23.5	16.5	1.42

Mittelwert der H:B-Indices von Nr. 4 bis Nr. 110 = 134.51:107 = 1.2579 = 1.26

Tabelle 1a. *V. unicolor* aus dem Nil bei Kairo.

Indices	Anzahl der Exemplare	Prozent
1.05 — 1.10	4	3.5
1.11 — 1.15	10	9.1
1.16 — 1.20	13	11.8
1.21 — 1.25	25	22.7
1.26 — 1.30	32	29.1
1.31 — 1.35	19	17.5
1.36 — 1.40	6	5.5
1.41 — 1.45	1	0.9
	110	

Tabelle 2. *V capillatus,* Population B,
Nordende des Bangweolo-Sees, Insel Misangwa.

	Höhe in mm	Breite in mm	H:B		Höhe in mm	Breite in mm	H:B		Höhe in mm	Breite in mm	H:B
1.	7.4	7.0	1.06	37.	17.1	12.4	1.38	73.	20.1	14.1	1.43
2.	7.8	7.4	1.05	38.	17.2	12.6	1.37	74.	20.3	14.9	1.36
3.	8.3	7.0	1.19	39.	17.2	13.0	1.32	75.	20.4	15.0	1.36
4.	9.0	7.5	1.20	40.	17.2	13.0	1.32	76.	20.5	14.6	1.40
5.	9.0	8.0	1.13	41.	17.3	12.7	1.36	77.	20.5	14.8	1.39
6.	9.2	8.0	1.15	42.	17.3	13.0	1.33	78.	20.6	14.9	1.38
7.	9.4	8.3	1.13	43.	17.5	12.5	1.40	79.	20.7	14.2	1.46
8.	9.7	8.3	1.17	44.	17.5	13.3	1.32	80.	20.8	15.2	1.37
9.	10.7	9.2	1.16	45.	17.6	12.5	1.41	81.	20.9	14.5	1.44
10.	11.0	9.2	1.20	46.	17.8	12.8	1.39	82.	21.0	14.6	1.44
11.	11.7	9.3	1.23	47.	17.8	13.4	1.33	83.	21.0	14.9	1.41
12.	11.8	9.4	1.27	48.	18.0	13.3	1.35	84.	21.0	16.3	1.29
13.	12.1	10.0	1.21	49.	18.0	13.3	1.35	85.	21.1	14.5	1.46
14.	12.3	10.0	1.23	50.	18.2	13.5	1.35	86.	21.1	14.9	1.42
15.	13.0	11.0	1.18	51.	18.2	13.6	1.34	87.	21.4	15.2	1.41
16.	13.4	10.5	1.28	52.	18.2	13.8	1.32	88.	21.5	15.1	1.44
17.	13.8	11.4	1.21	53.	18.3	13.2	1.39	89.	21.6	15.2	1.42
18.	13.9	11.2	1.24	54.	18.5	13.3	1.39	90.	22.0	15.0	1.47
19.	14.0	11.2	1.25	55.	18.5	13.8	1.34	91.	22.0	15.0	1.47
20.	14.2	10.9	1.30	56.	18.7	13.0	1.44	92.	22.0	15.5	1.42
21.	14.4	10.8	1.33	57.	18.8	13.2	1.42	93.	22.5	15.9	1.42
22.	14.4	11.8	1.22	58.	19.0	13.6	1.40	94.	22.8	15.8	1.44
23.	15.0	11.5	1.30	59.	19.0	13.8	1.38	95.	22.8	15.8	1.44
24.	15.1	11.8	1.28	60.	19.0	14.0	1.36	96.	22.8	16.0	1.42
25.	15.2	11.0	1.38	61.	19.3	13.9	1.39	97.	22.9	16.7	1.37
26.	15.2	11.9	1.28	62.	19.6	14.5	1.35	98.	23.0	16.0	1.44
27.	15.4	11.6	1.33	63.	19.6	14.5	1.35	99.	23.0	16.4	1.41
28.	15.5	12.3	1.26	64.	19.9	14.6	1.36	100.	23.2	17.2	1.35
29.	15.7	11.5	1.37	65.	20.0	13.7	1.46	101.	23.3	15.6	1.49
30.	15.8	12.2	1.30	66.	20.0	14.0	1.43	102.	23.3	15.7	1.48
31.	16.0	11.6	1.38	67.	20.0	14.2	1.41	103.	24.4	16.7	1.46
32.	16.2	12.0	1.35	68.	20.0	14.3	1.40	104.	24.4	17.0	1.44
33.	16.5	12.8	1.29	69.	20.0	14.4	1.39	105.	24.5	17.0	1.44
34.	16.8	12.4	1.36	70.	20.0	14.9	1.34	106.	25.0	17.9	1.40
35.	16.9	12.8	1.32	71.	20.0	14.9	1.34				
36.	16.9	13.0	1.30	72.	20.0	15.0	1.33	107.	27.8	18.2	1.53

Mittelwert der H:B-Indices von Nr. 9 bis Nr. 107 = 135.87 : 99 = 1.3724 = 1.37

Tabelle 2a. *V. capillatus*-Population B.

Indices	Anzahl der Exemplare	Prozent
1.05 — 1.10	2	1.9
1.11 — 1.15	3	2.8
1.16 — 1.20	6	5.5
1.21 — 1.25	7	6.5
1.26 — 1.30	11	10.3
1.31 — 1.35	21	19 6
1.36 — 1.40	26	24.3
1.44 — 1.45	22	20.6
1.46 — 1.50	8	7.5
1.51 — 1.55	1	0 9
	107	

unicolor. Meine schon S. 186 geäußerte Annahme, daß es sich bei *V. aethiops* um eine selbständige Art oder eine Mutante von *V. capillatus* handele, erscheint also gerechtfertigt.

Die Gleichheit der Mittelwerte von *V. unicolor* und *V. rubicundus* könnte die Richtigkeit der Behauptung einzelner Autoren (PRASHAD 1928 a, S. 181), daß es sich bei letzterer nur um eine Form von *V. unicolor* handele, beweisen.

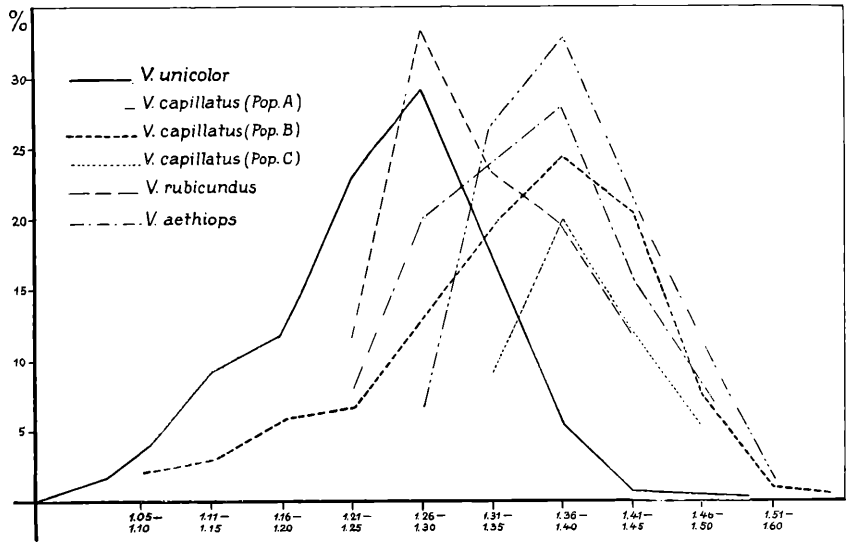


Abb. 7. Variabilität verschiedener Populationen von *V. unicolor* OLIVIER und *V. capillatus* FRAUENFELD.

Die Gegenüberstellung der *V unicolor*-Population und der *V. capillatus*-Population B, die ideal zusammengesetzt sind, zeigt uns einen deutlichen und charakteristischen Unterschied bezüglich der Modi des Schalenwachstums und dessen Variabilität. Es muß sich hier also, obwohl eine gewisse Transgression vorhanden ist, um zwei bestimmt voneinander zu trennende Rassen, wenn nicht gar Arten handeln.

Ich neige zu der Ansicht, daß sich wohl im Laufe langer Epochen *V. capillatus* aus *V unicolor* entwickelt haben kann, daß er diesem heute aber ferner steht als z. B. dem *V. duponti*.

Inwieweit man hier die modernen Anschauungen RENSCH's (1926 und 1934) über Rassenkreise anwenden, oder an Formenketten im Sinne P. & F. SARASIN's (1898-99) denken kann, bedarf einer Untersuchung an großem Material aller in Frage kommender Arten. Es könnte durchaus der Fall sein, im Gegensatz zu der Anschauung GERMAIN's (1920)[3]), daß die Verbreitungsge-

[3]) GERMAIN kennzeichnet die Verbreitungsgebiete von *V duponti* und *V unicolor* als scharf von einander getrennt, während diejenigen von *V capillatus* und *V. unicolor* sich überschneiden sollen.

biete von *V unicolor* und *V. duponti* inniger zusammenhängen als die von *V. capillatus* und *V. unicolor*.

Ergebnis dieser Tatsache wäre, daß eben die Mutante oder Rasse *V. capillatus* an der Stelle, wo sie mit der Ursprungsform *V unicolor* zusammentrifft, nicht mehr von dieser zu unterscheiden ist.

Auf Grund meiner bisherigen Ergebnisse sei festgestellt, daß es sich bei *V capillatus* und *V unicolor* zumindest um zwei vollkommen berechtigte Rassen handelt, die vielleicht als Arten anzusprechen sind, und daß *V aethiops*, der bisher als Form von *V. unicolor* betrachtet wurde, sich eng an *V. capillatus* anschließt.

Die bei Beobachtung der Embryonalschalen angestellten Vermutungen werden also durch morphometrische Behandlung der adulten Gehäuse bestätigt und klar definiert.

B III. Morphologische und ökologische Untersuchungen.

1. Die Weichkörper von *V unicolor* Olivier und *V capillatus* Frauenfeld

Der Weichkörper der afrikanischen Viviparidenbesitzt im ganzen betrachtet Ähnlichkeit mit dem der europäischen Arten, größere Verwandtschaft aber mit dem asiatischer Formen. Bei dem lebenden *V. unicolor* sind die aus der Schale herausragenden Teile von blaß-blaugrauer, oft auch rötlich-violetter Farbe. Gelbe Pigmentgranula sind neben zahlreichen dunklen über diese Organe verteilt. Erstere treten jedoch nicht so stark in Erscheinung wie bei *V viviparus*. Die Gesamtfärbung ist heller als bei den europäischen Arten; bei dem indischen *V. bengalensis* nach Annandale & Sewell (1921, S. 217) ebenfalls.

Beide Pigmentarten waren immer in verschiedenen Zellen abgelagert (Lebendbeobachtung). Die Granula waren um den Nucleus gruppiert; die gelben in dauernder intensiver Bewegung (Plasmaströmung oder Molekularbewegung?). Nach Zusatz von Methylgrün mit etwas Essigsäure zogen sich die gelben Granula enger um den Nucleus zusammen.

Das dunkle Pigment ist in der Außenhaut des Eingeweidesackes so zahlreich, daß bei Schnittpräparaten Zellgrenzen nicht aufzufinden sind. Leydig (1850, S. 138 und 151) und Kessel (1933, S. 167) berichten über ähnliche Verhältnisse bei *V viviparus*. Nach Kessel bestehen die gelben Pigmentgranula bei *V. viviparus* aus Guanin.

Mit Säuren und Alkalien gelang es ihm die gelben Granula ohne Gasentwicklung aufzulösen. Bei *V unicolor* konnte ich weder mit Säure noch mit Alkohol-Äther eine Auflösung der Pigmentkörner erzielen, bei Behandlung mit KOH jedoch verschwanden diese.

1. 11. 37.

Die dunklen Granula zeigten bei allen Behandlungsarten keinerlei Veränderungen. KESSEL erwähnt diese nicht; auch die Bewegung der gelben Granula scheint ihm entgangen zu sein. Letztere, die nur in dem Licht ausgesetzten Körperteilen auftreten, sind schon bei den „ungeborenen" Embryonen dort abgelagert.

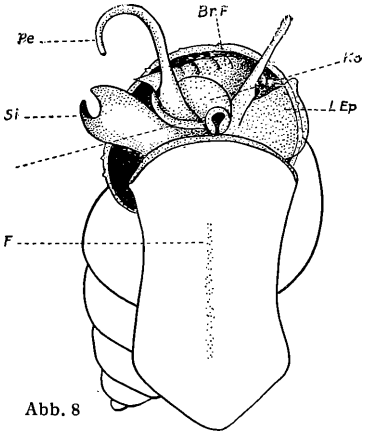


Abb. 8

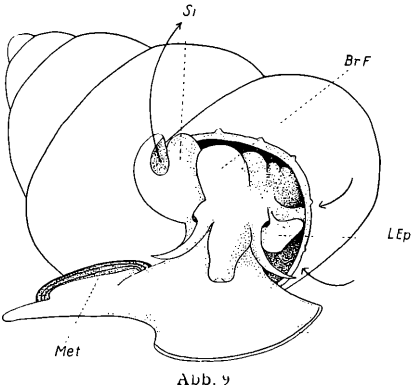


Abb. 9

Abb. 8. *V. unicolor* OLIVIER, Männchen.
BR. F. = Branchialfalte; F. = Fuß; K. = schmaler Hautlappen, der vom Anfang der Branchialfalte einen „dachrinnenartigen Kanal" bis unter die Schnauze bildet; KO. = Kopf; L. EP. = linker Epipodiallappen; PE. = der zum Penis umgewandelte rechte Tentakel; Si = Sipho (rechter Epipodiallappen).

Abb. 9. *V. unicolor* OLIVIER, Weibchen.
SI. = Sipho; BR. F = Branchialfalte; L. EP. = linkes Epipodium; LDR. = Lippendrüse; MET. = Metapodium mit Operculum. Die Pfeile zeigen die Strömungsrichtung des Atemwassers.

Beim ♂ ist der rechte Fühler wie bei allen Viviparіden zu einem Begattungsorgan umgebildet (Abb. 8, P E). Rechts und links vom Kopfe sind Epipodiallappen entwickelt (Abb. 8, 9, LEP und SI); der rechte ist zu einer Art Sipho umgebildet und dient als Ausströmungsöffnung des Atemwassers aus der Mantelhöhle, ist aber an seiner Oberseite offen. Der linke Epipodiallappen ist von dreieckiger Gestalt und kann ausgedehnt und kontrahiert werden. An den Sipho anschließend beginnt am Grunde des rechten Fühlers eine hohe Falte: die Branchialfalte (Abb. 8, 9, BR F.). Es ist dies der „Kamm", den THIELE (1929, I.) erwähnt. Sie verläuft am Boden der Mantelhöhle, jene in zwei ungefähr gleiche Teile scheidend, nach rückwärts und endet nächst dem Pericard. Eine kleinere Falte begleitet sie auf der rechten Seite, sodaß eine Rinne entsteht. Als Verlängerung der „Faltenrinne" nach vorn tritt ein kleiner Hautlappen auf, der unter dem rechten Fühler hindurch bis an die Verwachsungsstelle von Schnauze und Fuß reicht. Er steht mit

seinem freien Ende etwas nach oben gerichtet vom Körper ab und bildet so einen „dachrinnenartigen" Kanal (Abb. 8, K).

ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 219) schildern diesen „Kanal" auch für *V. bengalensis*, behaupten jedoch, er würde in den Siphonallappen übergehen, was nicht der Fall ist. *V. viviparus* besitzt eine solche Bildung ebenfalls, doch konnte ich weder in den Arbeiten von LEYDIG (1850), SPEYER (1855) noch denen anderer bekannter *Viviparus*-Bearbeiter etwas hierüber finden.

Die Branchialfalte selbst ist für *V viviparus* von LEYDIG (1850, S. 178) und SIMROTH (1876, S. 341) beschrieben worden. Beim ♂ verläuft sie auf dem, am Boden der Mantelhöhle nach vorn ziehenden Ausführgang der Geschlechtsprodukte. An der Decke der Mantelhöhle liegt der Hoden, der Ureter und der Enddarm. Links verläuft die Kieme mit ihren zu- und abführenden Gefäßen; vor derselben, parallel zum Mantelrand eine wulstförmige Verdickung von orangegelber Farbe, das Osphradium. Entlang der Kiemenbasis zieht die Hypobranchialdrüse.

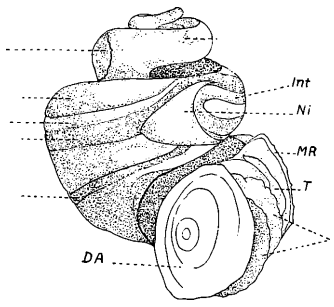


Abb. 10. *V. unicolor* OLIVIER, Männchen ohne Gehäuse.
D.A. = Deckelansatzstelle (Metapodium); F. = Fuß; HO. = Hoden; INT = Mitteldarm; K.G. = Kiemengefäß; LE. = Mitteldarmdrüse; M. = Magen; M.R. = Mantelrand; NI. = Niere; RE. = Rektum; T = rechter Tentakel; UR. = Ureter.

Beim ♀ befindet sich an der Stelle des Hodens der Uterus, meist mit Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien gefüllt; die anderen Organe folgen in derselben Reihenfolge wie beim ♂ Abb. 10 zeigt uns ein ♂ von *V unicolor* von außen betrachtet. Bau und Lage der Niere, Darmverlauf und Herz mit Blutkreislauf entsprechen den von ANNANDALE & SEWELL (1921) für *V. bengalensis* geschilderten Verhältnissen und zeigen Ähnlichkeit mit den entsprechenden Organen von *V. viviparus*.

2. Beobachtungen an dem lebenden *V unicolor* OLIVIER.

a) Die Richtung des Atemwasserstromes.

In der Literatur herrscht Unklarheit über die Richtung des Atemwasserstromes. Obwohl ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 222) für *V bengalensis* angeben: „. . the syphon is exhalent and not inhalent . . .", sagt PRASHAD (1928 a) das Gegenteil. Auch SIMROTH (1876, S. 349) spricht von dem Sipho als dem „Eingang zur eigentlichen Kiemenhöhle". Sogar EHRMANN (1933, S. 201) schreibt, daß der rechte Nackenlappen der Wasserzufuhr zur Kieme diene.

Versuche mit Karminpulver ergaben:

Das Atemwasser strömt auf der linken Seite ein, am Hinterende des Atemraumes über die dort niedrige

Branchialfalte in die rechte Kammer und durch den Sipho nach außen (Abb. 9).

Dieser Strömungsweg (bei allen Viviparidenderselbe) ist verständlich, da das Osphradium ja an der linken Seite der Mantelhöhle liegt.

Der hier erwähnte Sipho ist nicht mit dem der Meeresprosobranchier zu verwechseln.

b) Die Mechanik des Zustandekommens eines gerichteten Atemwasserstromes.

Bei weit aus dem Gehäuse hervorgestreckten Tieren, oder bei solchen, deren Mantel auf der linken Seite abgelöst und nach rechts hinübergeschlagen wurde, konnte ich mit Karminpulver die Richtung des Wimperschlages analysieren. Alle Karminkörnchen, die innerhalb der Mantelhöhle durch ihre Schwere und die Abnahme der Wassergeschwindigkeit zu Boden sinken, werden auf der linken Seite entgegen dem Wasserstrom kopfwärts und nach außen gewimpert; auf der rechten Seite des Branchialraumes dagegen wandern sie an den meisten Stellen nach rückwärts und werden dort in die Faltenrinne gestrudelt, die hier kleine transversale Fältchen zeigt. Nach einiger Zeit sieht man dann einen starken Schleimfaden mit den Karminteilchen beladen aus der Faltenrinne, zwischen Sipho und rechtem Tentakel, austreten. Dieser Faden sinkt nicht sogleich zu Boden, sondern gelangt in der von mir mit einem „dachrinnenartigen Kanal" verglichenen Falte bis unter die Schnauze.

Bei *V. unicolor* ist der Boden der Atemhöhle völlig bewimpert, sogar Kopf und Tentakeln sind mit Cilien bedeckt. Die Decke dieses Raumes wimpert nur auf ihrer linken Seite, wo sich die Kieme mit ihren Blättchen befindet. Ob deren Cilien aber kopfwärts oder rückwärts schlagen, konnte ich nicht klar entscheiden, da am unverletzten Tier ein Einblick dorthin nicht möglich ist. Ich glaube aber mit Sicherheit annehmen zu dürfen, daß jene Cilien nach rückwärts schlagen.

Am Boden nach vorwärts und an der Decke nach rückwärts schlagende Wimpern rufen einen Sog hervor, der das Wasser in die linke Branchialkammer einströmen läßt. Durch die nach vorn gerichtete starke Wimperung der Faltenrinne und des Sipho's entsteht ein zweiter Sog, der das Wasser von der linken Kammer über das Ende der Branchialfalte in die rechte Kammer zieht.

Wichtig für das Zustandekommen dieses gerichteten Wasserstromes ist außer der Wimperung das Vorhandensein der Branchialfalte, welche die ganze Atemhöhle gewissermaßen in zwei Kammern teilt. Durch diese Einrichtungen wird erreicht, daß das Atemwasser der nach rückwärts verlaufenden Kieme entlanggeführt wird und letztere voll in Funktion treten kann.

c) Über die Funktion der Branchialfalte.

Cuvier (1817, S. 6) schrieb der Branchialfalte respiratorische Tätigkeit zu. Eingehender beschäftigten sich Simroth (1896, S. 167 und 1876, S. 341), Ihering und Bouvier hiermit. Alle Autoren dachten an Beziehungen zu Kieme oder Genitalapparat. Nach Moore (1901, S. 470) dient bei *Neothauma tanganyikense* Smith die Branchialfalte zum Schutz der Kieme gegen Verletzung durch den gefüllten Uterus. Diese Ansicht ist unrichtig, da beim ♂ auch eine Branchialfalte vorhanden ist. Annandale & Sewell stimmen Cuvier's Auslegung zu. (s. o.).

Ich halte es für ausgeschlossen, trotz der Nähe der Aorta cephalica, daß hier ein stärkerer Gasaustausch als an anderen Körperstellen möglich sein solle. Die Branchialfalte besitzt ganze Zonen von Schleimzellen, deren Secrete sich mit Mucikarmin und Hämatoxylin-Delafield intensiv färben. Bei den im Aquarium gehaltenen Schnecken war der austretende Schleimfaden (s. S. 196) von zahlreichen Diatomeen grün gefärbt. Mit dem Atemwasserstrom in die Mantelhöhle gelangt, waren diese dort abgesunken und wurden so wieder herausgeschafft. Durch den „dachrinnenartigen Kanal" (Abb. 8, K.) gelangt der Schleimfaden zum Munde. Liegt es nun nicht nahe, zu vermuten, daß der Faden mit den Algen gefressen werden könnte? Der untersuchte Darm zeigte als Inhalt Diatomeen. Der Mitteldarm, hinter dem Magen, enthielt neben noch lebenden, zahlreiche leere Gehäuse, deren Inhalt also schon verdaut war. Wären die Algen vom Boden aufgenommen worden, so hätten auch viele Sandkörnchen im Darm vorhanden sein müssen, was nicht der Fall war.

Es besteht also die Tatsache, daß Algen oder Detrituspartikelchen in der Faltenrinne gesammelt und verschleimt und bis unter die Mundöffnung transportiert werden. Aus den Darmuntersuchungen geht hervor, daß die Schnecken diesen mit Nahrung beladenen Schleimfaden fressen; den Freßakt jedoch konnte ich nicht beobachten.

Nach Hirasaka (1927) und Eschrich (1931) dienen bei *Nucula* und *Cultellus pellucidus* die Vela zur Weiterleitung von Nahrungsteilchen, die durch den Atemstrom in die Mantelhöhle gelangt sind, zur Mundöffnung. Bei Muscheln spielen sich also analoge Vorgänge ab.

d) Parasiten.

In dem lebenden *V. unicolor* fand ich in jedem Falle eine große Anzahl encystierter Trematoden-Stadien, die ich als solche von Echinostomiden bestimmen konnte. Die Cysten saßen besonders in der Gegend des Herzens, innerhalb des Pericards und am Herz selbst. Mitteldarmdrüse, Genitalorgane, Mantelrand und Kopf wurden nicht verschont. Im Enddarm von *V unicolor* lebt der Ciliat *Paranoplophrya vivipari* Rohrbach, im Receptaculum seminis von *V. viviparus* L. in einigen Fällen zahlreiche Spirochaeten. Auch die asiatischen Formen enthielten Unmengen von Cercarien.

3. Die Genitalapparate der aethiopischen Arten.

a) Die männlichen Genitalapparate.

Die afrikanischen *Viviparus*-Arten sind bisher nicht anatomisch untersucht worden. Von den asiatischen Arten wurde lediglich *V. bengalensis* von ANNANDALE & SEWELL (1921) bearbeitet. RAO (1925) untersuchte das Nervensystem, Kiemen und Embryonenzahl asiatischer Formen. Vom ♂ Genitalapparat gibt er an, daß er besondere Differenzierungen zeige. Es soll hier keine Revision der unklaren Systematik der asiatischen Arten angestrebt, sondern eine Nachprüfung der Angaben ANNANDALE & SEWELL's und Neuuntersuchungen vorgenommen werden. Die Angaben F. C. BAKER's (1928) über nordamerikanische Arten werden zum Vergleich herangezogen.

aa). *V unicolor* OLIVIER (Abb. 11).

Der Hoden ist an der Decke der Mantelhöhle befestigt, halbmondförmig, dorso-ventral etwas abgeplattet, aber an allen Seiten abgerundet. Sein Vorderende verjüngt, sein Hinterende verbreitert sich. Er liegt zu äußerst rechts, seine konkave Seite zum Spindelmuskel gerichtet. Links schließt sich der Enddarm an, zieht nach vorn rechts um den Hoden herum und mündet mit einer Papille nach außen. Zwischen Hoden und Enddarm befindet sich der prall mit Flüssigkeit gefüllte Ureter. Die Vasa efferentia, je zwei Hauptkanäle, verschmelzen noch innerhalb der Keimdrüse und bilden das Vas deferens, das in der Nähe des hinteren Hodenendes austritt. Es geht allmählich sich verbreiternd in die Prostata-Drüse über. Diese zieht in der Mitte des Mantelhöhlenbodens nach vorn und findet ihre Fortsetzung im rechten Fühler, dem Penis. Dorsal trägt sie die Branchialfalte. In neuerer Zeit sprechen G. NEUMANN (1928, S. 192) und F. C. BAKER (1928, S. 34) von einem Penis und einer „prostate". Jener Teil des Genitalganges könnte als Penis nur in Frage kommen, wenn er ausstülpbar wäre; sein Inneres ist aber fest mit dem umgebenden Gewebe verwachsen, und es sind weder Pro-noch Retraktoren vorhanden.

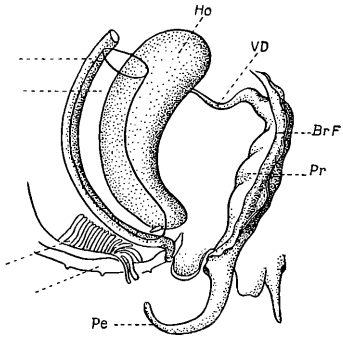


Abb. 11. *V. unicolor* OLIVIER, Männlicher Genitalapparat. HO. = Hoden; V.D. = Vas deferens; PR. = Prostatadrüse; PE. = Penis; R. = Rektum; UR. = Ureter; Mr. = Mantelrand; K = Kieme; BrF = Branchialfalte.

Schon bei den älteren Autoren, die sich mit *V. viviparus* beschäftigten, wie CUVIER (1817), ERLANGER (1891), SIMROTH (1896—1907) und BAUDELOT (1863) finden sich diese Gegensätze. Sie alle sprechen von einer *Vesicula seminalis*, einer Prostata oder einem *Ductus ejaculatoris*. ANNANDALE & SEWELL (1921) schließen sich der Auffassung BAUDELOT's an und sprechen von einer „prostate gland" BAUDELOT (1863) beschreibt das Innere der Prostata von *V. viviparus* als stark gefaltet. Für *V. bengalensis* geben ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 233) eine wesentlich stärkere Faltenbildung an, als ersterer für

V. viviparus, ohne aber auf die funktionelle Tätigkeit näher einzugehen. NEUMANN (1928) schildert eingehend die erwähnte Faltenbildung und die Entstehung verschiedener Secrete im „Penis" [nach meiner Auffassung der Prostata] des *V ceylonicus*. Sie findet die Faltenbildung derartig verstärkt, daß das Lumen kaum noch zu erkennen ist, kann aber das für *V viviparus* charakteristische rote Sekret nicht feststellen. ANNANDALE & SEWELL (1921) und NEUMANN (1928) finden also unabhängig von einander diesen Unterschied in der Art der Faltenbildung des Prostata-Epithels zwischen den europäischen und asiatischen Arten, ersterer für *V bengalensis*, letztere für *V. ceylonicus*.

V unicolor weist in der Faltenbildung und der umgebenden Muskelschicht dieselbe Struktur auf wie *V ceylonicus*. Ein rotes Sekret konnte ich auch bei diesem nicht finden, obwohl mir im Gegensatz zu NEUMANN lebendes Material vorlag.

Die erwähnten Falten sind mit Drüsenzellen vollkommen besetzt; es wird hier ein Sekret produziert, das sowohl als medium fluidum für die Spermamassen, als auch zur Schlüpfrighaltung der Begattungsorgane dienen könnte. Da sich zwischen den starken Faltungen auch erhebliche Spermamassen speichern können, könnte man genau so von einer Vesicula seminalis wie von einer Prostata sprechen. Die Aufgabe dieser Drüse scheint durchaus vielseitig zu sein.

Um keinen neuen Ausdruck prägen zu müssen, halte ich es für richtiger sie als Prostata-Drüse zu bezeichnen. Der Ausdruck Penis ist hierfür unrichtig und deshalb zu verwerfen. Auch BAKER (1928) spricht schon bei den nordamerikanischen Arten von einer Prostata-Drüse.

Die Ausfuhröffnung der Geschlechtsprodukte liegt an der Spitze des bedeutend verlängerten rechten Fühlers. Dieser ist mehr als doppelt so lang wie der linke, normale Tentakel. Ein Umschlagen der empfindlichen Spitze in eine besondere Tasche, wie es bei *V viviparus* und *V subpurpureus* SAY der Fall ist, ist hier nicht möglich.

a b) *V capillatus* FRAUENFELD (Abb. 12, 13).

Die Lage des Hodens ist dieselbe wie bei *V unicolor* (Abb. 12). Das Rectum liegt dem Hoden dicht an, sodaß für den Ureter zwischen beiden kein Platz mehr bleibt. Letzterer erstreckt sich gewissermaßen über Keimdrüse und Enddarm und ist auf der Mittellinie beider Organe festgewachsen. An seiner konvexen Seite hat der Hoden der ganzen Länge nach eine tiefe Einbuchtung (Abb. 13), in der der Enddarm eingebettet liegt. Das vordere Ende des Hodens läuft spitzer zu als bei *V unicolor* Das Hinterende ist entgegen den Verhältnissen bei *V unicolor,* dünn und lappig ausgezogen und durch Bindegewebe mit Mitteldarmdrüse und

Pericard lose verwachsen. Die Aufteilung des Vas deferens im Hoden wie bei *V. unicolor*.

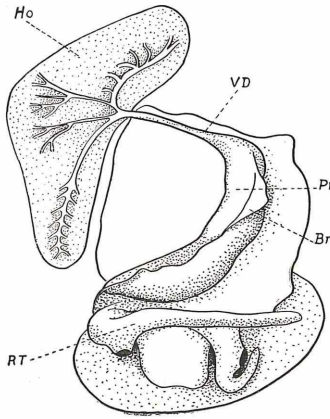


Abb. 12

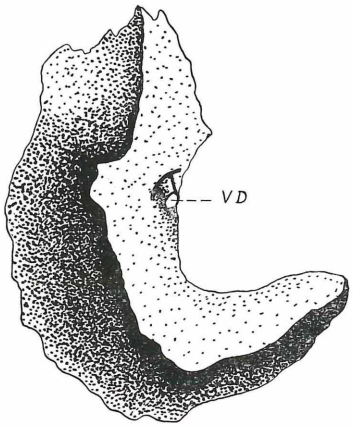


Abb. 13

Abb. 12. *V. capillatus* FRAUENFELD, männlicher Genitalapparat. R. T. = rechter Tentakel in anomaler Lage. Weitere Erläuterung siehe Abb. 11.
Abb. 13. *V. capillatus* FRAUENFELD, Hoden. Ventralseite.

Untersuchte Samenmassen zeigten, daß auch bei *V. unicolor* und *V. capillatus* Spermatozoen-Dimorphismus vorliegt. Es waren keine wesentlichen morphologischen Unterschiede gegenüber den europäischen Arten festzustellen. Die atypischen „oligopyrenen" Spermien von *V. unicolor,* die ich eingehend untersuchen konnte erwiesen sich als völlig apyren; die angewandte FEULGEN-Reaktion zeigte dies einwandfrei. Die hierbei gewonnenen interessanten Ergebnisse sollen an anderer Stelle veröffentlicht werden.

b) Die weiblichen Genitalapparate.

b a) *V. unicolor* OLIVIER. (Abb. 14 und 15 a.)

Der Uterus ist bei Alkohol-Material schon durch die Schale hindurch zu erkennen: die Eier sind durch geronnenes Eiweiß sichtbar geworden (Abb. 15 a). Eier und Embryonen sind in mehreren Reihen über und nebeneinander geschichtet. Der Uterus befindet sich genau an derselben Stelle, an der beim ♂ der Hoden sich erstreckt. Er beginnt am Mantelrand rechts mit einer schmalen, muskulösen Papille, läuft nach rückwärts und geht, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *V. viviparus,* schon an der Grenze zwischen Eingeweidesack und Branchialhöhle in das Receptaculum seminis über (Abb. 14, D. REC.). Dort schnürt er sich etwas ein,

verläuft dann in schmälerer Form, ohne Eier oder Embryonen zu enthalten, als Receptaculum seminis weiter nach rückwärts bis zur Mitte der vorletzten Windung; dort wendet sich das Receptaculum seminis plötzlich nach unten und vorn (Abb. 14, V. REC.)

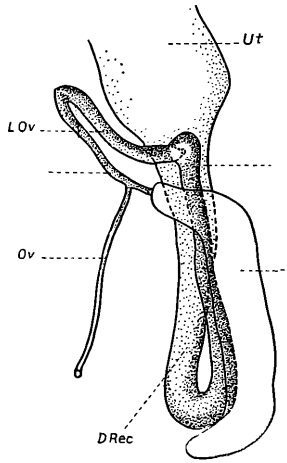


Abb. 14

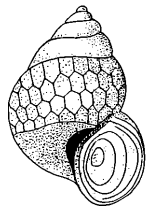


Abb. 15 a

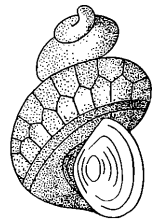


Abb. 15 b

Abb. 14. *V. unicolor* OLIVIER, weiblicher Genitalapparat.
UT. = Uterus; D. REC. = dorsaler Schenkel des Reciptaculum seminis; V. REC. = ventraler Schenkel des Receptaculum seminis; L. OV. = linker Schenkel des Oviduktes; R. OV. = rechter Schenkel des Oviduktes; OV = Ovar; EIDR. = Eiweißdrüse.

Abb. 15a. *V. unicolor* OLIVIER, Weibchen, mit Schale.
Embryonen mehrreihig angeordnet.

b. *V. capillatus* FRAUENFELD, Weibchen, ohne Schale.
Embryonen in zwei Reihen angeordnet.

und zieht, sich weiterhin verschmälernd bis unter das Ende des Uterus. Blasenartig erweitert nimmt es hier den linken Schenkel des Oviductes auf. Dieser mündet papillenartig ein und verläuft dann rechts unter dem Uterus nach vorn, dreht sich schließlich scharf nach rückwärts, einen schmäleren rechten Schenkel bildend. Die Eiweißdrüse ist von länglicher, zungenähnlicher Gestalt und bräunlich-weißer Farbe. Sie liegt links unter und neben dem ventralen Schenkel des Receptaculum seminis, welcher teilweise in sie eingebettet ist (Abb. 14, EIDR.). Mit seinem hinteren Teile grenzt dieses Organ dicht an die Mitteldarmdrüse. Am vorderen Ende der Eiweißdrüse entspringt der rechte Schenkel des Oviductes und nimmt kurz danach das Ovar auf. Letzteres besteht aus einem sehr dünnen und zarten Schlauch von gelblicher Farbe, der sich der Aorta hepatica folgend den Eingeweidesack aufwärts erstreckt, wie bei *V. viviparus*. Des öfteren entspringen dem Ovar kurze Seitenäste, aber ohne Konstanz.

An der Uteruspapille beginnt auf der Ventralseite des Uterus eine stark ausgeprägte doppelte Falte, die beim Übergang zum Receptaculum seminis allmählich verschwindet und in die Faltenbildung desselben übergeht. Diese Falte oder Rinne, die in weniger ausgeprägter Form auch bei *V viviparus* vorhanden ist, dient zum Transport der durch die Uteruspapille empfangenen Samenmassen nach rückwärts.

Das Epithel des dorsalen Schenkels des Receptaculum seminis bildet longitudinal bis etwas spiralig verlaufende Falten, die im Ventralschenkel ebenfalls vorhanden sind. Diese Tatsache bestimmt mich dazu, letztgenannten Teil des Genitalganges zum Receptaculum seminis zu rechnen, im Gegensatz zu NEUMANN (1928), die ihn bei *V ceylonicus* als zum Oviduct gehörig bezeichnet.

ANNANDALE & SEWELL (1921) betrachten das Receptaculum seminis von *V. bengalensis* als „egg-shell gland", da nach ihrer Meinung hier die äußere Haut der Eier gebildet werden soll. Auf die hierin und auch in ihrer Benennungsweise der einzelnen Organe auftretenden Widersprüche wird bei Besprechung des *V bengalensis* näher einzugehen sein.

Bei einem operierten Weibchen konnte ich beobachten, wie Embryonen, obwohl sie vollkommen unentwickelt waren, abgesetzt wurden. Es liefen dabei Kontraktionswellen von hinten nach vorn über den Uterus. In einem bestimmten Rhythmus erweiterte und öffnete sich die Uteruspapille, wobei jedesmal ein Ei herausgeschoben wurde. Obwohl diese Erscheinung pathologischer Art ist, bezw. von einem durch operative Verletzung des Tieres hervorgerufenen Reiz herbeigeführt wurde, ist es doch anzunehmen, daß die Geburt der vollentwickelten Brut in der gleichen Art verläuft.

Bei *V viviparus* beobachtete FRÖMMING (1928, S. 5 und 283) die Geburt von unentwickelten Tieren. Er hält den beobachteten Vorgang nicht für pathologisch, da das Muttertier hinterher weiterlebte. Diese Geburt muß aber pathologische Ursachen haben, da nach den Angaben dieses Autors die den Embryo umgebende Hülle nach der Geburt platzte und die vorhandenen Nährstoffe sich entleerten. Bei einem normal entwickelten Embryo sind schon vor der Geburt keinerlei Nährstoffe mehr vorhanden, sodaß sie sich beim Zerreißen der Eihaut nach normaler Geburt nicht mehr entleeren können. Das Weiterleben des Muttertieres steht meiner Meinung durchaus nicht im Wege. Diese Geburt wurde sicher durch irgendwelche Reize ausgelöst (verursacht vielleicht durch Parasiten).

Alle im Dezember 1935 aus Ägypten erhaltenen ♀♀ von V unicolor hatten zu dieser Zeit eine große Zahl von Embryonen im Uterus. Der Entwicklungszustand der Embryonen war noch ein sehr niedriger. Die Entwicklung schritt nur allmählich fort und erst Ende August und im September 1936 wurden völlig entwickelte, beschalte Jungtiere geboren. Ihre Größe betrug 2,5 bis 3 mm bei einer Windungszahl von 2½ bis 3. Die Anzahl der

Embryonen betrug bis zu 86 Individuen bei einem Muttertier. Es zeigte sich, daß nicht alle im Uterus vorhandenen Embryonen geburtsreif waren, aber nur ganz geringe Entwicklungsunterschiede bestanden, die in einigen Wochen ausgeglichen waren. Die Tatsache, daß der Entwicklungsunterschied zwischen den im selben Uterus vorhandenen Embryonen klein ist, scheint darauf hinzuweisen, daß bestimmte Brut- und Vermehrungsperioden vorhanden sind und nicht ein kontinuierlicher Absatz von reifen Embryonen erfolgt, welcher durch Nachschub von Eiern in den Uterus wieder ausgeglichen würde.

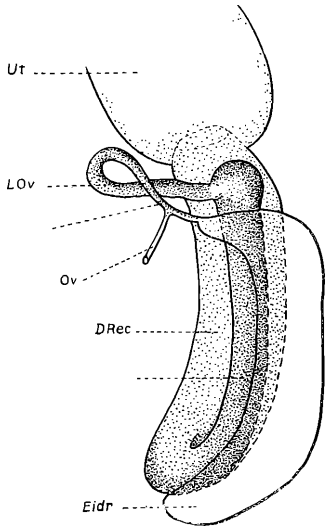


Abb. 16. *V. capillatus* FRAUENFELD. Weiblicher Genitalapparat. Erklärung der Zeichen s. Abb. 14.

ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 279) versuchen für *V. bengalensis* eine „breeding-season" festzustellen, kommen aber zu keinem bestimmten Ergebnis. Sie glauben, daß eine solche früh im Jahr beginne und während der Heißwetter- und Monsunperiode bis über den September hinaus vorhanden sei.

♀ ♀ von *V unicolor* waren schon von einer Schalenhöhe von 10 mm ab trächtig.

bb) *V capillatus* FRAUENFELD. (Abb. 16, 15b.)

Auffallend ist der Unterschied in der Embryonenzahl und der Lage derselben im Uterus (Abb. 15b). Embryonen und Eier liegen in nur ein bis zwei Reihen im Uterus, und ihre Zahl ist eine sehr geringe.

Die beiden Schenkel des Oviductes weisen eine gewisse Drehung auf, die aber nicht in allen Fällen denselben Grad erreichte (Abb. 16, L OV und R OV.). Das Ovar scheint keinerlei Eigentümlichkeiten aufzuweisen. Abweichend ist die Faltenbildung im Receptaculum seminis: Statt der Längsfalten finden sich am Boden des dorsalen Schenkels des Receptaculum seminis lamellenartige Querfalten, die eine beträchtliche Höhe erreichen. Die einzelnen Blättchen verlaufen von den Seitenwänden, etwas schräg nach vorn gerichtet, in alternierenden Abständen bis etwa zur Mitte. Zwischen diesen Blättchen waren Spermamassen aufgespeichert. Die Embryonenzahl schwankte zwischen 25 und 40. Es waren völlig

ausgebildete, beschalte Individuen mit einer Schalenhöhe von 4 bis 5 mm und 3½ Windungen neben sehr wenig entwickelten Stadien vorhanden. Wir stellen hier also folgende Gegensätze fest: *V unicolor* besitzt eine große Zahl verhältnismäßig kleiner, aber gleichmäßig entwickelter Embryonen, während *V capillatus* wenig Embryonen aufweist, die erheblich größer (Windungsunterschied) sind, aber verschiedenen Entwicklungsstadien angehören.

PRASHAD (1928, S. 156) stellte fest, daß bei Fluß-Formen der Viviparidae eine große Embryonenzahl mit geringer Größe der Individuen und bei See- und Sumpf-Formen eine kleine Embryonenzahl mit großen Individuen vorhanden ist.

V unicolor OLIVIER ist eine typische Flußform, während *V capillatus* FRAUENFELD als Vertreter der Sumpf-(limnischen)-Formen aufzufassen ist. Auch bei den europäischen *Viviparus*-Arten bestehen diese Unterschiede, und es ist sicher kein Zufall, daß wir eine Fluß-Deckelschnecke *V. fasciatus* MÜLLER und eine Sumpf-Deckelschnecke *V. viviparus* LINNÉ vorfinden.

Genauere Beobachtungen der aethiopischen Arten an Ort und Stelle müßten den richtigen Aufschluß über Brut- und Absatzperioden geben. Es wäre von Interesse, festzustellen, ob bestimmte Brutperioden nur bei Flußformen vorhanden sind, und ob dies auf die dort wechselnden Bedingungen zurückzuführen ist, denn in tropischen Binnenseen sind die Verhältnisse wahrscheinlich uniformer und stabiler als in einem Fluß wie dem Nil. NEUMANN (1928, S. 190) vergleicht *V ceylonicus* DOHRN und *V viviparus* L. folgendermaßen: „Der wichtigste Unterschied zwischen der tropischen und der nordischen Art ist also der kleinere Uterus der ersteren. Man darf daraus schließen, daß sie in jeder Brutperiode weniger Junge erzeugt als unsere Art, was ja auch bei tropischen Vögeln beobachtet wird. Dafür fehlt aber vermutlich bei *Paludina ceylonica* eine jährliche Ruheperiode, wie sie bei der heimischen Form durch den Winter bedingt wird".

Durch unsere obigen Ergebnisse verlieren die Vermutungen NEUMANN's ihre Berechtigung. Ein Unterschied in der Embryonenzahl ist innerhalb der europäischen Arten ebenso vorhanden, wie zwischen allen Fluß- und Sumpfformen. Die Betrachtung der Verhältnisse bei nur einer tropischen Art und *V. viviparus* berechtigt nicht, eine Regel aufzustellen.

Die Tatsache des Vorhandenseins eines kleineren Uterus bei tropischen Viviparіden hat nichts damit zu tun, daß, wie bei tropischen Vögeln, weniger Eier produziert würden und dafür keine

Ruheperioden vorhanden seien. *V unicolor* mit ihrem ebenfalls kleineren Uterus besitzt nämlich eine riesengroße Embryonenzahl und alle Anzeichen weisen hier sogar auf regelrechte Brutperioden hin. Ruheperioden bezüglich der Nachkommenerzeugung finden wir demnach nicht nur bei nordischen, sondern auch bei tropischen Formen. Der Unterschied im Bau der Uteri zwischen tropischen und europäischen *Viviparus*-Arten scheint mir vielmehr phyletische Ursachen zu haben.

c. Rückblick.

Wir haben gesehen, daß die Organisations-Schemata beider Formen *(V unicolor* und *V capillatus)* dieselben, Differenzen aber doch vorhanden sind.

Die männlichen Genitalapparate zeigen charakteristische Unterscheidungsmerkmale im morphologischen Bau des Hodens. Die histologische Beschaffenheit der Prostatadrüse dieser Arten unterscheidet sich von den entsprechenden Verhältnissen bei *V. viviparus* genau in derselben Weise, wie auch die asiatischen Arten *V. bengalensis* und *V. ceylonicus*.

Die weiblichen Genitalapparate differieren durch die im Uterus vorhandene Anzahl der Embryonen, deren Lagerung und durch verschiedenartige Faltenbildung im Receptaculum seminis.

Aus diesen und den auf Seite 192—193 erwähnten Gründen stand für mich von vornherein fest, daß es sich bei *V unicolor* Olivier und *V capillatus* Frauenfeld um zwei wohl differenzierte Arten handeln müsse. Diese Annahme ist durch die anatomischen Befunde voll gerechtfertigt. *V unicolor* Olivier ist eine typische Fluß-Deckelschnecke, während *V capillatus* Frauenfeld alle Eigenschaften der in Seen und Sümpfen lebenden Arten besitzt.

V. aethiops Reeve zeigt anatomische Gleichheit mit *V capillatus* Frauenfeld. Es handelt sich also wohl um eine sehr nahe verwandte Form, wahrscheinlich um eine besondere Rasse von *V. capillatus*.

4. Die Genitalapparate der asiatischen Arten.

a) Die männlichen Genitalapparate.

a a) *V. bengalensis* Lamarck (Abb. 17).

Die Gestalt des Hodens ist dieselbe wie bei *V. unicolor;* ist nicht so gekrümmt, dafür etwas mehr in die Länge gestreckt. Nach Annandale & Sewell (1921, S. 232) vereinigen sich die Vasa efferentia innerhalb des Hodens und treten gemeinsam als Vas deferens aus. Bei allen von mir untersuchten Tieren vereinigten sich

die beiden Hauptäste der Vasa efferentia erst außerhalb des Hodens. Es ist kein allmählicher Übergang vom Vas deferens zur Prostatadrüse vorhanden, wie ANNANDALE angibt, sondern es besteht eine scharfe Trennung zwischen beiden Organen.

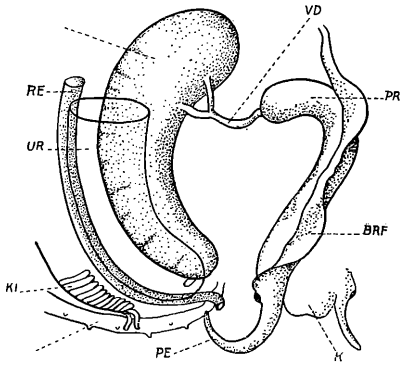


Abb. 17

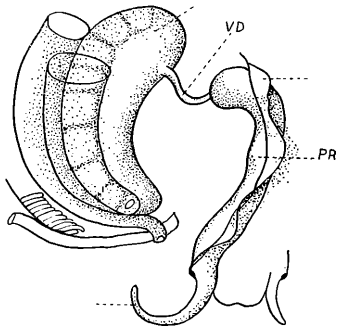


Abb. 18

Abb. 17. *V. bengalensis* LAMARCK. Männlicher Genitalapparat. Zeichenerklärung siehe Abb. 11.
Abb. 18. *V. chinensis fluminalis* HEUDE. Männlicher Genitalapparat. Zeichenerklärung siehe Abb. 11.

V. ceylonicus besitzt nach NEUMANN genau dieselbe Gabelung des Vas deferens außerhalb des Hodens. Ob eine ebenso scharfe Scheidung zwischen Vas deferens und Prostatadrüse vorhanden ist, geht aus ihren Abbildungen und der Beschreibung nicht hervor.

a b) *V dissimilis* MÜLLER.

Der Hoden ist etwas verwachsen mit dem unteren Teil der Mitteldarmdrüse, von der er durch seine Farbe gut zu trennen ist. Diesen hinteren Teil des Hodens halten ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 232) für einen zweiten Lappen und glauben deshalb *V dissimilis* sei eine intermediäre Form zwischen den asiatischen und europäischen Arten, da bei *V viviparus* der Hoden zweiteilig und ganz mit der Leber verwachsen ist. Bei diesem liegen aber beide Testes völlig innerhalb des Eingeweidesackes. Also ein wesentlicher Unterschied. Ich halte ANNANDALE's Vergleich für unberechtigt. Bei *V capillatus* liegt ganz Ähnliches vor wie bei *V dissimilis,* trotzdem würde ich niemals eine intermediäre Form aus diesem machen. Der Übergang vom Vas deferens zur Prostata ist ein allmählicher; der übrige Verlauf des Genitalganges zeigt keine Abweichungen.

a c) *V. javanicus* VON DEM BUSCH.

Das Vas deferens ist scharf gebogen, geht aber allmählich in die Prostata über. Seine Aufteilung in zwei Hauptäste erfolgt innerhalb des Hodens.

a d) *V costatus* QUOY & GAIMARD.

Abweichend sind die breite Form des Hodens, sowie kleine Einschnürungen an dessen konvexen Rand. Übergang vom Vas deferens zur Prostata wie bei *V javanicus*.

a e) *V chinensis fluminalis* HEUDE (Abb. 18.).

Die Vasa efferentia konvergieren innerhalb des Hodens. Das Vas deferens geht wie bei *V bengalensis* unvermittelt in die Prostata über.

a f) *V. quadratus* BENSON.

Übergang vom Vas deferens zur Prostata wie bei *V bengalensis* und *V. chinensis*.

b) Die weiblichen Genitalapparate.

b a) *V. bengalensis* LAMARCK.

ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 233) erklären, die weiblichen Geschlechtsorgane von *V bengalensis* würden genau mit denen von *V viviparus* übereinstimmen. Diese Ansicht ist zurückzuführen auf die in der Literatur herrschenden Unstimmigkeiten über die Verhältnisse bei *V. viviparus,* die erst von NEUMANN klargestellt wurden.

Die weiblichen Geschlechtsorgane von *V. bengalensis* zeigen denselben Verlauf und die gleiche Gestalt wie diejenigen von *V ceylonicus* und *V unicolor*. ANNANDALE & SEWELL (1921) bezeichnen als Ovar lediglich die kleinen, sich abzweigenden Follikel, während sie den übrigen Rest des Organs, den „gelben Kanal" als „Oviduct" bezeichnen. Meine Schnittserien von *V viviparus* und *V unicolor* zeigten mir, daß dort das gesamte Organ als Ovar zu betrachten ist. Ich sehe keinen Grund, bei *V. bengalensis* etwas anderes anzunehmen als bei *V. unicolor* und *V capillatus,* und als NEUMANN bei *V ceylonicus*. Die Eiweißdrüse besitzt dieselbe Lage wie bei *V. unicolor*. Das Receptaculum seminis geht nach vorne nicht allmählich in den Uterus über, sondern verengt sich zu einer relativ kleinen Öffnung.

b b) *V javanicus* VON DEM BUSCH.

Der rechte Schenkel des Oviducts ist sehr kurz und geht sofort in die Eiweißdrüse über. Das Receptaculum ist bis zur Umbiegungsstelle nach vorn nicht breiter als der Oviduct. Der obere Schenkel des Receptaculum öffnet sich sphinkterartig in den Uterus und zeigt in seinem Inneren querlaufende Falten. Auffallend ist die außergewöhnliche Breite des Rectums, das mit großen Mengen von Kotbällchen erfüllt ist. Ob dies auf einen stärkeren Stoffwechsel als beim ♂ schließen läßt, sei dahin gestellt (Siehe KRULL 1935, Seite 416).

b c) *V. costatus* QUOY & GAIMARD.

Im Receptaculum seminis verlaufen die Falten longitudinal.

b d) *V. chinensis fluminalis* HEUDE.

Falten im Receptaculum seminis längslaufend, am Übergang in den Uterus allmählich verstreichend. Kontinuierlicher Übergang vom Receptaculum seminis zum Uterus.

c) Rückblick.

Die männlichen Geschlechtsapparate der behandelten Arten, zeigen alle eine geringere oder stärkere artspezifische Modifizierung, während der Genitaltraktus bei den Weibchen wesentlich uniformer erscheint.

Der männliche Geschlechtsapparat von *V. bengalensis* ist etwas anders gebaut, als es ANNANDALE & SEWELL (1921) angeben; ferner treffen die Angaben und Vermutungen dieser Autoren über *V. dissimilis* nicht zu. Es ist gänzlich abwegig, dieser Art eine intermediäre Stellung zwischen den europäischen und asiatischen Arten einräumen zu wollen. Selbstverständlich weicht *V dissimilis* im Bau des Hodens etwas von den anderen Arten ab, aber auch nicht mehr als *V. capillatus* von *V unicolor*. Alle Formen, die zur *V dissimilis*-Gruppe gerechnet werden, müßten also jene Differenzierung des Hodens aufweisen. Eine verschiedene Gestaltung des Vas deferens und der Prostata zeigen *V. bengalensis, V quadratus, V chinensis fluminalis* und nach NEUMANN *V ceylonicus*. Bei *V. bengalensis* und *V ceylonicus* ist das Vas deferens gegabelt. Seine Aufspaltung in einzelne Hauptkanäle ist einmal außerhalb, ein anderesmal innerhalb des Hodens gelegen. Es ist interessant, daß Arten, die räumlich so voneinander getrennt (Indien, China), und deren Gehäuse nicht miteinander zu vergleichen sind, eine ähnliche Modifizierung des männlichen Geschlechtsapparates aufweisen. Wir haben hier wiederum einen Beweis dafür, daß die Gehäuseform nicht das Primäre ist, und daß Bänderung (*V. bengalensis*) oder uniforme Färbung der Schale (*V chinensis* und *V. quadratus*) keine großen phyletischen Unterschiede darstellen. Es ist dies eine Bestätigung der bei Betrachtung der Embryonalgehäuse ausgesprochenen Vermutungen.

Die größte Ähnlichkeit mit *V. unicolor* bezüglich der Anatomie des männlichen Genitalapparates weisen *V. javanicus* und *V. costatus* auf, während mit *V capillatus* in jener Hinsicht nur *V. dissimilis* zu vergleichen ist (Bau des Hodens).

V. javanicus rechnet PRASHAD (1928, S. 178) zur *V dissimilis*-Gruppe, wohin er der Anatomie nach nicht gehört (Siehe Kap. IV).

5. Die männlichen Genitalapparate von *V viviparus* L. (Europa) und *V. subpurpureus* SAY (Nordamerika).

Abb. 19 läßt die Unterteilung des Genitaltraktes von *V viviparus* L. erkennen. Der Hoden liegt vollkommen im Eingeweide-

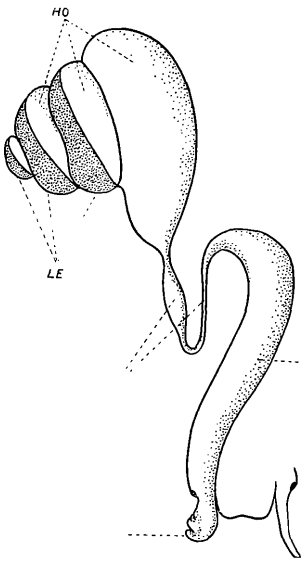


Abb. 19

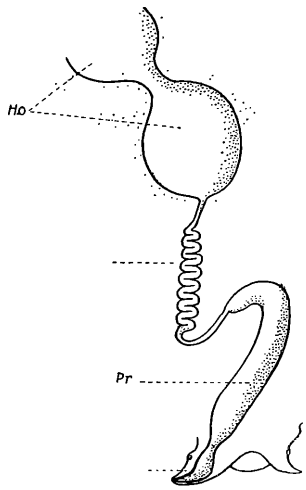


Abb. 20

Abb. 19. *V viviparus* L. Männlicher Genitalapparat.
Abb. 20. *V subpurpureus* SAY. Männlicher Genitalapparat. (n. BAKER.)

sack und ist mit der Mitteldarmdrüse eng verfilzt. BAKER (1928) untersucht erstmalig die morphologischen Verhältnisse der amerikanischen *Viviparus*-Arten (s. Abb. 20). Bei den Arten beider Erdteile liegt der Hoden völlig im Eingeweidesack und ist mit der Mitteldarmdrüse eng verwachsen. Der männliche Geschlechtsapparat von *V. subpurpureus* besitzt gegenüber dem von *V viviparus* lediglich andere Gestalt des Vas deferens. Eine hohe Gleichartigkeit der *Viviparus*-Formen beider Erdteile in anatomischer Beziehung ist daher nicht zu verkennen. Auch die Radulae stimmen nach BAKER (1928) völlig überein.

6. Radulae und Nervensysteme.

Die Radulae der untersuchten aethiopischen Arten *V. capillatus, V. unicolor, V aethiops* zeigen große Uebereinstimmung im Bau ihrer Zähnchen. Unterschiede im Dentikelbesatz (Variabilität der Dentikel) haben nach meinen Beobachtungen keinen artspezifischen Charakter, da sie auch an ein und derselben Radula zu bemerken sind (Siehe KRULL, 1936, S. 407—410).

1. 11. 37.

Die Radulae aller *Viviparus*-Arten besitzen eine so große Gleichförmigkeit, daß ihre Beschaffenheit als Artmerkmal nicht in Betracht zu ziehen ist. Nach BAKER (1928) und ANNANDALE & SEWELL (1921, S. 225) sind die Radulae von *V subpurpureus* und *V bengalensis* derjenigen von *V viviparus* aequivalent.

Die Nervensysteme aller untersuchten Arten zeigen große Übereinstimmung und sind ebenfalls ein Charakteristikum der gesamten Familie.

B 4. Beziehungen.

Sämtliche Schlüsse früherer Autoren beruhen auf Betrachtung weniger leerer Gehäuse. Alle stimmen darin überein, daß *V unicolor* und *V capillatus* eng zusammengehören und höchstens verschiedene Rassen der selben Art sind (s. Kap. B I).

Auf Grund meiner Untersuchungen bestehen die beiden Arten: *V. unicolor* OLIVIER und *V capillatus* FRAUENFELD, mit den Unterarten (geographischen Rassen?): *V unicolor rubicundus* MARTENS und *V capillatus bangweolicus* n. subsp. *V. aethiops* weist dieselben anatomischen Eigenheiten auf wie *V capillatus;* besitzt er wirklich eine andere Reaktionsnorm, so müßte er als selbständige Art aufgefaßt werden. Da die Beziehungen zur Umwelt bisher noch wenig geklärt sind, neige ich dazu, *V. aethiops* als Unterart oder Rasse von *V capillatus* zu betrachten: *V capillatus aethiops* REEVE.

HAAS (1936, S. 120) sagt: „Aber die Bangweolo-Mollusken, ., haben keine Endemismen ausgebildet Was von Süßwasser-Mollusken aus dem Bangweolo-See beschrieben wurde, stellt ja keine limnischen Endemismen dar, sondern nur örtliche Umbildungen fluviatiler Arten; diese Umbildungen beziehen sich aber, ., nicht auf subgenerische oder gar generische Spezialisierungen, wie sie der Viktoria-See, der Tanganyika, der Nyassa, ja selbst der kleine, dem Bangweolo benachbarte Mweru-See besitzen."

Wir sahen aber, daß *V. capillatus capillatus* FRAUENFELD, *V capillatus bangweolicus* n. subsp. und *V capillatus aethiops* REEVE als echte Sumpf-(limnische)-Formen zu werten sind. Auf Grund der anatomischen Verschiedenheiten von der Flußform *V unicolor unicolor* OLIVIER könnte man hier doch ganz gut von „subgenerischen Spezialisierungen" sprechen. Auch bei *Mutela hargeri schomburgki* HAAS weist HAAS darauf hin, daß diese Form mit

keiner fluviatilen *Mutela*-Art verglichen werden kann, sondern nur mit limnischen aus dem Mweru- und Nyassa-See.

V capillatus wurde von FRAUENFELD aus dem Nyassa-See beschrieben. Von der Anatomie dieser Nyassa-Stücke ist nichts bekannt. Ebenso hat man bisher die Untersuchung der unten zu erwähnenden „Zwischenformen" vernachlässigt. Es ergeben sich also für die mir vorliegenden Exemplare von *V. capillatus* außer den Schalenbeziehungen keinerlei Vergleichs-Unterlagen mit jenen Formen und Arten.

Sollte es sich einmal herausstellen, daß die anatomischen Sondereigenschaften nur den Chambezi (Bangweolo)-Formen zukommen, so könnte man vielleicht doch von Endemismen sprechen, zumal subgenerischer Charakter sehr wohl vorhanden ist.

GERMAIN (1920, S. 224—230) bezeichnet *V jeffreysi* FRAUENFELD und *V robertsoni* FRAUENFELD als Übergangsformen von *V unicolor* OLIVIER zu *V. capillatus* FRAUENFELD. Die Verbreitungsgebiete dieser beiden Arten und das von *V. capillatus* sollen sich überschneiden: sie sollen so als Glieder einer Formenkette oder Rassenkreises fungieren. Es bestünde dann die Tatsache, daß im unteren Nilgebiet nur *V unicolor unicolor* OLIVIER vertreten ist, weiter nach Süden folgen *V jeffreysi* und *V robertsoni* FRAUENFELD und dann in Ostafrika schließlich *V. capillatus capillatus* FRAUENFELD. Neben letzterer sind dort eine Anzahl Arten zu finden, so unter anderen: *V. densestriata* PRESTON, *V sambesiensis* STURANY, *V passargei* MARTENS, *V. monnardi* HAAS und *V contractus* HAAS.

Da die in Frage kommenden „Übergangsformen" nicht genügend bekannt und untersucht sind, erscheint es mir zu gewagt, sie als solche aufzufassen. Ob überhaupt Übergangsformen zwischen *V unicolor* und *V capillatus* möglich sind, möchte ich bezweifeln, da zwischen Fluß- und Sumpfformen uralte genetische Unterschiede zu bestehen scheinen. FRANZ (1928b), der die Bastardierungsmöglichkeiten zwischen *V. viviparus* L. (Sumpfform) und *V. fasciatus* MÜLLER (Flußform) eingehend behandelt, ist der Ansicht, daß eine Vermischung unmöglich sei (1933, S. 133). Vielleicht liegen bei den afrikanischen Arten ähnliche Verhältnisse vor. Da fossiles Material nur wenig vorhanden ist, ist es nicht möglich über den Stammbaum der aethiopischen Viviparidenviel auszusagen. Untersuchungen, wie sie in vorliegender Arbeit durchgeführt wurden, müßten den phyletischen Wert jener „Zwischenformen" erweisen. Meiner Ansicht nach haben *V unicolor* und *V. capillatus* sich schon frühzeitig getrennt und eigene Wege der

Entwicklung eingeschlagen. „Zwischenformen" dürften ebensowenig vorhanden sein, wie eine Bastardierung heute wahrscheinlich ist. Vielmehr scheinen beide Arten einen Kreis von Unterarten, um sich zu haben.

Wie sich *V. duponti* ROCHEBRUNE hierzu verhält, dessen Verbreitungsgebiet im Westen Afrikas, sich am Tschad-See mit dem von *V unicolor,* und durch das Kongo-System mit dem von *V capillatus* berührt, kann ich nicht entscheiden, da mir kein Material vorliegt. Jede weitere Beobachtung an den vielen aethiopischen Formen kann dazu beitragen, diese Verhältnisse aufzuklären, und wenn möglich Rassen- und Formenkreise klar zu erkennen. Die *Viviparus*-Arten Afrikas und Asiens sind sehr nahe miteinander verwandt und noch nicht allzulange Zeit voneinander getrennt. Autoren, die sich bis heute mit diesen Fragen beschäftigen, bezeichneten übereinstimmend, allein nach dem Schalencharakter, *V. unicolor* OLIVIER als verwandt mit *V. dissimilis* MÜLLER. Tatsächlich bestehen aber im Bau des Hodens dieser beiden Arten Unterschiede, die jene Annahmen nicht ganz rechtfertigen. Ähnlichen Bau des männlichen Genitalapparates wie *V dissimilis* besitzt aber *V capillatus,* sodaß dieser an die bisherige Stelle von *V unicolor* zu rücken hat. Schwache Anzeichen einer Verwachsung des Hodens mit der Mitteldarmdrüse besitzen also nur *V capillatus* und *V dissimilis.* Alle anderen Formen zeigen den typischen Bau des Hodens, wie ihn *V. unicolor* aufweist. Kleine Modifikationen bestehen aber in der Gestalt des Vas deferens und der Prostata. Außer durch diese wechselseitigen Beziehungen der Formen Afrikas und Asiens in anatomischer Hinsicht, ist auch durch die Gleichartigkeit der Embryonen aller dieser Formen der enge phyletische Zusammenhang zu erkennen.

Bislang war es gänzlich unbekannt, daß hier so feste Zusammenhänge bestehen.

Die Annahmen NEWTON's (1920, S. 241—249) und PRASHAD's (1928 a, S. 195), daß zwischen den fossilen Formen von Matabeleland in Süd-Afrika und *V. unicolor* einerseits und dem indischen fossilen *V. normalis* HISLOP (Intertrappean beds of India, Cretac.) andererseits, enge Beziehungen bestehen, ist durch meine Feststellung der Verwandtschaft der rezenten Arten beider Erdteile als gerechtfertigt anzusehen.

Da afrikanische und indische Formen gleiche anatomische Differenzierungen aufweisen, *V. capillatus* und *V dissimilis* einerseits, *V. unicolor* und andere asiatische Arten andererseits, halte ich es

nicht für ausgeschlossen, daß eine Trennung der afrikanischen Formen schon stattfand, als beide Erdteile noch in Verbindung miteinander standen.

So ist es zu erklären, daß in Afrika sowie in Indien Formen vorkommen, die ähnliche gestaltliche Veränderungen des Hodens aufweisen. Seit der Trennung beider Erdteile schritt die Entwicklung weiter fort und prägte jene, heute genotypischen Unterschiede in Gehäuseskulptur, Gestalt und Farbe, sowie die Modifikationen der Genitalapparate. NEWTON (1920) schloß auf eine Landverbindung zwischen Indien und Afrika: Gondwanaland. HAAS (1936, S. 50) rechnet eine Reihe afrikanischer Muscheln zu der auf indische Arten begründeten Gattung *Indonaia* PRASHAD. Also ein weiterer Beweis für die engen erdgeschichtlichen Beziehungen beider Erdteile.

Ich beabsichtigte keine Revision der Systematik der asiatischen Viviparidenen; meine Untersuchungsergebnisse zwingen mich aber einige Hinweise zu geben, zu eingehenderen Studien an reicherem Material aller Formen Asiens anzuregen. Die angetroffenen anatomischen Verhältnisse stehen oftmals in Widerspruch mit der von PRASHAD (1928a) verfochtenen Gliederung der Asiaten. So rechnet PRASHAD (1928a, S. 163 und 175) beispielsweise *V ceylonicus* DOHRN und *V javanicus* v. d. B. zu seiner „Vivipari Dissimiles Group". Meine anatomischen Befunde sprechen aber für nähere Beziehungen des ersteren zu *V. bengalensis* LAMARCK, den PRASHAD (1928a) als „central species" der „Vivipari Bengalenses Group" betrachtet. *V javanicus* ist weder den „Bengalenses" noch den „Dissimiles" anzuschließen.

Sogar die chinesischen bänderlosen Formen besitzen ganz homologe Differenzierungen des männlichen Genitalapparates, sind also den „Vivipari Bengalenses" vielleicht nahe verbunden. Die Beziehungen der asiatischen Formen scheinen so komplizierte zu sein, daß weder die Schalenbetrachtung noch die Anatomie endgültigen Aufschluß zu geben vermag. Wir bemerkten bereits, daß sich die männlichen und weiblichen Genitalapparate der europäischen Viviparidenen grundsätzlich von denen der afrikanischen und asiatischen Arten unterscheiden. Erstere haben enge Beziehungen zu den nordamerikanischen Arten. Die Unterschiede sind wohl generischer Natur. Auch PRASHAD (1928, S. 163) glaubt, daß die asiatischen und europäischen Arten nicht von denselben Ahnen abstammen. FRANZ (1932, S. 12) meint, die europäischen und asiatischen Arten seien nicht verschiedener Herkunft; *V. dissimilis*

und *Cipangopaludina lecythis* würden den Europäern ebenso nahe stehen wie diese untereinander.

In der Tat bestehen aber ganz grundsätzliche anatomische Unterschiede, die direkte Verwandtschaft völlig ausschließen. Viel eher wäre es möglich, daß gewisse Homologien hinweisen auf ähnliche oder verwandte Urformen. Die familiären Merkmale, wie Nervensysteme und Radulae sprechen hierfür. FRANZ (1932, S. 12) glaubt aus den gegenwärtigen geographischen Verhältnissen schliessen zu können, daß die Trennungen der einzelnen Erdteile nicht derartig seien, um eine Indigenität der europäischen Arten zu erweisen. Im Zusammenhang hiermit hält er (1933) die Annahme PRASHAD's (1928a), daß Vivipariden sich nur im Wasser verbreiten könnten, für zu weitgehend; vielmehr hält er passiven Transport im Schnabel eines Vogels oder an mitgeschleppten Wasserpflanzen nicht für ausgeschlossen. Die Tatsache, daß die Alpen und der Ural gegenwärtig Ausbreitungsschranken darzustellen scheinen, macht auf FRANZ jedoch einen gewissen Eindruck. Ich persönlich schließe mich den Ausführungen PRASHAD's (1928a, S. 156 und 157) voll an. Auf Grund meiner Untersuchungen ist es garnicht erforderlich derartige Überlegungen als Beweismaterial heranzuziehen. Es ist offensichtlich, daß zwischen den europäischen und asiatisch-afrikanischen Arten keinerlei direkte Beziehungen bestehen.

Einerseits weisen die europäischen und nordamerikanischen Arten, andererseits die aethiopischen und asiatischen Arten größere Verwandtschaft auf. Diese Formen, die grundverschiedene Organisationen der Genitalapparate besitzen, wurden bisher im Genus *Viviparus* MONTFORT (1810) zusammengefaßt. Ich halte es für erforderlich, den vorhandenen phyletischen Unterschieden gerecht zu werden, und die aethiopisch-asiatischen Arten vom alten Genus *Viviparus* MONTFORT (1810) abzutrennen.

Da es aber noch nicht ganz klar ist, ob man einzelnen asiatischen Gruppen Gattungswert zuschreiben kann, sehe ich mich genötigt die aethiopisch-asiatischen Arten als neue Unterfamilie der Familie Viviparidae zusammenzufassen.

Fam.: Viviparidae.

SUBFAM. VIVIPARINAE.

Diagnose: Der Hoden liegt innerhalb des Eingeweidesackes und ist mit der Mitteldarmdrüse fest verfilzt.

Das Receptaculum seminis der Weibchen ist nur eine kurze taschenartige Erweiterung des Uterus. Embryonen meist schon gebändert.

Vorkommen: Europa, Kleinasien, Nordamerika.

Genus: *Viviparus* MONTFORT, 1810.

SUBFAM.: BELLAMYINAE n. subfam.

Diagnose: Der Hoden liegt völlig außerhalb des Eingeweidesackes an der Decke der Mantelhöhle und ist von bohnenförmiger Gestalt.

Das Receptaculum seminis der Weibchen stellt einen langen U-förmig gebogenen Schlauch dar, der vom Uterus meist durch engeres Lumen, andere Faltenbildung und durch das Fehlen der Embryonen zu unterscheiden ist. Embryonen, auch die der vielbändrigen Arten, ungebändert.

Vorkommen: Afrika und Asien.

Genus: *Bellamya* JOUSSEAUME, 1886.

Das Genus wurde von JOUSSEAUME auf Grund einiger leerer Gehäuse aufgestellt. Da aber die untersuchten afrikanischen Arten in dieses Genus zweifellos einzureihen sind und ihr Genitalapparat mit dem der asiatischen Arten durchaus übereinstimmt, sind auch letztere vorläufig zu diesem zu rechnen.

C. Zusammenfassung der hauptsächlichen Ergebnisse.

1. Die anatomischen Untersuchungen erstreckten sich auf die Arten *V unicolor* OLIVIER, *V capillatus* FRAUENFELD, *V aethiops* REEVE, *V. dissimilis* MÜLLER, *V bengalensis* LAMARCK, *V javanicus* VON DEM BUSCH, *V costatus* QUOY & GAIMARD, *V chinensis fluminalis* HEUDE und *V quadratus* BENSON. Dabei werden die Ergebnisse mit den Verhältnissen bei *V subpurpureus* SAY, *V ceylonicus* DOHRN, *V viviparus* L. und *V fasciatus* MÜLL. verglichen.

2. Die im Bangweolo-See lebenden Tiere von *V capillatus* erwiesen sich als eine besondere Rasse und werden als *V capillatus bangweolicus* n. subsp. beschrieben.

3. Die Embryonalschalen aller untersuchten aethiopischen und asiatischen Arten sind einfarbig, gleichgültig ob die adulten Gehäuse gebändert oder ungebändert sind; diejenigen der europäischen Arten sind dagegen gebändert.

4. Die morphometrischen Untersuchungen lassen artspezifische Unterschiede zwischen *V unicolor* OLIVIER und *V capillatus* FRAUENFELD erkennen; weiterhin zeigen sie, daß *V rubicundus*

MARTENS und *V. aethiops* REEVE nur Rassen von *V unicolor* und *V capillatus* zu sein scheinen.

5. Die bisher allgemein verbreitete Ansicht, das Atemwasser ströme bei Viviparіden durch den Sipho in die Mantelhöhle und auf der linken Seite derselben wieder aus, ist verkehrt: die Strömungsrichtung des Atemwassers ist gerade umgekehrt.

6. *V unicolor* OLIVIER und *V capillatus* FRAUENFELD unterscheiden sich in der Anatomie der Genitalapparate und durch die im Uterus enthaltene Embryonenzahl. Erstere ist eine typische Fluß- letztere eine Sumpfbewohnerin.

7. *V aethiops* REEVE und *V rubicundus* MARTENS fasse ich als subsp. von *V capillatus* FRFLD. und *V unicolor* OL. auf.

8. Die *Viviparus*-Arten Afrikas und Asiens sind phyletisch eng miteinander verbunden.

Die asiatischen Arten weisen nur geringe Modifikationen des männlichen Genitalapparates auf und stehen den aethiopischen Arten sehr nahe. Bei den Arten beider Erdteile liegt der Hoden völlig außerhalb des Eingeweidesackes. Bei den nordamerikanischen Arten, wie bei den Europäern, liegt der Hoden innerhalb des Eingeweidesackes. Die Arten Amerikas und Europas rücken sich dadurch näher und die gleiche Abstammung erscheint nicht ausgeschlossen.

Die anatomischen Verhältnisse machen es augenscheinlich, daß Beziehungen zwischen den Europäern und Asiaten einerseits und den Europäern und Afrikanern andererseits nicht bestehen. Eine Entwicklung aus verwandten Urformen ist indessen nicht ausgeschlossen.

9. Die Morphologie der Genitalapparate trennt also die *Viviparus*-Arten in zwei große Gruppen, die eine in nördlichen, die andere in südlichen Erdzonen.

Deshalb werden die aethiopisch-asiatischen Arten vom Genus *Viviparus* MONTF. abgetrennt und zum Genus *Bellamya* JOUSS., 1886, gestellt. Für diese Gattung wird die Unterfamilie Bellamyinae n. subfam. errichtet.

Literatur-Verzeichnis.

ANNANDALE, N.: The evolution of the shell-sculpture in fresh-water snails of the family Viviparidae. — Proc. R. Soc. London (B) **96,** 1924.

ANNANDALE & SEWELL: The banded pond-snail of India *(Viviparus bengalensis).* — Rec. Ind. Mus. Calcutta, **22,** 3, 1921.

BAKER, C. F.: The fresh-water Moll. of Wisconsin. Part I. Gastr. — Bull. Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv. **70,** I, 1928.

BAUDELOT, E.: Appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. — Ann. Sc. Nat. Zool. (4.), 19, 1863.

BOUVIER, E. L.: Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. — Ann. Sc. Nat. Zool. France (7.) **3,** 1887.

CUVIER: Mémoires pour servir l'histoire et l'anatomie des Moll. XVI, S. 4, 6, 1817.

DAUTERT, E.: in Zool. Jb. Abt. Anatomie, 50, S. 433—496, 1929.

ERLANGER, R. v.: Zur Entwicklung von *Paludina Vivipara.* I und II. — Morph. Jb. **17,** 1891.

ESCHRICH, H.: *Cultellus pellucidus.* Eine monographische Darstellung. — Zool. Jb. Abt. Anat. Ont., **53,** S. 405, 1931.

FRANZ, V.: Paludinenstudien zur Frage der rezenten *Paludina diluviana.* — Bibl. Genetica, Leipzig 1928 (a).

—, —: Über Bastardpopulationen in der Gattung *Paludina* (recte: *Viviparus*). — Biol. Zbl. **48,** 1928 (b).

—, —: Über *Viviparus.* — Gedenkschr. med. nat. Ges., Jena **18,** 1, 1932.

FRAUENFELD, v.: in Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien XV, S. 533, 1865.

FRÖMMING, E.: Der Vorgang der Geburt bei *Viviparus viviparus.* — Arch. Mollk. **60,** S. 283/284, 1928.

—, —: Die Deckelsumpfschnecke. — Wochenschr. Aquar. Terr., S. 5, 1928.

GERMAIN, L.: Mollusques terrestres et fluviatiles, aus: Voyage de M. Guy Babault dans l'Afrique Orientale Anglaise, 1912—1923; résultats scientifiques. — Paris 1920.

HAAS, F.: Lamellibranchiata in: Bronn, Kl. und Ordg. d. Tierreich. III, Abt. 3, Lief. 1—6, 1933.

—, —: Beschreibung von zwei neuen *Viviparus*-Arten aus Afrika. — Zool. Anz. **106,** S. 237—240, Abb. 1—8, 1934.

—, —: Binnenmollusken aus Inner-Afrika, hauptsächlich gesammelt von Dr. HAAS während der Schomburgk-Expedition in den Jahren 1931—1932. 17 Abb., 8 Taf. — Abh. Senck. Naturf. Ges. **431.** 1936.

HANIEL, C. B.: Variationsstudien an timoresischen *Amphidromus*-Arten. — Z. Abst. Vererb. **25,** 1921.

HIRASAKA, K.: Notes on Nucula. — J. Mar. Biol. Ass. Plymouth (2) **14,** 1927.

JICKELI, C. F.: Fauna der Land- und Süßwassermoll. Nord-Ost-Afrika's. — N. Acta. Ksl. Leop.-Carol. D. Ak. Naturf. **37,** 1, 1874.

JOUSSEAUME, F Coquilles du Haut-Sénégal. — Bull. Soc. Zool. France, **11,** 1886.

KESSEL, E.: Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* MÜLL. — Z. Morph. Ökol. Tiere, **27,** 1933.

KRULL, H.: Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jb. Abt. Anat. **60,** 1935.

LANG, A.: Über die Bastarde von *Helix hortensis* MÜLL. und *Helix nemoralis* L. — Diss. Jena 1908.

LEYDIG: Über *Paludina vivipara.* — Z. wiss. Zool. **2,** 1850.

MOORE, J. E. S.: Further researches concerning the Molluscs of the great African Lakes .— Proc. Zool. Soc. **2,** 1901.

NEUMANN, G.: Zur Kenntnis des Baues der Mantelorgane und des Mantelrandes von *Paludina vivipara* L. und *Paludina ceylonica* D. — Jen. Z. Naturw. 63, **2,** 1928.

NEWTON, R. B.: in Quart. J. Geol. Soc. London, **66,** S. 240, 1910.

—, —: in Ann. Mag. Nat. Hist. (9) V, S. 241—249, 1920.

PILSBRY, H. A. & BEQUAERT, J.: The aquatic Molluska of the Belgian Congo. With a geographical account of Congo Malacology. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. N. Y., **53,** S. 69—602, 1927.

PRASHAD, B.: Rezent and fossil Viviparidae. A study in Distribution, Evolution and Palaeogeography. — Mem. Ind. Mus. Calcutta, **8** (4), S. 153—251, Taf. 19, 1928.

—, —: The mantle and the shell of the Viviparidae. — Mem. Ind. Mus. Calcutta, **8** (4), S. 253, 1928.

RAO, H. S.: On the comparative anatomy of the Oriental Viviparidae. — Rec. Ind. Mus. **27**, Calcutta, 1925.

RENSCH, B.: Rassenkreisstudien bei Mollusken. I. Der Rassenkreis der Felsenschnecke *Campylaea zonata* STUDER. Zool. Anz. **66**, 1926.

—, —: Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. Leipzig, Ak. Verl.-Ges. 1934.

ROCHEBRUNE, A. T. DE: Sur quelques espèces du Haut-Sénégal. — Bull. Soc. Philom. Paris, 1881/82.

ROHRBACH, F *Paranoplophrya vivipari* n. gen. n. sp., ein neuer Ciliat aus dem Darm von *Viviparus unicolor* OLIVIER. — Senckenbergiana 1936.

SARASIN, P. & F.: Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. I und II. Die Süßwassermollusken von Celebes. Über die Molluskenfauna der großen Süßwasser-Seen von Central-Celebes. — Wiesbaden 1898/99.

SIMROTH, H. Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. — Z. wiss. Zool. **26**, S. 349, 1876.

—, —: Gasteropoda prosobranchia, in Bronn, Kl. u. Ordg. Tierreich. III, Abt. 2, 1896—1907.

SPEYER, O. W.: Zootomie der *Paludina vivipara*. — Kassel 1855.

THIELE, J.: Handb. d. system. Weichtierkde. I. 1929. — Fischer Jena.

WEATHERLEY, P.: Circumnavigation of Lake Bangweolo (Juli to September 1896) — Geogr. J. London, 12, S. 241—262, 8 Abb., 1 Karte. 1898.

ZIMMERMANN, F Untersuchungen über die Variabilität einiger Arten des Genus *Carychium* MÜLL. — Z. ind. Abst. Vererb. **37**, 1925.

Zur Molluskenfauna der Sächsischen Schweiz.

Von **Siegfried Jaeckel**, Heikendorf/Kieler Förde.

So verwunderlich es auch klingen mag, die Sächsische Schweiz, eines der überlaufensten Touristengebiete, das zudem nicht weit vor den Toren einer Großstadt wie Dresden gelegen ist, ist in malakologischer Hinsicht noch recht wenig bekannt. Daß man sich so wenig der Erforschung der Molluskenfauna dieses Gebietes annahm, dürfte in der von vornherein feststehenden Meinung seine Erklärung finden, die Sandsteinformationen dieses Erosionsgebirges lassen ein Vorkommen von Weichtieren kaum zu. In der Tat läßt sich nicht bestreiten, daß das Elbsandsteingebirge durch eine ausgesprochene Dürftigkeit an Weichtieren gekennzeichnet ist. Auf den Plateaus wie an den meist kahlen Hängen und Wänden des Quadersandsteins wird man beispielsweise nicht eine Schnecke antreffen; selbst unbeschalte Arten fehlen hier. Aber an einzelnen Stellen sind einigen Weichtierarten doch Daseinsmöglichkeiten geboten. Die Biotope beschränken sich auf die Talsohle der Schluchten und Gründe, die meist von mehr oder minder wasserreichen Bachläufen durchzogen sind. Der ausgewitterte Lehm, das kalk-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1937

Band/Volume: 69

Autor(en)/Author(s): Rohrbach Fritz

Artikel/Article: Oekologische und morphologische Untersuchungen an Viviparus (Bellamya)capillatus Frauenfeld und Viviparus(Bellamya) unicolor Olivier, unter Berücksichtigung anderer tropischer Formen und im Hinblick auf phyletische Beziehungen.* 177-218