

Grundzüge zur vergleichenden Morphologie des Genitalsystems der Schnecken, unter besonderer Berücksichtigung der Stylommatophora.

Von

HARTMUT NORDSIECK,
Hilden/Rheinland.

Mit 10 Abbildungen.

Bis heute sind zu einer vergleichenden Morphologie des Genitalsystems der Schnecken kaum Ansätze vorhanden, obwohl die Kenntnis des Baues des Genitalsystems zum Verständnis der Fortpflanzungsbiologie und für die Systematik von größter Bedeutung sind. Der Grund für diesen Mangel liegt vor allem in der Tatsache, daß die zwitterigen Schnecken eine große Vielfalt in der Ausbildung des Genitalsystems zeigen, die z. T. dazu führte, daß von einer Homologisierung der verschiedenen Teile des Genitalsystems bei den verschiedenen Formen ganz abgesehen wurde. Die vorgelegte Arbeit ist als Versuch zu werten, das dem Autor Bekannte über den Bau des Genitalsystems in ein Grundschema einzuordnen, das anschließend Basis für weitere Arbeiten sein kann. Die Arbeit macht nicht den Anspruch, Endgültiges in dieser Hinsicht zu leisten, da sie sich auf im Verhältnis zur Formenfülle wenige Untersuchungsergebnisse stützen muß, die zudem z. T. nicht in genügender Klarheit dargestellt sind. Vieles in dieser Arbeit muß also Hypothese bleiben, bis mehr klar dargestellte Ergebnisse gründlicher Untersuchungen vorliegen.

I. Allgemeines. Definitionen.

Das Genitalsystem¹⁾ ist die Gesamtheit der zur Fortpflanzung benutzten Organe. Es besteht aus Keimdrüse (Gonade) und Ausführgängen (Gonodukte).

A. Bau der Gonade.

Die Gonade ist stets unpaar und findet sich im allgemeinen im hinteren Teil des Eingeweidetasches nahe der Mitteldarmdrüse oder in diese eingebettet. Ihr Aufbau ist gewöhnlich der einer verzweigten tubulösen Drüse, deren Tubuli in Sammelkanäle münden, die sich endlich im Gonodukt vereinigen (Abb. 1a). In der Gonade entstehen die Geschlechtszellen (Gameten) aus dem Keimepithel.

¹⁾ Die Lagebezeichnungen proximal und distal sind in dieser Arbeit von der Gonade her gesehen.

Das Organ kann Zyklen der Aktivität und Ruhe durchlaufen, die seinen Umfang veränderlich gestalten. Die Kerne des synzytialen Keimepithels werden zu denen von Urgeschlechtszellen (Protogonien), die sich zu einer der beiden Sorten von Geschlechtszellen entwickeln, Spermato gonien oder Oogonien bzw. Oozyten. Neben den Geschlechtszellen entstehen aus dem Synzytium ungeschlechtliche Begleitzellen, die Funktionen der Ernährung und Phagozytose übernommen haben.

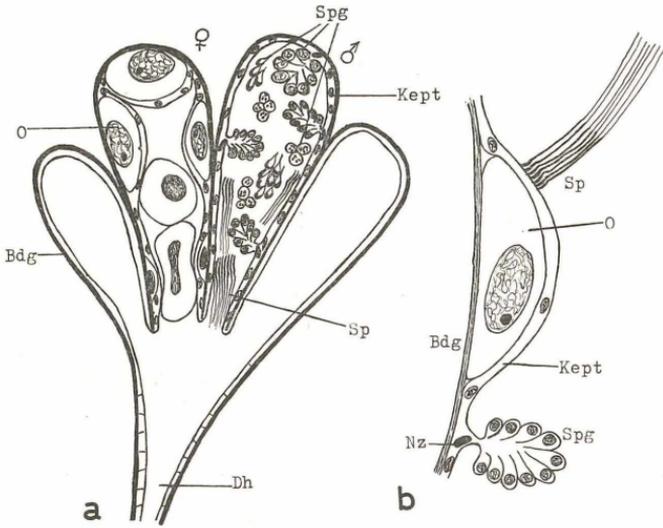


Abb. 1a-b. Schema des Baues der Gonade. — a) getrenntgeschlechtliche Gonade, b) Ausschnitt aus der zwittrigen Gonade. Erklärung der Abkürzungen siehe Seite 141.

Die Gonade bringt nur eine (getrenntgeschlechtliche Gonade Abb. 1a) oder beide Gametensorten (zwittrige Gonade Abb. 1b) hervor. Die Streptoneura sind überwiegend getrenntgeschlechtlich, gewisse Gruppen zwittrig; die Euthyneura sind bis auf ganz wenige Ausnahmen (gewisse Acochliidae) Zwitter. Die Zwitterdrüse (Ovotestis) kann männliche und weibliche Gameten in getrennten Bereichen des Organs oder nebeneinander erzeugen; die Produktion beider Gametensorten kann nacheinander oder gleichzeitig vonstatten gehen (sukzessiver oder simultaner Hermaphroditismus).

B. Bau des Gonodukts.

Die Gonade steht als Teil der sekundären Leibeshöhle (Cölo) bei den Schnecken (wie bei den übrigen Mollusken) in enger Beziehung zu deren Derivate, d. h. zu Perikard und Nephridien. Als primäre Gonodukte sind daher echte Cölodukte (Verbindungen des Cöloms zur Außenwelt) zu bezeichnen, als sekundäre ektodermale Ergänzungsbildungen im Anschluß an die primären. Funktionell läßt sich der Gonodukt in Leitungswege und Kopulationsorgane gliedern.

(Verbindung von Perikard und Gonodukt) erhalten. Im männlichen Geschlecht dient ein Teil des primären Gonodukts als Speicherorgan für Eigenspermien (Vesicula seminalis).

Der sekundäre Gonodukt (Abb. 3a-b) stellt ein ektodermales Anhangsgebilde dar, das der Mantelhöhle bzw. dem Kopffuß angehört (pallialer Gonodukt nach FRETTER 1946, soweit der Mantelhöhle, cephalopodialer G., soweit dem Kopffuß angehörig). Die funktionelle Gliederung ergibt:

- 1) drüsige Abschnitte, die die Eihüllen bilden, im weiblichen Gonodukt,
- 2) drüsige Abschnitte, die eine Samenflüssigkeit bilden, im männlichen Gonodukt,
- 3) Sammelbehälter für Fremdsperma als Anhangsorgan am weiblichen Gonodukt,
- 4) Kopulationsorgane für beide Geschlechter.

Die ersten drei sind Teile des pallialen Abschnitts, letztere können der Mantelhöhle und dem Kopffuß angehören.

Der drüsige Abschnitt, der die Eihüllen herstellt, bildet den größten Teil des pallialen Ovidukts („Uterus“ und „Ootype“ der Literatur) und setzt sich aus Gonodukt und zugehörigem Drüsengewebe zusammen, das aus epithelialen oder subepithelialen Drüsenzellen besteht; die Oberfläche des Drüsengewebes kann durch Einfaltung und Tubulibildung vergrößert werden. Im allgemeinen lassen sich zwei verschiedene Abschnitte des Drüsengewebes unterscheiden: proximal eine Eiweißdrüse, die das Nähreiweiß produziert, in dem die Eizelle schwimmt, und distal eine Nidamentaldrüse, die die Hüllen um den in das Eiweiß gebetteten Keim bildet. Die Eiweißdrüse zeigt Neigung, sich vom Gonodukt zu sondern und eine ihm anhängende selbständige Drüse zu bilden. Der palliale Ovidukt zeigt im allgemeinen eine Zweiteilung in eiausführendes (ovipares) Lumen und spermaeinführende (vaginale) Rinne, die zum Sammelbehälter für Fremdsperma führt. Bei viviparen Formen wird der distale Teil des pallialen Ovidukts in seinem oviparen Lumen durch Rückbildung des Drüsenbelags zu einem dünnwandigen Brutraum (Uterus) umgebildet, in dem die Eier bis zum Ausschlüpfen junger Schnecken festgehalten werden.

Der drüsige Abschnitt des pallialen Vas deferens (Prostata), der die Samenflüssigkeit bildet, ist den Eihüllendrüsen homolog (vgl. Abb. 3a-b) und entspricht daher in Aufbau und Lage diesem Komplex. Die Prostata bleibt meist ein einheitliches Gebilde und löst sich selten vom Vas deferens, um eine diesem anhängende selbständige Drüse zu bilden.

Der Sammelbehälter für Fremdsperma am pallialen Ovidukt ist als *Receptaculum seminis* zu bezeichnen (dieser Name darf nicht auf die später zu besprechende *Bursa copulatrix* angewendet werden!). Es hat die Funktion, fremdes Sperma zu speichern, damit dieses jederzeit zur Besamung der Eier verwendet werden kann. Die *Receptacula* sind einfache oder gegliederte Aussackungen im Bereich der Eiweißdrüse; hier und weiter oberhalb findet gewöhnlich die innere Besamung statt. Die Spermien in dem Behälter finden sich vielfach geordnet, mit den Köpfen dem Epithel zugewandt, was auf Nährfunktion des letzteren deutet. Auch phagozytäre Funktion kann z. T. nachgewiesen werden (z. B. *Bithynia*, besonders bei den *Stenoglossa*, bei denen das *Receptaculum* als sog. „braune Drüse“ ausgebildet ist).

Die Kopulationsorgane sind im männlichen Geschlecht als Penis und Anhangsorgane, im weiblichen als Vagina und Anhangsorgane zu bezeichnen.

a) männliche Kopulationsorgane:

An das palliale Vas deferens schließt sich meist ein offenes oder geschlossenes Vas deferens an, das dem Kopffuß angehört (das offene Vas deferens als Samenrinne bezeichnet, stellt die ursprünglichere Ausbildungsform dar). Es führt zum männlichen Begattungsorgan, dem Penis (Abb. 4), der verschiedene Anhangsorgane tragen kann, im allgemeinen eine kegelförmige Ausstülpung des Kopffußes (Abb. 4a), die das Vas deferens verlängert. Dieses zieht außen am Penis entlang, wenn es offen ist (Samenrinne), oder durchbohrt ihn, wenn es geschlossen ist. Bei den Euthyneura wird der Penis einziehbar, wobei sich ein Teil der umgebenden Körperdecke einstülpt und eine Penisscheide bildet (Abb. 4b). Im weiteren Verlauf der Phylogenese kann sich der Penis selbst zurückbilden (Abb. 4c). Zur Befestigung im weiblichen Gonodukt werden Haftorgane, bei den Euthyneura in Zusammenhang mit dem Übergang zu wechselseitiger Kopulation Kopulationshilfsorgane ausgebildet (Abb. 4d). Besondere Anhangsorgane des männlichen Gonodukts sind bei Übertragung des Spermas in Spermatophoren notwendig (Bspl. Epiphallus und Flagellum bei den Stylommatophora, Abb. 4c). Allgemein ist zu sagen, daß die Funktion der meisten Anhangsorgane des männlichen Kopulationsorgans noch unbekannt ist.

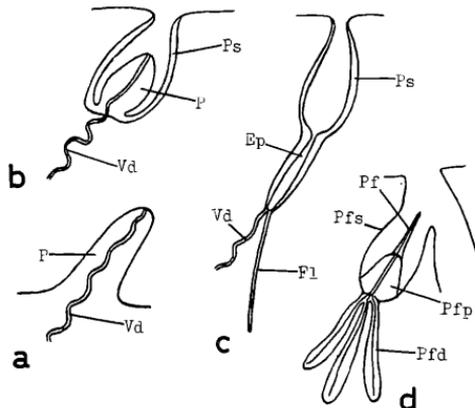


Abb. 4a-d. Schemata des männlichen Kopulationsorgans. — a) Penis der Streptoneura, b) Penis und Penisscheide der Euthyneura, c) Penisscheide und Spermatophorenbildungsorgane der Stylommatophora, d) Grundschemata des Kopulationshilfsorgans.

b) weibliche Kopulationsorgane:

Das weibliche Kopulationsorgan nimmt das männliche während der Begattung auf. In dieser Arbeit werden auch die das Fremdsperma aufwärtsleitenden Gonoduktabschnitte dazu gerechnet, da für die meisten Formen noch festzustellen ist, wie weit der Penis in den weiblichen Gonodukt vordringt. Diese treten in zwei Formen auf: entweder dient ein Teil des pallialen Ovidukts als vaginale Rinne (Monaulie des pallialen Ovidukts Abb. 3b) oder es besteht eine gesonderte Vagina neben einem Ovidukt (Diaulie des pallialen Ovidukts Abb. 5).

Am distalen Ende führt die vaginale Rinne bzw. die Vagina zu einer blasenförmigen Ausstülpung des pallialen Ovidukts, der Bursa copulatrix, die sekretorische und phagozytäre Funktionen hat. Die Bursa nimmt bei oder nach der Kopulation den größten Teil des Fremdspermas auf (die Spermatophore, wenn eine solche gebildet wird); sie resorbiert den nicht zur Besamung benötigten Teil. Der distal an die Nidamentaldrüse anschließende drüsenfreie Teil des pallialen Ovidukts, an dem die Bursa ansitzt, ist als Vestibulum zu bezeichnen. Er verlängert sich bei den Euthyneura zu einem als Vagina bezeichneten Abschnitt des weiblichen Gonodukts, der aber nur z. T. der Vagina des dialellen pallialen Ovidukts homolog ist (nur dem Abschnitt Bursa-Kopulationsöffnung).

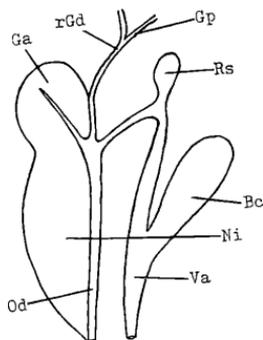


Abb. 5. Dialellie des pallialen Ovidukts bei Streptoneura.

C. Der Gonodukt der Zwitter.

Der Gonodukt der zwitterigen Schnecken (Abb. 6) besteht aus zwitterigen, weiblichen und männlichen Abschnitten. Der proximale Teil des Gonodukts, der dem gonadialen und renalen Abschnitt der getrenntgeschlechtlichen Formen homolog ist, ist einfach, also zwitterig (Zwittergang, Ductus hermaphroditicus). Der palliale und cephalopodiale Anteil des Gonodukts dagegen zeigt selbständige männliche bzw. weibliche Leitungswege und Kopulationsorgane; der palliale Abschnitt ist als Spermovidukt zu bezeichnen, wenn die Lumina der Leitungswege beider Geschlechter nicht voneinander isoliert sind.

Die Gonodukte der Zwitter werden meist (seit PELSENER 1896 vor allem FRETTER 1946) mit den weiblichen Gonodukten der Streptoneura homologisiert und entsprechend phylogenetisch von ihnen abgeleitet. Die Homologie gründet sich auf die Zweiteilung des pallialen Ovidukts in vaginale Rinne und ovipares Lumen, wobei die spermaeinführende Rinne zur spermaausführenden des Zwitter werden soll. Die Homologisierung eines Teillumens des pallialen Ovidukts der getrenntgeschlechtlichen Schnecken mit dem pallialen Vas deferens der Zwitter ist jedoch mit der Homologie des gesamten pallialen Ovidukts der ersteren mit dem pallialen Vas deferens derselben, die durch die entsprechende Entstehung bewiesen ist, unvereinbar. Abgesehen davon zeigt der Spermovidukt zahlreicher untersuchter Euthyneura eine Dreiteilung seines Lumens in ovipares Lumen, vaginale und spermaausführende Rinne (Bsp. Abb. 9a-b). Dementsprechend muß eine kombinierte Ausbildung beider Gonodukte im Zwitter angenommen werden (vgl. Abb. 6), wobei der proximale Gono-

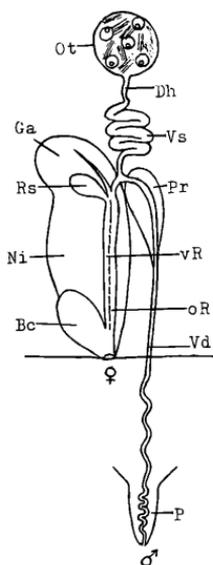


Abb. 6. Schema des Genitalsystems der Zwitter

dukt einheitlich bleibt (Zwittergang) und die Aufspaltung in einen weiblichen und einen männlichen Gonodukt erst im pallialen Teil des Gonoduktes erscheint.

Während bei simultanen Zwittern alle Teile des Gonoduktes von Anfang an gleichmäßig ausgebildet werden, ist bei sukzessiven nur der Teil des Gonoduktes voll ausgebildet, der in der entsprechenden Phase gebraucht wird. Die Unterdrückung des anderen Teils kann soweit gehen, daß das betreffende Tier in der männlichen bzw. weiblichen Phase als rein männlich bzw. weiblich angesehen wird und seine Zwitternatur nur während der Geschlechtsumstimmung zutage tritt (scheinbare Getrenntgeschlechtlichkeit; weitgehende Unterdrückung der andersgeschlechtlichen Abschnitte des Gonoduktes z. B. bei den Pteropoda, MEISENHEIMER 1905, fast vollkommene z. B. bei *Crepidula*, GIESE 1915).

II. Allgemeines zur Phylogenese des Genitalsystems. Genitalsystem der Streptoneura.

Im Verlauf der Phylogenese entwickelte sich das Genitalsystem von einer Gonade mit kurzem einfachen Gonodukt zu einem kompliziert aufgebauten Apparat, bei dem eine z. T. verwirrende Fülle von Anhangsorganen die Masse der Gonade um ein Vielfaches übersteigt.

Zum Verständnis der Phylogenese sind folgende Grundvorgänge der Entwicklung besonders zu beachten:

- a) der Übergang von äußerer zu innerer Besamung und von singulärer Eiablage zur Laichbildung unter Ausbildung zusätzlicher Eihüllen bei den Streptoneura,
- b) die Seitwärts- und Rückwärtsverlagerung der Mantelhöhle im Zusammenhang mit der Detorsion und ihre gleichzeitige Rückbildung oder Verschluss bei den Euthyneura,

- c) der Übergang von einseitiger zu wechselseitiger Kopulation bei den Zwittern,
- d) der Übergang zur Übertragung des Spermas in Spermatophoren bei den Stylommatophora.

Zu a) und c) ist folgendes zu sagen:

Die Fortpflanzung vieler Dinephridia (= Diotocardia mit zwei Nephridien) vollzieht sich durch äußere Besamung, wobei Eier und Sperma durch die Nephridien in die Mantelhöhle und weiter ins Meerwasser abgegeben werden. Die Eier sind mit einer primären Eihülle umgeben. Alle übrigen Schnecken besitzen innere Besamung und können ihre Eier mit zusätzlichen Hüllen versehen (von innen nach außen: Nähreiweiß, Eischale, Laichmasse bzw. -hülle). Innere Besamung und Ausbildung zusätzlicher Eihüllen sind Voraussetzung zum Verlassen des Meeres. Innere Besamung bedeutet meist Kopulation, die Ausbildung von Kopulationsorganen voraussetzt, während die Bildung der zusätzlichen Eihüllen die von Eihüllendrüsen erfordert.

Die Kopulation der getrenntgeschlechtlichen Schnecken ist durch Aktivität des Männchens und Passivität des Weibchens gekennzeichnet. Die einseitige Kopulation der Zwitter, die phylogenetisch ältere Form der Zwitterkopulation (zwitterige Streptoneura, beschalte Opisthobranchia, Basommatophora), vollzieht sich wie die Kopulation der getrenntgeschlechtlichen Schnecken; besondere Vorbereitungen zur Reizung des Partners (Liebesspiele) werden nicht getroffen. Die wechselseitige Kopulation der Zwitter ist offenbar mehrmals parallel aus einseitiger Kopulation entstanden (nackte Opisthobranchia, Systellommatophora, Stylommatophora). Sie ist mit einleitendem Liebesspiel verknüpft, das beide Partner zur gleichen Zeit in den erforderlichen Erregungszustand versetzt, durch den gleichzeitige wechselseitige Kopulation erst möglich wird. Die Reizung des Partners hat die Ausbildung von entsprechend wirksamen Apparaten zur Voraussetzung: Bewaffnung der Kopulationsorgane und Ausbildung eines Kopulationshilfsorgans, dessen besondere Funktion und Wirkungsweise jeweils für die einzelne Form zu klären ist (daher wurde der neutrale Ausdruck Kopulationshilfsorgan Ausdrücken wie Reizapparat oder gar Pfeildrüse vorgezogen).

Die phylogenetisch ältesten Schnecken, die Dinephridia, besitzen ein Genitalsystem, das dem hypothetischen, für die Urschnecke angenommenen (Abb. 2) bis auf das Vorhandensein nur einer (der rechten) Gonade entspricht, die durch einen Gonodukt in den Renoperikardialgang des rechten Nephridiums mündet. Nimmt man an, daß die bilateral-symmetrische Urschnecke auf beiden Seiten je eine Gonade besaß, die durch ihren Gonodukt mit dem Renoperikardialgang des entsprechenden Nephridiums verbunden war, so entspricht die eine Gonade der Dinephridia der (posttorsional) rechten Gonade der Urschnecke und stellt nicht ein Verschmelzungsprodukt beider Gonaden dar, was durch den einen einfachen Gonodukt und seine alleinige Einmündung in den rechten Renoperikardialgang bewiesen wird.

Die evoluierten Streptoneura zeigen Hand in Hand mit dem Übergang von äußerer zu innerer Besamung und von singulärer Eiablage zur Laichbildung unter Ausbildung zusätzlicher Eihüllen eine bedeutende Verlängerung des Gonodukts, die durch Einverleiben des rechten Nephridiums in den Gonodukt und Anfügen eines umfangreichen ektodermalen Anteils zustande kommt. Der Rest des rechten Nephridiums findet sich im renalen Gonodukt wieder, während sich der Nephridialsack rückgebildet hat. Dieser Teil des Gonodukts zeigt (nur

noch beim weiblichen Gonodukt) oft Verbindung zum Perikard in Form eines Gonoperikardialganges, der dem Renoperikardialgang von der Einmündung des Gonodukts bis zum Perikard bei den Dinephridia homolog ist. Beim Männchen ist er z. T. durch einen dichten Bindegewebsstrang ersetzt; er muß also im weiblichen Genitalsystem irgendeine besondere Aufgabe haben. Bei den Zwittern fehlt er immer.

Es sind keine Formen bekannt, deren renaler Gonodukt am Ende die Geschlechtsöffnung trägt, sondern bei allen wird ein pallialer Gonodukt angefügt (vgl. Abb. 3a-b). Dieser Gonoduktabschnitt läßt sich von einer Flimmerrinne am Mantelhöhlendach, die beiderseits einen Drüsenstreifen trägt (FRETTER 1946) bzw. von einem bis zum Mantelrand verlängerten drüsigen Ureter (LINKE 1933) ableiten. Als Beweise werden angeführt:

- a) die Tatsache, daß bei manchen weiblichen Dinephridia der kurze Ureter an der Ausmündung in die Mantelhöhle eine Drüse trägt (z. B. *Calliostoma*),
- b) der Aufbau des pallialen Gonodukts bei vielen Formen aus zwei drüsigen Hälften, die den Gonodukt umgeben und Dorsal- und Ventralseite dünnwandig lassen,
- c) das Vorkommen offener pallialer Gonodukte (offene Prostata bei *Littorina* und *Turritella*, offener pallialer Ovidukt bei zahlreichen Formen), nach FRETTER sekundär, z. T. als Anpassung an fehlende Kopulation aufzufassen. Bei verschiedenen Gruppen bestehen zwei Öffnungen des Gonodukts in die Mantelhöhle, neben dem distalen Genitalporus eine proximale Öffnung im Anfangsbereich des pallialen Gonodukts, z. T. an die Spitze eines kurzen Ganges verlagert, die der ursprünglichen Genitalöffnung in die Mantelhöhle entsprechen mag.

Während der größte Teil der höheren Streptoneura einen monaulen pallialen Ovidukt (Abb. 3b) besitzt, zeigen die Mononephridia (= Diotocardia mit einem Nephridium) z. T. eine Verselbständigung der vaginalen Rinne, so daß beim Weibchen zwei palliale Gonodukte auftreten: der drüsige Ovidukt und die Vagina mit Bursa und Receptaculum, die sich proximal mit dem Ovidukt vereinigt (diauler pallialer Ovidukt, Abb. 5).

Zusammen mit der Ausbildung eines pallialen Gonodukts entsteht im männlichen Geschlecht ein Kopulationsorgan mit zuführender Samenrinne, die sekundär als geschlossenes Vas deferens ins Hämocöl verlagert wird. Der Penis stellt eine konische Verlängerung der Mündungspapille des Vas deferens neben dem Tentakel (entsprechend der Windungsrichtung meist dem rechten) dar und kann auf Grund seiner Innervierung durch das Pedalganglion als Bestandteil des Fußes gelten. Andere Formen haben unabhängig davon mit Hilfe der rechten Körperteile einen Penis gebildet: z. B. *Viviparus* durch Umbildung des rechter Tentakels, *Ampullaria* aus Teilen des Mantels. Der Penis ist z. T. durch Anhangsorgane ergänzt, die nicht mit dem Kopulationshilfsorgan der wechselseitig kopulierenden Euthyneura zu vergleichen sind.

Das Genitalsystem der evoluierten Streptoneura (Abb. 3a-b) zeichnet sich also im Gegensatz zu den Euthyneura aus:

- a) durch das Vorhandensein eines Gonoperikardialganges bei vielen getrenntgeschlechtlichen Formen,

- b) durch den durchweg an das Mantelhöhlendach gebundenen pallialen Gonodukt,
- c) durch das Verbleiben der weiblichen Genitalöffnung im Bereich der Mantelhöhle, während der männliche Gonodukt weit nach vorn verlängert ist,
- d) durch den nicht einziehbaren Penis,
- e) durch das Fehlen von Kopulationshilfsorganen für wechselseitige Begattung.

III. Das Genitalsystem der Euthyneura.

Die Unterschiede des Genitalsystems der Euthyneura von dem der Streptoneura sind vorallem durch folgende Gegebenheiten bedingt:

- a) Zwitterigkeit aller Euthyneura (bis auf wenige Ausnahmen bei den Acochliadiaea),
- b) die Verlagerung der Mantelhöhle nach rechts und rückwärts (Detorsion) und ihre Rückbildung oder Verschuß,
- c) die Entwicklung von Kopulationshilfsorganen und das Zusammenlegen von männlicher und weiblicher Genitalöffnung bei Übergang zu wechselseitiger Kopulation,
- d) die Umwandlung der männlichen Endwege und der Bursa copulatrix bei der Herstellung von Spermatophoren.

Die Zwitterdrüse der Euthyneura (Abb. 1b) bildet die beiden Gametensorten entweder nebeneinander (meiste Cephalaspidea, Anaspidea und Pulmonata) oder in mehr oder weniger gesonderten Bereichen der Drüse (Pteropoda, Nudibranchia, wenige Pulmonata, z. B. *Siphonaria*), wobei in der Regel die weiblichen Follikel peripher, die männlichen zentral liegen. Die Gonodukte zeigen kombinierte Ausbildung wie für die Zwitter allgemein angegeben (Abb. 6). Dabei ergeben sich zwei Möglichkeiten:

- 1) Der palliale Gonodukt ist zweifach vorhanden, also als getrennter pallialer Ovidukt und palliales Vas deferens, die einen gemeinsamen Zwittergang (gonadialer und renaler Gonodukt) fortsetzen (Diaulie des pallialen Gonodukts, Abb. 7b). Der palliale Ovidukt weist wie bei den Streptoneura eine Zweiteilung in ovipares Lumen und vaginale Rinne auf.
- 2) Der palliale Gonodukt ist einfach vorhanden, pallialer Ovidukt und palliales Vas deferens sind zum Spermovidukt zusammengelegt, der den gemeinsamen Zwittergang fortsetzt (Monaulie des pallialen Gonodukts, Abb. 7a). Der Spermovidukt weist demnach drei Lumina auf: ovipares Lumen, vaginale Rinne und die dem pallialen Vas deferens homologe spermaausführende Rinne.

Bisher wurden monaule Zwitter als Ursprungsformen der Euthyneura angenommen. PELENEER (1896) und FRETTER (1946) leiteten den monaulen Zwitter vom weiblichen Streptoneuren ab, wobei die vaginale Rinne des letzteren zur spermaausführenden des ersteren werden sollte. Diese Homologisierung ist wie schon gesagt unmöglich, da der gesamte palliale Ovidukt der Streptoneura deren pallialem Vas deferens entspricht. Der monaule Zwitter besitzt primär nicht zwei, sondern drei Lumina im Spermovidukt (Abb. 9), wie es die kombinierte Ausbildung verlangt (gut untersuchte Beispiele: *Cylichna* (LEMCHÉ 1956), *Aplysia* (EALES 1921), *Onchidella* (FRETTER 1946), Clausiliidae (eigene Unter-

suchungen, vgl. Abb. 9). HUBENDICK (1945) leitete den monaulen pallialen Gonodukt von Amphibola und Siphonaria vom pallialen Vas deferens der Streptoneura ab; für diese Ableitung gilt die gleiche Kritik wie für die vom pallialen Ovidukt. Unter den Cephalaspidea, von denen alle übrigen Euthyneura abzuleiten sind, finden sich monaule und diaule Zwitter, ebenso unter den Ellobiacea, die an der Basis der Pulmonata stehen. Da Monaulie mit einer offenen Samenrinne, Diaulie immer mit einem geschlossenen Vas deferens zum Penis verbunden ist, kann angenommen werden, daß alle Euthyneura auf einen monaulen Zwitter zurückgehen, denn ein geschlossenes Vas deferens ist als sekundär anzusehen, nach Versenkung ins Hämocöl eine Rückentwicklung zur offenen Samenrinne nicht mehr möglich. Trotz dieser Ableitung ist festzustellen, daß *Acteon*, das sich durch nicht einziehbaren Penis als ursprünglicher Vertreter der Cephalaspidea erweist, diaul ist, die höheren Cephalaspidea dagegen meist monaul sind. *Acteon* ist danach als früher Seitenzweig der Euthyneura-Stammlinie anzusehen, ebenso die diaulen Ellobiacea.

Die Gonodukte der Euthyneura zeigen neben den beiden beschriebenen Grundformen zwei weitere Ausbildungsmöglichkeiten. Beim semi-diaulen pallialen Gonodukt (Abb. 7c) tritt die Aufzweigung in pallialen Ovidukt und palliales Vas deferens zwischen proximalem und distalem Ende des pallialen Gonodukts auf, so daß trotz Diaulie ein Spermovidukt gebildet wird (der Ausdruck semi-diaul ersetzt den LANG'schen Ausdruck pseudomonaul, bei dem noch Syntremie hinzukam). Auch diese Form findet sich bereits bei den Ellobiacea. Beim triaulen pallialen Gonodukt (Abb. 7d) werden die beiden Lumina des pallialen Ovidukts selbständig (wie beim diaulen pallialen Ovidukt der Streptoneura s. o.), so daß drei getrennte Gänge entstehen: palliales Vas

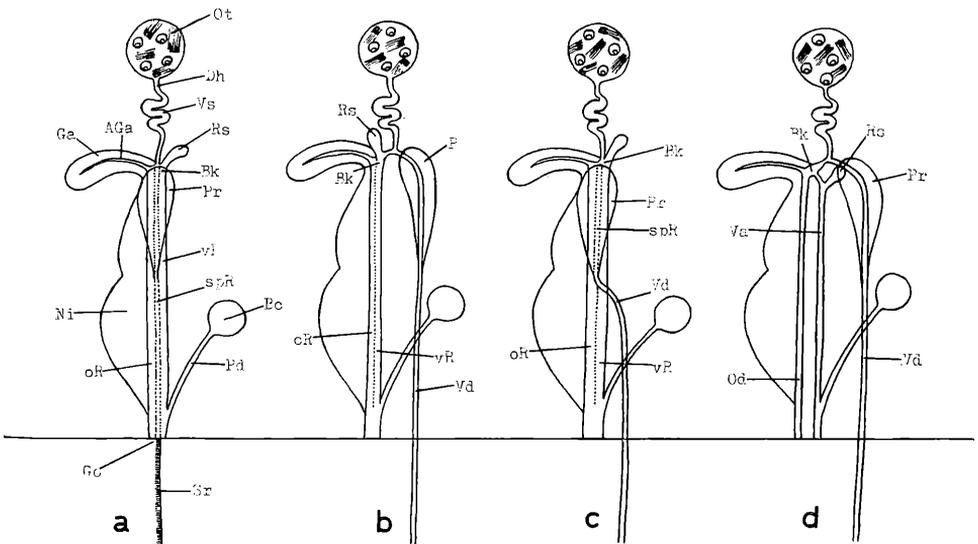


Abb. 7a-d. Monaulie, Diaulie, Semi-diaulie und Triaulie des pallialen Gonodukts. — a) Monaulie, b) Diaulie, c) Semi-diaulie, d) Triaulie.

deferens, Ovidukt und Vagina mit den Samenbehältern. Diese Form ist für verschiedene Gruppen der nackten Opisthobranchia typisch.

Nicht zu verwechseln mit Mon- oder Dialie des pallialen Gonodukts sind die Verhältnisse der Geschlechtsöffnungen, die voneinander getrennt sein oder zusammenliegen können (Abb. 8a-b). Zur Unterscheidung sollen dafür die Begriffe diatrem und syntrem eingeführt werden. Diatremie (Abb. 8a) ist der ursprüngliche, Syntremie (Abb. 8b) der auf mehreren parallelen Wegen im Zusammenhang mit der Einführung wechselseitiger Kopulation erworbene sekundäre Zustand. Bei der Kombination von Triaulie des pallialen Gonodukts mit Dia- und Syntremie sind mehrere verschiedene Ausbildungsformen möglich (Nudibranchia s. u.).

Bei den Euthyneura besteht ebenso wie bei den zwitterigen Streptoneura keine Verbindung des Zwittergangs mit dem Perikard als Gonoperikardialgang. Das männliche Element war hier bestimmend, ebenso wie in der Ausbildung einer Vesicula seminalis, die aus einer einfachen Erweiterung des Zwitterganges oder aus einem oder mehreren Blindsäcken besteht (vor allem bei Opisthobranchia häufig als selbständige Samenblase oder Ampulle). Eine Unterscheidung von gonadialem und renalem Abschnitt des Zwitterganges ist bisher unsicher.

Wesentliche Fortschritte gegenüber den Streptoneura erreichen die Euthyneura durch die Verlegung des pallialen Gonodukts aus der Mantelhöhle, zu der sie

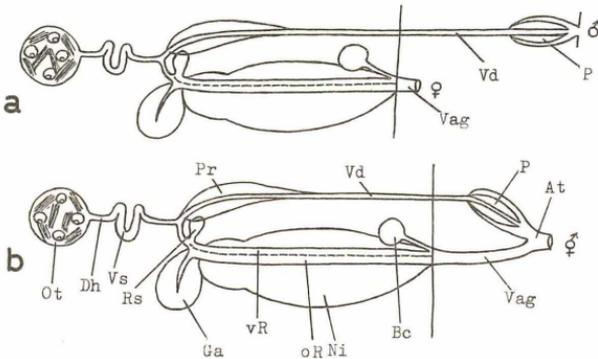


Abb. 8a-b. Dia- und Syntremie bei Euthyneura. — a) Diatremie, b) Syntremie.

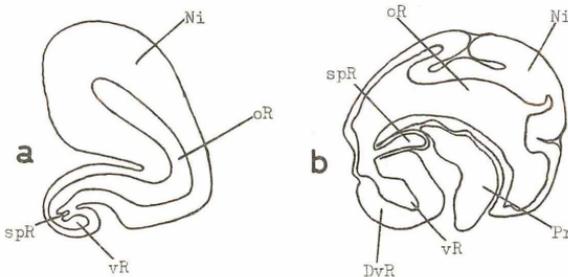


Abb. 9a-b. Spermoovidukt quer (schematisch) bei a) *Cylichna* (nach LEMCHE 1956), b) Clausiliidae (eig. Unters.).

im Verlauf ihrer Entwicklung gezwungen werden. Die Mantelhöhle verlagerte sich nach seitwärts und rückwärts (Detorsion); bei den Opisthobranchia wurde sie mehrfach mit Gehäuse und Mantel reduziert, während sie bei den Pulmonata zum Lungensack geschlossen wurde, der nur durch das Pneumostom mit der Außenwelt in Verbindung steht. Daraus ergibt sich:

- a) Der Penis konnte im Ruhezustand nicht mehr in der Mantelhöhle untergebracht werden. Im Zusammenhang damit entwickelte sich ein einziehbarer Penis, indem der diesen umgebende Bereich der Körperdecke ins Hämocöl versenkt wurde und eine Penisscheide bildete (Abb. 4b). Im weiteren Verlauf der Entwicklung neigt der Penis zur Rückbildung, bis er ganz von der Penisscheide ersetzt wird (Abb. 4c). Bei den Euthyneura wird daher die Penisscheide häufig als Penis (z. B. bei den Stylommatophora), der eigentliche Penis als Glans bezeichnet (z. B. Opisthobranchia und Basommatophora). Die bei der Begattung ausgestülpte Penisscheide wird z. T. mit Retraktor, seltener auch mit Protraktoren versehen.
- b) Der palliale Gonodukt wurde von der Decke der Mantelhöhle herab und weiter ins Hämocöl verlagert. Die Lösung von der Körperdecke brachte die Möglichkeit, die drüsigen Teile des pallialen Gonodukts, besonders die Nidamentaldrüse, mächtig zu entwickeln (wasserbewohnende Euthyneura). Die Eiweißdrüse sonderte sich wie schon bei manchen Streptoneura vom Gonodukt, um eine selbständige ihm anhängende Drüse zu bilden. Am Treffpunkt von Zwittergang, Ausführgang der Eiweißdrüse und des Receptaculum liegt die sog. Besamungskammer („fertilization chamber“, „carrefour“, als morphologischer, nicht physiologischer Begriff aufzufassen, obwohl sie bei mehreren Formen als Ort der Besamung nachgewiesen ist!). Die weibliche Genitalöffnung wurde aus der Mantelhöhle heraus nach vorn verlagert, entsprechend der weibliche Gonodukt nach vorn verlängert (Verlängerung des Vestibulums zur sog. Vagina, Bemerkungen zur Homologie s. o., Abb. 8a-b), z. T. bis zum männlichen Porus. Die Bursa copulatrix erhielt z. T. einen mehr oder weniger langen Stiel (Pedunculus).

Mit weiteren tiefgreifenden Änderungen im Bau des Genitalsystems der Euthyneura sind Übergang zu wechselseitiger Kopulation und Bildung von Spermatophoren verbunden. Das erstere ging mit der Ausbildung von Kopulationshilfsorganen und Zusammenlegen der Genitalpori (Syntremie, Abb. 8) Hand in Hand. Die Bewaffnung des männlichen Kopulationsorgans (Penis und Penisscheide mit Haken und Dornen, Penis vielfach mit Stilet) wird durch ein selbständiges Hilfsorgan ergänzt, das primär an der Penisscheide sitzt und sich möglicherweise auf die Anhangsdrüse der Penisscheide bei den Cephalaspidea („Prostata“ der Literatur, hat nichts mit der pallialen Prostata zu tun) zurückführen läßt. Das Organ hat folgenden Grundbauplan (Abb. 4d): eine Drüse mündet durch eine Papille in eine Papillenscheide, die den Kopulationsorganen ansitzt; der Papille kann ein Stilet aufgesetzt sein. Im einzelnen ist das Organ bei den verschiedenen Euthyneura sehr verschieden gestaltet, so daß die Homologie zweifelhaft ist. Zur Klärung der Homologiefrage ist nicht nur eine genaue Untersuchung der Hilfsorgane möglichst vieler Euthyneura erforderlich, sondern auch eine Klärung der Funktion bei den verschiedenen Formen während der Kopula. Vorerst muß eine Homologie aus zwei Gründen angenommen werden:

a) die Hilfsorgane haben gleichen Grundbauplan, b) sie ersetzen sich gegenseitig bei den verschiedenen Formen, soweit sie nicht fehlen. Von Bedeutung ist außerdem die Beobachtung, daß ein Überwechseln des Hilfsorgans auf das Geschlechtsatrium (gemeinsamer Endabschnitt des Gonodukts bei Syntremie) und die Vagina (im Sinne von Vestibulum) nur bei Zusammenlegen der Genitalöffnungen (Syntremie) vorkommt (Nudibranchia, Stylommatophora).

Die Herstellung von Spermatophoren (fast nur Stylommatophora, wenige Opisthobranchia und Basommatophora) erfordert eine Umbildung der männlichen Endwege sowie z. T. der Bursa copulatrix. Der distale Teil des Vas deferens wird zum Epiphallus umgestaltet (Verstärkung der Muscularis, Erweiterung des Lumens durch Einfaltung des Epithels, das drüsig wird, also Vergrößerung des Umfangs, vgl. Abb. 4c), der einen Anhang (Flagellum) erhält. In Epiphallus und Flagellum entsteht die Spermatophore, die bei der Begattung in die Bursa copulatrix übertragen wird (die Bezeichnung von Blindsäcken der Penisscheide als Flagellum bei Stylommatophora ist unzulässig!). Der Pedunculus bildet meist eine Aussackung (Divertikel), die die Spermatophore nach der Begattung aufnimmt (soweit bisher beobachtet, vgl. Abb. 10).

Der Bau des Genitalsystems der Euthyneura kann wie folgt zusammenfassend beschrieben werden: An die Zwitterdrüse schließt sich der Zwittergang an, der in seinem mittleren Teil eine Vesicula seminalis bildet. Der Zwittergang geht in den oder die pallialen Gonodukte über, wobei die beschriebenen Ausbildungsmöglichkeiten bestehen. Bei Dialie des pallialen Gonodukts teilt sich der Zwittergang am distalen Ende in Vas deferens und Ovidukt, der in die Besamungskammer übergeht. Bei Monaulie oder Semi-dialie des pallialen Gonodukts sind Beispiele bekannt, bei denen sich die gleiche Aufteilung vollzieht, das selbständige Vas deferens sich aber anschließend mit dem pallialen Ovidukt wieder zum Spermovidukt vereinigt (*Cylichna*, LEMCHE 1956; *Onchidella*, FRETTER 1946), vielleicht ein Schritt zur Dialie. Bei anderen monaulen oder semi-dialen Formen wird in diesem Bereich kein selbständiges Vas deferens gebildet, sondern vom Ende des Zwittergangs bis zum Ende des Spermovidukts wird das Spermia in einer spermaausführenden Rinne befördert.

Die beiden Lumina des pallialen Ovidukts schließen sich an die Besamungskammer an. Die vaginale Rinne nimmt ihren Ursprung im Receptaculum seminis, das als deutliche Blase („Spermatocyste“) ausgebildet oder reduziert und mit der Besamungskammer vereinigt ist. Sie verläuft von letzterem bis zur Bursa copulatrix („Spermatotheca“), die sich an das Vestibulum (verlängert als Vagina bezeichnet) anschließt. Bei Triaulie des pallialen Gonodukts ist die vaginale Rinne als selbständige Vagina vom Ovidukt abgetrennt (nur teilweise dem Vestibulum homolog). Das ovipare Lumen geht vom Ausführgang der Eiweißdrüse aus. An diese schließt sich die Nidamentaldrüse an, deren Untergliederung in verschiedene Abschnitte bei den Euthyneura wenig untersucht ist (vgl. DUNCAN 1960b).

Das palliale Vas deferens bzw. die spermaausführende Rinne hat als Anhangsdrüse die Prostata und führt als Samenrinne (bei Monaulie) oder geschlossenes Rohr (Dialie und andere Formen) zum männlichen Kopulationsorgan (Penis, Penisscheide). Der Penis (Glans) kann rückgebildet werden. Als Anhangsorgane der Penisscheide sind bei verschiedenen Gruppen eine Anhangsdrüse bzw. ein Kopulationshilfsorgan, dessen Grundbauplan bereits beschrieben wurde, von Bedeutung.

IV. Das Genitalsystem der Stylommatophora im Vergleich mit den übrigen Euthyneura.

Betrachtet man die einzelnen Gruppen im Vergleich, so ergibt sich folgendes: Cephalaspidea und Anaspidea sowie die von diesen abgeleiteten Gruppen (Thecosomata, Gymnosomata, Acochliidae) besitzen in der Mehrzahl einen monaulen pallialen Gonodukt und entsprechend eine offene Samenrinne zum Penis (Ausnahmen: für die Cephalaspidea *Acteon*, für die Thecosomata *Cavolina*, während von den wenigen bekannten Acochliidae *Hedylopsis* monaul, *Acochlidium* dial, *Strubellia* und *Microhedyle* getrenntgeschlechtlich sind). Die Penisscheide der Cephalaspidea weist meist eine Anhangsdrüse auf („Prostata“). Wieweit dieser der z. T. mit einem Stilet versehenen Blindschlauch an der Penisscheide der pteropoden Gruppen sowie das stacheltragende Hilfsorgan an der Penisscheide der Acochliidae entspricht, ist zu klären.

Sacoglossa und Nudibranchia (CHAMBERS 1934, PRUVOT-FOL 1960) zeigen im Gegensatz zu den genannten Gruppen meist einen dialen bzw. triaulen pallialen Gonodukt und entsprechend ein geschlossenes Vas deferens zum Penis. Für die Nudibranchia ist die Zusammenlegung zweier oder dreier Genitalöffnungen in eine, also Ausbildung von Genitalatria, bezeichnend (Syntremie). Bei Triaulie sind folgende Möglichkeiten bekannt: 1) alle drei Öffnungen im Atrium vereinigt, 2) Vagina und Penisscheide zum Kopulationsatrium vereinigt, Ovidukt bildet selbständige Eiablageöffnung, 3) Vagina und Ovidukt zum weiblichen Atrium vereinigt, männliche Öffnung selbständig, 4) alle Öffnungen selbständig. Bei den dialen Formen können entsprechend zwei oder nur eine Genitalöffnung vorhanden sein. Zwischen Di- und Triaulie vermitteln manche Doridacea, deren Bursa und Receptaculum durch einen eigenen Gang verbunden sind. Der Penis (Glans) kann erhalten sein oder fehlen. Bei manchen Doridacea ist an der Penisscheide, am Atrium oder an der Vagina ein Kopulationshilfsorgan ausgebildet, dessen Homologie mit dem der übrigen Euthyneura zu untersuchen wäre.

Onchidiacea und Soleolifera (zusammengefaßt als Systellommatophora) sind durch Diatremie und Ausbildung eines Kopulationshilfsorgans an der Penisscheide gekennzeichnet. Die ersteren besitzen einen semi-dialen pallialen Gonodukt und ein Hilfsorgan mit Stilet („Pfeil“) und einfacher schlauchförmiger Drüse. Bei den Soleolifera zeigen die Rathousiidae einen semi-dialen pallialen Gonodukt und genäherte Genitalpori, die Veronicellidae einen dialen pallialen Gonodukt und entfernte Genitalpori. Das Hilfsorgan der Veronicellidae besteht aus einer pfefillosen Papille und einer Vielzahl von Drüenschläuchen.

Die früher als Pulmonata zusammengefaßten Basommatophora und Stylommatophora besitzen wie die vorige Gruppe keinen monaulen pallialen Gonodukt mit offener Samenrinne (Ausnahme: *Pythia*), sondern semi-dialen oder dialen (Triaulie kommt ebenfalls nicht vor). Das Receptaculum seminis ist rückgebildet und verschmilzt mit der Besamungskammer, die Bursa copulatrix erhält einen langen Stiel (Pedunculus).

Die Ellobiacea entsprechen bis auf die genannten Unterschiede den Cephalaspidea. Die Mehrzahl der Formen ist semi-dial, wenige sind dial (z. B. *Leucophytia*, MORTON 1955). Eine Ausnahme bildet *Pythia*, die monaulen pallialen Gonodukt und offene Samenrinne zum Penis besitzt. Bei den Hygrophila

hat *Chilina* einen semi-diaulen pallialen Gonodukt wie die Ellobiacea, während die übrigen diaul sind. Im allgemeinen fehlt den genannten Gruppen der Basommatophora ein Hilfsorgan an der Penisscheide.

Die Thalassophila (HUBENDICK 1945) weisen z. T. Verhältnisse auf, die die entsprechenden Formen als stark abgeleitet erscheinen lassen. *Trimusculus* und *Salinator* sind diaul, *Amphibola* und *Siphonaria* monaul, aber auf besondere Weise. *Trimusculus* ist diatrem, *Salinator* syntrem. Bei den monaulen Formen befindet sich der einzige Genitalporus weit vorn und entspricht nicht dem zwitterigen Porus der Cephalaspidea, sondern dem männlichen Porus; entsprechend fehlt eine Samenrinne oder ein Vas deferens (sekundäre Monaulie). Bei *Amphibola* mündet der Spermoovidukt in die Penisscheide, die wie bei den Cephalaspidea eine Anhangsdrüse trägt, während eine Bursa fehlt; bei *Siphonaria* fehlt eine Penisscheide, während der Spermoovidukt zusammen mit einer Bursa und einer Anhangsdrüse (möglicherweise der der Cephalaspidea und *Amphibola* homolog) in ein Atrium mündet, das der Penisscheide von *Amphibola* homolog ist.

Für die Stylommatophora ist kennzeichnend (Abb. 10):

- a) der semi-diaule palliale Gonodukt,
- b) die zum Genitalatrium zusammengelegten Genitalpori (Syntremie),
- c) die als einfache Anschwellung des Zwittergangs ausgebildete Vesicula seminalis,
- d) die besondere Form der Besamungskammer als länglicher Abschnitt des Gonodukts zwischen der Einmündung des Zwittergangs und der der Eiweißdrüse, mit einer Ausstülpung am proximalen Ende (reduziertes Receptaculum), das ganze als Befruchtungstasche bezeichnet,
- e) die dem Spermoovidukt angelagerte, keinen selbständigen Drüsenkörper bildende Prostata,
- f) die schwach ausgebildete Nidamentaldrüse, die nur den drüsigen Wandbelag des oviparen Lumens bildet, in Zusammenhang mit der Eiablage in Form eines Geleges, das die alle Eier zusammenhaltende Laichgallerte verloren hat,
- g) der zum Epiphallus umgestaltete Endteil des Vas deferens und sein schlauchförmiges Anhangsorgan (Flagellum) (Abb. 4c), weiter die blindsackartige Ausstülpung des Bursastiels (Divertikel) bei vielen Formen, soweit sie eine Spermatophore bilden,
- h) das bei zahlreichen Formen vorhandene Kopulationshilfsorgan an Penisscheide, Atrium oder Vagina für wechselseitige Kopulation.

Der semi-diaule palliale Gonodukt entwickelt sich bei Achatinellacea und Heterurethra zu einem diaulen, so daß die Prostata einen selbständigen Drüsenkörper bildet (vorallem bei den Tracheopulmonata). Der Spermoovidukt ist bei vielen Formen (z. B. Pupillacea, Enidae, Clausiliidae, *Rumina*, *Cerion*) in drei Lumina gegliedert, wobei auch das vaginale Lumen von einem ihm eigenen Drüsengewebe umgeben ist (vgl. Abb. 9b), während bei anderen (z. B. *Arion*, Vitrinidae, *Ratnadvipia*, *Helix*) nur zwei vorhanden sind (Rückbildung der vaginalen Rinne). Eine Gliederung der Nidamentaldrüse steht noch aus.

Bei den verschiedenen Stylommatophora tritt das Kopulationshilfsorgan (SIMROTHS Pfeildrüse) in mannigfacher Ausbildung auf. Eine Homologie der verschiedenen Hilfsorgane ist aus den gleichen Gründen wie für die Euthyneura

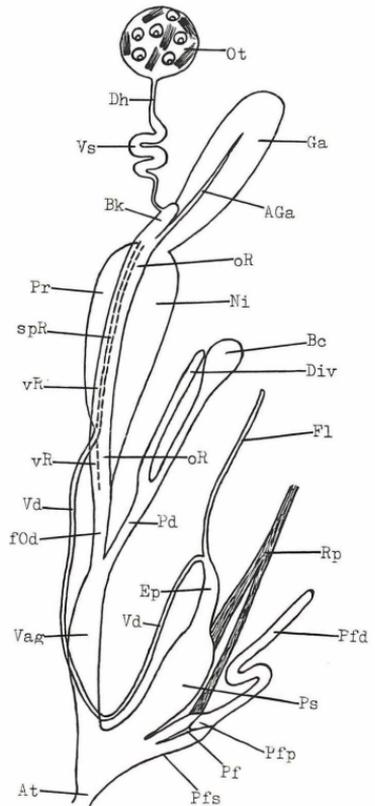


Abb. 10. Schema des Genitalsystems der Stylommatophora.

allgemein angegeben anzunehmen: gleiches Grundschema des Aufbaus; die Organe schließen sich gegenseitig bei den verschiedenen Formen aus: sie sitzen entweder an der Penisscheide, am Atrium oder an der Vagina an. Für eine Homologisierung wäre die Möglichkeit folgender Umbildungsvorgänge anzunehmen: 1) das Organ kann mit Penisscheide, Atrium und Vagina bis zur Unkenntlichkeit verschmelzen, 2) das ganze Organ oder Teile können schwinden, so die Papille, wobei die Drüse übrigbleibt, oder die Drüse, wobei die Papille übrigbleibt, 3) Teile des Organs oder das ganze Organ können sich verdoppeln oder gar vervielfachen. Bei vielen Gruppen (Achatinellacea, Pupillacea, Clausiliidae, Achatinacea, Cerionidae, Polygyracea, u. a.) besitzt die Penisscheide ein drüsiges Anhangsorgan (Penisappendix), dessen Homologie mit dem Kopulationshilfsorgan ebenfalls in Erwägung zu ziehen ist, da sich beide gegenseitig ausschließen. Eine Lösung der gestellten Fragen ist erst nach genauer Untersuchung der Kopulationsorgane und des Kopulationsverhaltens möglichst vieler Formen möglich.

Die Bedeutung des Genitalsystems der Stylommatophora für deren Systematik ist vor allem durch die Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Kopulationsorgane bedingt, die neben dem Gehäuse die wichtigsten systematischen Merkmale zeigen. Dies gilt besonders für die männlichen Endwege. Im allgemeinen lassen sich die verschiedenen Arten einer Gattung und z. T. sogar geographische Rassen

einer Art nach der Ausbildung der Kopulationsorgane unterscheiden. Hand in Hand mit dieser Vielfalt im Bau der Kopulationsorgane geht die des Kopulationsverhaltens, so daß sich auch danach einzelne Arten unterscheiden lassen (z. B. *Limax*, GERHARDT 1933, Clausiliidae, eig. Unters.). Die Plastizität im Bau der Kopulationsorgane im Verlauf der Phylogenese hat für die spezifische Differenzierung der Landschnecken größte Bedeutung. Ändert sich der Bau der Kopulationsorgane bei auseinanderstrebenden geographischen Rassen einer Art so, daß eine erfolgreiche Paarung beider Formen aus morphologischen Gründen nicht mehr möglich ist (paarungsbiologische Einnischung), so ist eine spezifische Differenzierung vollzogen, auch wenn sonstige Unterschiede unbedeutend bleiben. Bleiben die Zwischenglieder dieser Entwicklung erhalten (z. B. *Delima*, eig. Unters.), so müssen diese Formen systematisch als Rassen einer großen Art behandelt werden, obwohl sie wegen der Unmöglichkeit der Paarung übergangslos an einem Standort zusammen leben; fallen dagegen die Zwischenglieder aus irgendwelchen Gründen aus (und sei es nur ungenügende Erforschung des Gebiets), so müssen beide Formen als selbständige Arten behandelt werden.

Besondere Bedeutung erlangt die Untersuchung des Baues der Kopulationsorgane, wenn dieser sich im Verlauf der Phylogenese konservativer verhalten hat als der Gehäusebau, wie sich bei meiner Bearbeitung der Clausiliidae mehrfach erwiesen hat. Bei dieser Gruppe ist deshalb die Untersuchung der Kopulationsorgane für die Klärung der Phylogenese von größerer Bedeutung als die des Gehäuses. Die Tatsache zeigt, daß eine Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale erforderlich ist, um die systematische Stellung einer Schnecke zu klären, wobei die Möglichkeit besteht, aus phylogenetisch konservativen Merkmalen die Entstehung der Formen und ihren Zusammenhang untereinander zu erhellen.

Zusammenfassung:

Im ersten Teil der Arbeit werden die Grundzüge des Baues der Gonade und des Gonodukts der Schnecken erörtert und gleichzeitig die verschiedenen Teile des Gonodukts definiert, wobei die homologen Abschnitte von männlichem und weiblichem Gonodukt einander zugeordnet werden. Anschließend wird eine Homologisierung des Gonodukts der Zwitter mit dem männlichen bzw. weiblichen Gonodukt der getrenntgeschlechtlichen Schnecken durchgeführt, wobei sich eine kombinierte Ausbildung beider Gonodukte im Zwitter ergibt. Gonade und proximaler Gonodukt sind einfach (zwitterig), während im pallialen Teil des Gonodukts eine Aufspaltung in männlichen und weiblichen Gonodukt erscheint.

Im zweiten Teil wird versucht, die Vorgänge in der Phylogenese der Schnecken herauszustellen, die grundlegende Änderungen im Bau des Genitalsystems mit sich brachten. Bau und Phylogenese des Genitalsystems der Strepto-neura werden erörtert, anschließend die Unterschiede zu den Euthyneura zusammengefaßt.

Im dritten Teil wird das Genitalsystem der Euthyneura besprochen, wobei für die Ausbildung des pallialen Gonodukts vier Ausbildungsformen unterschieden werden: monaurer, diauler, semi-diauler und triaurer pallialer Gonodukt. Als besonders wichtig für die Ableitung des pallialen Gonodukts der

Zwitter aus einer Kombination beider Gonodukte der getrenntgeschlechtlichen Schnecken ist die Feststellung anzusehen, daß der Spermovidukt primär eine Dreiteilung in ovipares Lumen, vaginale und spermaausführende Rinne aufweist. Damit ist eine Ableitung vom weiblichen oder männlichen pallialen Gonodukt der getrenntgeschlechtlichen Schnecken allein hinfällig. Für die Verhältnisse der Geschlechtsöffnungen bei den Zwittern werden die Begriffe diatrem (getrennte Geschlechtsöffnungen) und syntrem (zusammengelegte G.) neu eingeführt. Nach Erörterung der entscheidenden Vorgänge bei der Phylogenese des Genitalsystems der Euthyneura wird eine Darstellung seines Baues gegeben, die den Grundbauplan aller Euthyneura erfassen soll.

Im vierten Teil bildet eine vergleichende Übersicht über die verschiedenen Gruppen der Euthyneura die Grundlage zu einer Darstellung des Genitalsystems der Stylommatophora im Rahmen der Euthyneura, wobei sich die vergleichende Morphologie wegen der bisher unzureichenden Untersuchungen auf die Ausbildung des pallialen Gonodukts (monaul, dial, semi-dial, triaul) und das Auftreten von Kopulationshilfsorganen für wechselseitige Begattung beschränken muß. An die Darstellung des Genitalsystems der Stylommatophora schließt sich eine Besprechung seiner Bedeutung für die Systematik dieser Schnecken an, besonders die der Kopulationsorgane für die Artentstehung (paarungsbiologische Einnischung).

Abkürzungserklärungen der Abbildungen:

AGa	Ausführgang der Eiweißdrüse	Ot	Zwitterdrüse
At	Genitalatrium	Ov	Ovar
Atr	Herzatrium	P	Penis
atSp	atypische Spermien	Pd	Pedunculus
Bc	Bursa copulatrix	Pe	Perikard
Bdg	Bindegewebshülle	Pf	Stilet des Kopulationshilfsorgans
Bk	Besamungskammer	Pfd	Drüse des Kopulationshilfsorgans
D	Enddarm	Pfp	Papille des Kopulationshilfsorgans
Dh	Zwittergang	Pfs	Scheide des Kopulationshilfsorgans
Div	Divertikel des Pendunculus	pGd	pallialer Gonodukt
DvR	Drüsenbelag der vaginalen Rinne	Pr	Prostata
Ep	Epiphallus	Ps	Penisscheide
Fl	Flagellum	rGd	renaler Gonodukt
fOd	freier Ovidukt	Rp	Retractor penis
G	Gonade	Rpg	Renoperikardialgang
Ga	Eiweißdrüse	Rs	Receptaculum seminis
Gd	Gonodukt	Sp	Spermien
gGd	gonadialer Gonodukt	Spg	Spermatogenesestadien
Gh	Gehäuse	spR	spermaausführende Rinne
Gö	Genitalöffnung	Sr	Samenrinne
Gp	Gonoperikardialgang	Te	Testis
K	Kieme(n)	Ur	Ureter
Kept	Keimepithel	V	Herzventrikel
N	Nephridium	Va	Vagina
Ni	Nidamentaldrüse	Vag	Vestibulum (Vagina genannt)
Nz	Nährzellkern des Keimepithels	Vd	Vas deferens
O	Oogonien bzw. Oozyten	vR	vaginale Rinne
Od	Ovidukt	Vs	Vesicula seminalis
oR	ovipares Lumen		

Schriften.

Das Schriftenverzeichnis gibt nur eine Auswahl aus den etwa hundert Arbeiten, die das Material für diese Arbeit geliefert haben.

- CHAMBERS, L. A. (1934): Studies on the organs of reproduction in the Nudibranchiate Molluscs, with special reference to *Embletonia fuscata* GOULD. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **66**: 599-641.
- DUNCAN, C. J. (1960a): The evolution of the Pulmonate Genital System. — Proc. zool. Soc. Lond., **134**: 601-610.
- — — (1960b): The genital systems of the freshwater Basommatophora. — Proc. zool. Soc. Lond., **135**: 339-356.
- EALLES, N. B. (1921): *Aplysia*. — L. M. B. C. Memoirs, **24**; Proc. Trans. Liverpool biol. Soc., **35**: 183-266.
- FRETTER, V. (1946): The genital ducts of *Theodoxus*, *Lamellaria* and *Trivia* and a discussion on their evolution in the Prosobranchs. — J. Mar. Biol. Assoc. Lond., **26**: 312-351.
- FRETTER, V. & GRAHAM A. (1954): Observations on the Opisthobranch Mollusc *Acteon tornatilis* (L.). — J. Mar. Biol. Assoc. Lond., **33**: 565-585.
- GERHARDT, U. (1933): Zur Kopulation der Limaciden. I. Mitteilung. — Z. Morph. Ökol. Tiere, **27**: 401-450.
- GIESE, M. (1915): Der Genitalapparat von *Calyptraea sinensis* L., *Crepidula unguiformis* LAM. und *Capulus hungaricus* LAM. — Z. wiss. Zool., **114**: 169-231.
- HUBENDICK, B. (1945): Phylogenie und Tiergeographie der Siphonariidae. Zur Kenntnis der Phylogenie in der Ordnung Basommatophora und des Ursprungs der Pulmonatengruppe. — Zool. Bidr. Uppsala, **24**: 1-216.
- LEMICHE, H. (1956): The Anatomy and Histology of *Cylichna* (Gastropoda Tectibranchia). — Spol. zool. Mus. Haun., **16**: 105-144. Kopenhagen.
- LINKE, O. (1933): Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen. — Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, (NF) **19** (5): 1-60.
- MEISENHEIMER, J. (1905): Pteropoda. In: Wiss. Ergebn. dtsh. Tiefsee-Exped. „Valdivia“
- MORTON, J. E. (1955): The functional morphology of the British Ellobiidae (Gastropoda Pulmonata) with special reference to the digestive and reproductive systems. — Philos. Trans., (B) **239**: 89-160.
- PELSENER, P. (1896): L'hermaphroditisme chez les Mollusques. — Arch. Biol., **14**: 33-62.
- PRUVOT-FOL, A. (1960): Les organes génitaux des Opisthobranches. — Arch. Zool. exp. gén., **99**: 135-224.
- SIMROTH, H. (1896-1907): Prosobranchia. In: H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, **3** (Mollusca), Abt. II, Buch 1. Leipzig.
- SIMROTH, H. & HOFFMANN, H. (1908-1928): Pulmonata. In: H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, **3** (Mollusca), Abt. II, Buch 2. Leipzig.
- THIELE, J. (1929-1935): Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Bd. 1-2. Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [95](#)

Autor(en)/Author(s): Nordsieck Hartmut

Artikel/Article: [Grundzüge zur vergleichenden Morphologie des Genital- systems der Schnecken, unter besonderer Berücksichtigung der Stylommatophora. 123-142](#)