

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier*).

Von

Ferdinand Starmühlner, Wien.

Mit 29 Textabbildungen.

Einleitung.

Die funktionelle Betrachtungsweise der Organsysteme der Gastropoden stand in der älteren Literatur meist zugunsten der reinen Beschreibung stark im Hintergrund. Erst in neuerer Zeit drang auch in der Malakologie die Ansicht durch, daß nur eine Verbindung der aus Schnittserien und Sektionen gewonnenen Ergebnisse mit der Beobachtung des lebenden Tieres ein klares Verständnis eines Organsystemes ermöglicht. Die wichtigsten grundlegenden Arbeiten in dieser Hinsicht stammen von *Ankel* 1937/38 und seiner Schule (*Eigenbrodt*, 1941), sowie von *Yonge*, 1937/38, 1947. *Ankel* und seine Mitarbeiter stellten vor allem die Funktionsweise der Gastropodenradula klar, *Yonge* richtete sein Augenmerk auf die Strömungsverhältnisse des Atemwassers in der Mantelhöhle und untersuchte deren Auswirkung auf Bau und Lagerung der Mantelorgane der Prosobranchier. Dieselbe Arbeitsweise der funktionellen Analyse wurde in vorliegender Studie über die drei einheimischen Prosobranchier *Viviparus viviparus* L., *Bithynia tentaculata* L. und *Valvata alpestris* Blauner angewandt und damit versucht, einige der zahlreichen noch bestehenden Lücken in der Kenntnis der einheimischen Prosobranchier zu schließen.

Die Besprechung der einschlägigen Literatur erfolgt an Hand der gewonnenen Untersuchungsergebnisse.

Material und Methode.

Untersucht wurden:

Viviparus viviparus L.

Bithynia tentaculata L.

Valvata alpestris Blauner.

*) Als Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Philosophischen Fakultät der Universität Wien eingereicht im Dezember 1948.

Die Sektionen erfolgten unter dem Leitz-Binokular mittels fein zugeschliffener Insektennadeln und Mikroskalpelle. Die Schnittserien wurden in üblicher Weise in Paraffin geschnitten. Die Färbung erfolgte teils in Hämalaun-Eosin, teils in Toluidinblau, letzteres in folgender Zusammensetzung:

1. 1% wässrige Toluindinblaulösung (12—24).
2. Fixieren der Färbung in 5% molybdänsaurem Ammoniak (5—10).
3. Differenzieren in 96% Alkohol, Xylol, Balsam.

Zur Darstellung des Bindegewebes wurde die Malloryfärbung nach der Heidenhainschen Modifikation vorgenommen.

1. 0.1% Säurefuchsin (3).
2. Auswaschen in Brunnenwasser.
3. Fixieren der Färbung in 5% molybdänsaurem Ammoniak (5—10).
1. 0.1% Säurefuchsin (3').
2. Auswaschen mit Brunnenwasser.
3. Fixieren der Färbung in 1% Phosphormolybdänsäure (3'—5').
4. Auswaschen und Färben in Mallor-Heidenhain (bestehend aus Annilinblau 0.5 g, Orange G 2 g, Eisessig 8 ccm, Dest. Wasser 100 ccm (5').
5. Auswaschen, Differenzieren in 96% Alkohol, abs. Alkohol, Xylol, Balsam.

Die Zeichnungen wurden z. T. vom Verfasser, z. T. von Fräulein Maria *Wimmer* nach Vorlagen des Verfassers hergestellt. Die Photos verdankt der Verfasser Fräulein Maria *Wimmer* und Herrn Dr. Herbert *Janoschik*.

1. Der Verdauungstrakt.

Die drei Abschnitte des Gastropodendarmes (Vorder-, Mittel- und Enddarm) sind bei allen drei untersuchten Arten deutlich ausgebildet (Abb. 1). Der **V o r d e r d a r m** ist für sich wieder in drei mehr oder weniger deutlich hervortretende Regionen gegliedert: die Mundhöhle, den Pharynx und den langen, schlauchförmigen Oesophagus. Die beiden erstgenannten Abschnitte und der vorderste Teil des Oesophagus bilden zusammen mit kompliziert verlaufenden Muskelzügen und Stützelementen den Pharyngealapparat oder auch Pharyngealbulbus, wie er in der älteren Literatur benannt wurde (*Leydig*, 1835, *Simroth*, 1907). In dieser Region des Darmtraktes münden außerdem die sogenannten Speicheldrüsen. Der **M i t t e l d a r m** läßt den sackförmigen Magen und den S-förmig gebogenen eigentlichen Mitteldarm unterscheiden, während der **Enddarm** ein einheitliches gerades Rohr darstellt, das an der rechten Seite der Mantelhöhle ausmündet.

a) Vorderdarm.

Der Pharyngealapparat ist bei allen drei untersuchten Arten innerhalb eines kontraktilen, jedoch nicht retraktilen Rüssels gelegen, mit dessen Hilfe das Tier sich in den Bodengrund einwühlen kann. An seiner Spitze findet sich eine längsgerichtete, spaltförmige Mundöffnung, die sich etwas nach ventral erstreckt, wodurch zwei

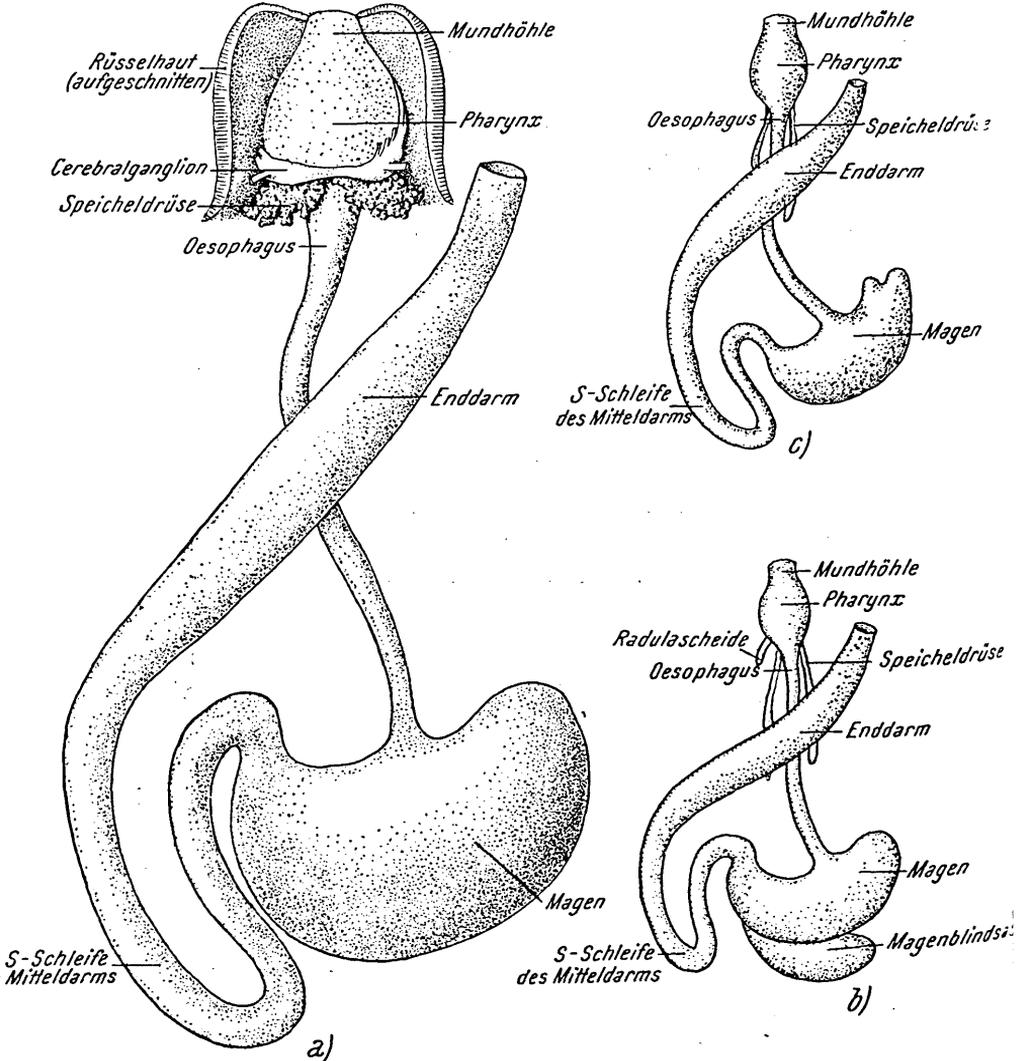


Abb. 1. a) Darmkanal von *Viviparus viviparus* L. (ca. 4× vergr.). b) Darmkanal von *Bithynia tentaculata* L. (ca. 4× vergr.). c) Darmkanal von *Valvata alpestris* Bl. (6× vergr.).

seitliche Lippen entstehen, die sogenannten äußeren Lippen. Beim Übergang vom inneren Mundspalt in die eigentliche Mundhöhle findet man außerdem noch zwei seitlich in das Lumen der Mundhöhle vorspringende Falten, die sogenannten inneren Lippen (*Eigenbrodt*, 1941). Sie teilen die Mundhöhle in eine dorsale und ventrale Rinne (Abb. 2). Etwas weiter hinten verbreitert sich die Lichtung der Mundhöhle, während von dorsal das enge T-förmige

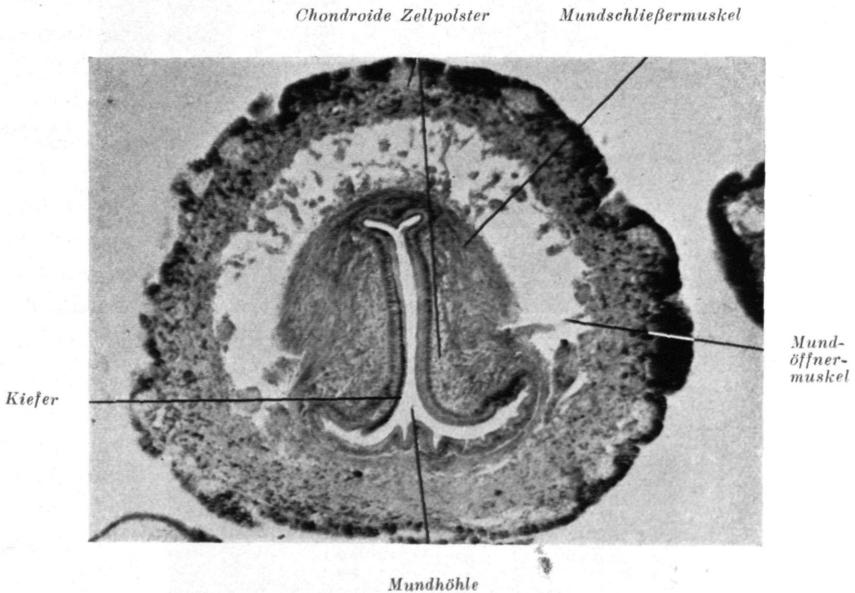
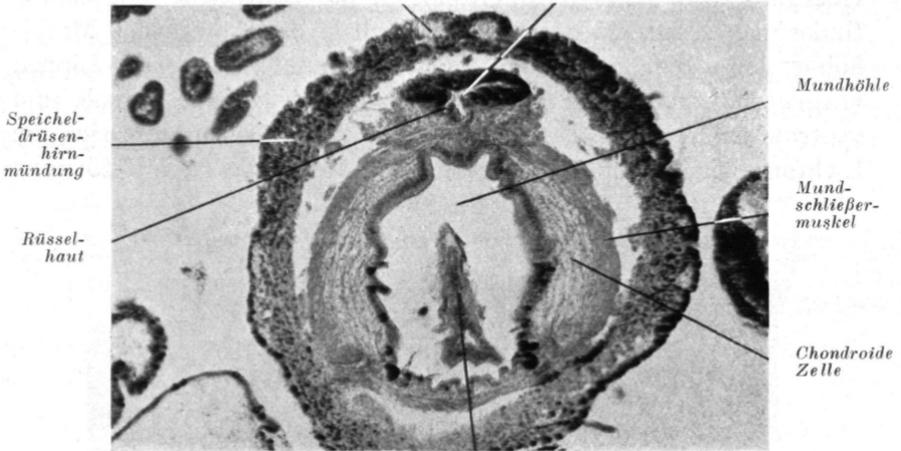


Abb. 2. Querschnitt durch den Rüssel von *Viviparus viviparus* im Bereich der vorderen Mundhöhle (ca. 60 \times vergr.). (Originalaufnahme Cine-Exakta.)

Lumen der Pharynxleitrinne einmündet (Abb. 3). An dieser Stelle münden auch die beiden Ausführgänge der Speicheldrüsen in eine unterhalb der Leitrinne ausgebuchtete Nische ein, welche nach hinten zu wieder verstreicht. Der ventrale Teil des Pharynx wird durch die Hervorwölbung der Zunge (Abb. 4) in zwei seitliche Pharyngealtaschen geteilt, welche schließlich, immer kleiner werdend, auf die Wandung des Oesophagus übergreifen. In ihrem hintersten Abschnitt besitzt die Pharyngealhöhle ventral eine blind-sackartige Ausstülpung, die Radulascheide, welche der Form nach einem abwärts gekrümmten Finger gleicht. Bei *Valvata alpestris* ist sie im Vergleich zu den beiden anderen Arten sehr kurz. Im

Chondroide Zellpolster *Pharynxleitreime*



Zunge

Abb. 3. Querschnitt durch den Rüssel von *Viviparus viviparus* im Bereich der hinteren Mundhöhle (45 \times vergr.).

Pharynx



Pedalganglion

Abb. 4. Querschnitt durch den Rüssel von *Viviparus viviparus* im Bereich des Pharynx (60 \times vergr.).

übrigen stimmen die bisher geschilderten Verhältnisse bei den drei untersuchten Arten überein, abgesehen von den absoluten Größenverhältnissen, denn *Viviparus* zählt mit ca. 50 mm Schalenhöhe zu den größten, *Valvata* mit 4—6 mm zu den kleinen einheimischen Schnecken (s. Abb. 1).

Die kubischen, mit einer dünnen Cuticula versehenen Rüsselhautepithelzellen gehen bei der Mundöffnung allmählich in die hohen zylindrischen Epithelzellen der Mundhöhle über. Letztere besitzen eine ziemlich hohe, homogene Cuticula. An den Wülsten der inneren Lippen treten an die Stelle der homogenen Cuticula in

Reihen geordnete, streng parallel gelagerte cuticulare Säulchen. Die Epithelzellen dieses Gebietes sondern jede für sich die Cuticula in — mit Eosin und Toluidinblau stark anfärbbaren — Säulchen ab (Abb. 5). Beim Übergang von der homogenen Cuticula zu den Cuticularsäulchen findet man Zellen, welche bereits die stark anfärbbaren — Säulchen abge-

schieden haben, aber noch von der homogenen, schwach anfärbbaren Mundhöhlencuticula überzogen sind. Die Höhe der Säulchen schwankt bei den einzelnen Arten zwischen 10 und 15 μ . In der Aufsicht stellen die Cuticularabscheidungen ein Mosaik sechseckiger Säulchen dar. Sie überziehen als paarige Anlage die beiden Wülste der inneren Lippe und werden als „Kiefer“ bezeichnet. Wie *Simroth*, 1907 angibt, sind sie in der beschriebenen Form bei den meisten Prosobranchiern ausgebildet, wobei ein Vergleich mit den marinen Formen zeigt, daß die Kiefer von *Viviparus*, *Bithynia* und *Valvata* verhältnismäßig schwach entwickelt sind. Die Funktion der „Kiefer“ liegt nach meinen Beobachtungen bei diesen Formen nicht oder kaum im Erfassen der Nahrung, sondern hauptsächlich in einem hermetischen Verschluss der Mundhöhle gegen das Außenmedium während des Schluckaktes.

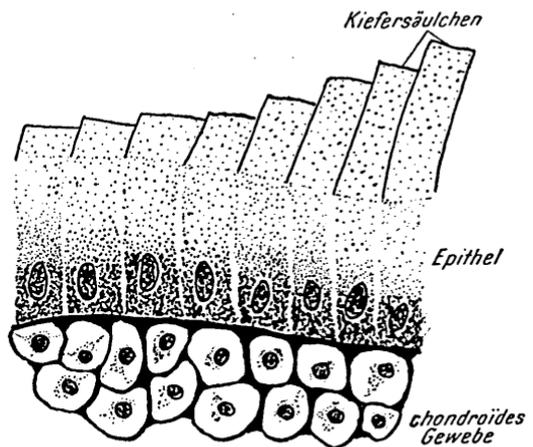


Abb. 5. Mundhöhlenepithel mit Kiefersäulchen von *Viviparus viviparus* (600 \times vergr.).

Das Epithel der Zunge ist von der sogenannten Basalmembran bedeckt, an welcher die Radulazähne inserieren. Beider Bildungsart liegt in der Radulascheide, an deren blindem Ende durch eine histo-

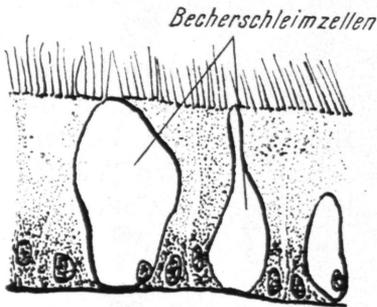


Abb. 6. Pharynxepithel und Schleimbecherzellen von *Viviparus viviparus* (800 \times vergr.).

logisch besonders differenzierte Zellgruppe — die Odontoblasten — eine ständige Neubildung der Radula erfolgt, da die einzelnen Dentikel am distalen Ende der Radula infolge der Beanspruchung beim Freßakt einer ständigen Abnützung unterliegen (Simroth, 1907).

Das Epithel der Pharynxleit-
rinne trägt lange, feine Flimmerhaare (Abb. 6), welche durch ihren Schlag die hereingebrachten Nahrungspartikelchen in den Oesophagus befördern

helfen. Zwischen den Epithelzellen des Pharynx sind zahlreiche, meist in Gruppen beisammenstehende, mit Toluidinblau tiefrot anfärbbare Schleimbecherzellen eingelagert (Abb. 6). Durch ihre ständige

innerer Marginalzahn Lateralzahn Rachiszahn

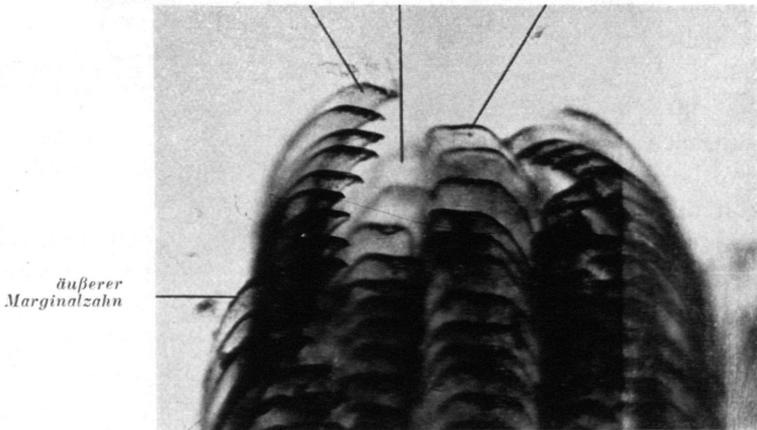


Abb. 7. Radula von *Viviparus viviparus* (300 \times vergr.). (Originalaufnahme Contax-Miflex).

Schleimproduktion ist das Pharynxepithel mit einer Schleimschicht überzogen und wird so vor einer etwaigen Verletzung durch die Radulazähne geschützt. Außerdem werden die hereingebrachten

Nahrungspartikelchen durch diesen Schleim zu größeren Brocken verkittet, welche dann der erwähnte Flimmerstrom nach hinten befördert.

Die taenioglossen Radulae von *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata* und *Valvata alpestris* wurden bereits von Troschel, 1856, beschrieben. Sie besteht bei *Viviparus viv.* (Abb. 7) aus 80 bis

100, bei *Bithynia tent.* aus 40 bis 60, bei *Valvata alp.* aus 25 bis 30 Querreihen, wobei in jeder Querreihe je 7 Zahnplatten stehen:

1 mittlerer Rhachiszahn, daran anschließend links und rechts je ein Lateralzahn, sowie ein innerer und ein äußerer Marginalzahn.

Der trapezförmige Rhachiszahn sitzt mit breiter Basis der Basalplatte auf. Die Formel seiner Dentikel lautet bei *Viviparus viviparus* $(\frac{3}{5})1(\frac{3}{5})$. Sie ist also nicht, wie Troschel noch glaubte, konstant, sondern variiert, eine Tatsache, die auch Krull 1936 bei *Viviparus viviparus* feststellte. Die äußeren Zahnplatten sitzen stets mit einem schmalen Stiel der Basalplatte auf, während das dentikelbesetzte freie Ende löffelförmig verbreitert ist (Abb. 7).

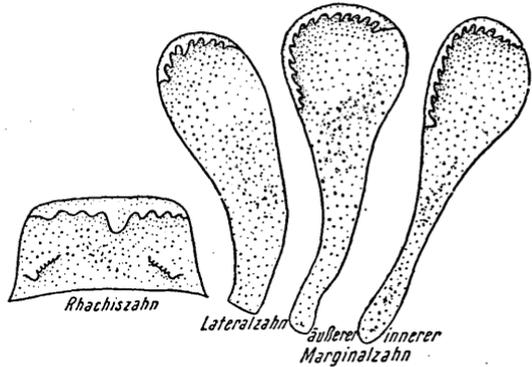


Abb. 8. Radula von *Bithynia tentaculata* (300× vergr.).

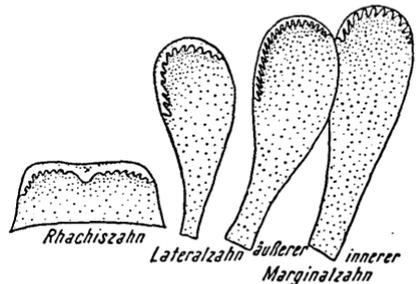


Abb. 9. Radula von *Valvata alpestris* (300× vergr.).

Bei *Bithynia tentaculata* (Abb. 8) lautet die Rhachiszahnformel

$$\frac{3/4}{3/6} \quad 1 \quad \frac{3/6}{3/6}$$

Die beiden unteren Zahlen geben die Anzahl der sogenannten Basaldentikel an, wie sie auch bei *Paludestrina*, *Lithoglyphus* und *Bithynella* festzustellen sind (Krull). Die Rhachiszahnformel von

Valvata alpestris (Abb. 9) ist (11/12)1(11/12). Die Formeln der übrigen Zähne lauten:

| | <i>Viviparus viv.</i> | <i>Bithynia tent.</i> | <i>Valvata alp.</i> |
|----------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------|
| Lateralzähne | (3/5)1(3/5) | (3/4)1(3/4) | (6/8)1(6/8) |
| Innere Marginalzähne | 9/12 | 12/14 | (11)1(11) |
| Äußere Marginalzähne | 8/9 | 10/12 | 11/12 |

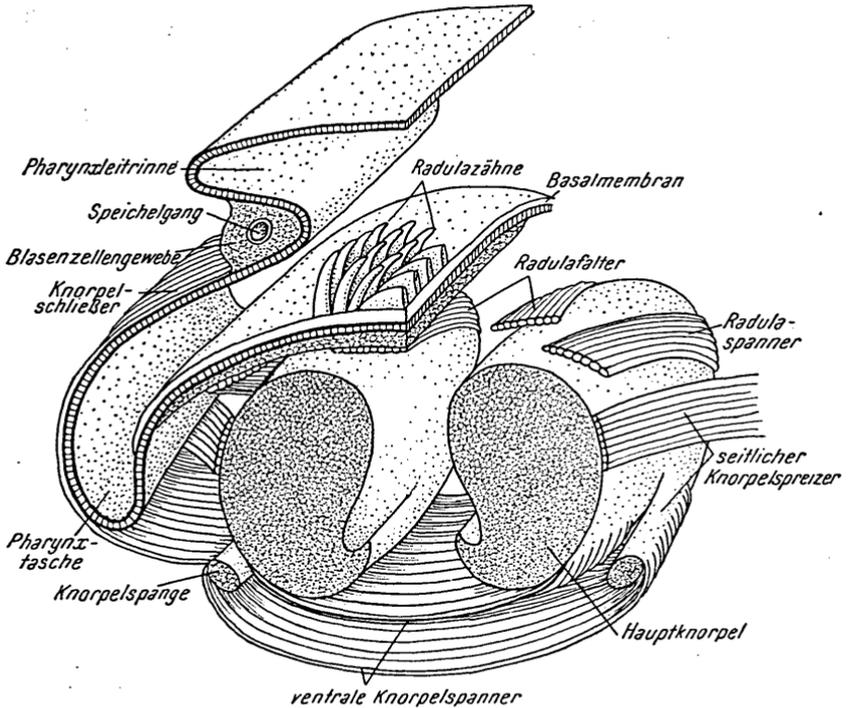


Abb. 10. Schematischer Querschnitt durch die mittlere Pharynxregion von *Viviparus viviparus*. Rechte Hälfte des Pharynx und äußere Muskulatur abgetragen. (ca. 700 \times vergr.).

Unter dem Zungenepithel befinden sich bei *Viviparus* und *Bithynia* die Zungenknorpel (Abb. 10), welche einerseits verschiedenen Muskelzügen des Zungenapparates als Ansatzstellen dienen und andererseits der Radula ein festes Widerlager bieten. Im Vergleich zu den von *Amandrut* 1836 bei *Patella* in Sechszahl aufgefundenen Knorpeln ist bei diesen beiden Arten nur mehr die paarige *Cartilago anterior* (von mir in dieser Arbeit Hauptknorpel genannt) mächtig entwickelt. Bei *Viviparus viv.* tragen diese wie

bei *Ampullaria* (*Amandrut*) je einen seitlichen Flügel (*Cartilago inferior* bei *Patella*), der distal frei absteht, während sein caudaler Teil mit dem Hauptknorpel verschmolzen ist. Bei *Bithynia tent.* ist die Verschmelzung fast vollständig und nur ein kleiner distaler

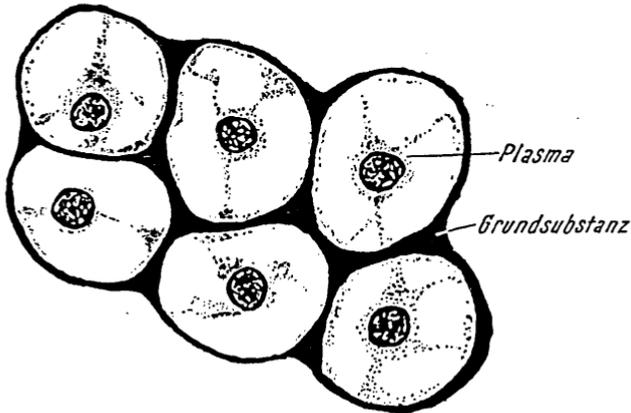


Abb. 11 a. Zungenknorpelgewebe von *Viviparus viviparus* (800 \times vergr.).

Zipfel des Flügels steht frei vom Hauptknorpel ab. Über den beiden Hauptknorpeln ist bei *Viviparus viviparus* noch jederseits, dem Zungenepithel eng anliegend, eine Knorpelspanne ausgebildet, wel-

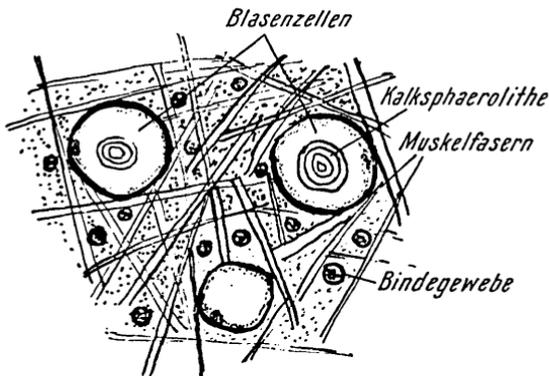


Abb. 11 b. Blasenzellen aus dem Fuß von *Viviparus viviparus* (800 \times vergr.).

che vielleicht der *Cartilago lateralis superior* von *Patella* vergleichbar ist (*Amandrut*),

Die Zungenknorpel bestehen aus dem sogenannten chondroiden Gewebe. Dieses stellt nach den eingehenden histologischen Untersuchungen *Schaffers* 1936 ein Gewebe aus polygonalen, blasigen,

schwach anfärbbaren Zellen mit großen runden Kernen dar, welche durch mit Hämalun, Toluidinblau und Mallory stark anfärbbare Scheidewände getrennt werden (Abb. 11 a). Es ist dies, wie schon *Loiselt* 1895 bei verschiedenen marinen Prosobranchiern nachweisen konnte, eine von den Zellen abgeschiedene Grundsubstanz.

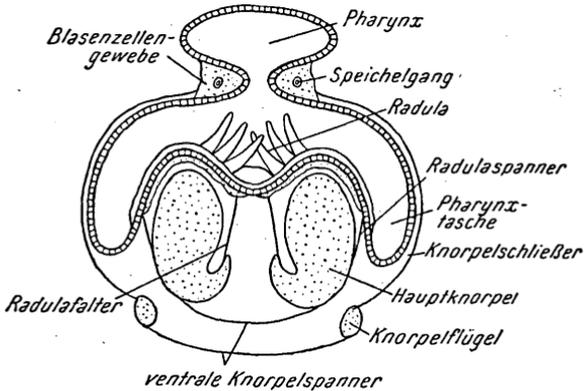


Abb. 12 a.

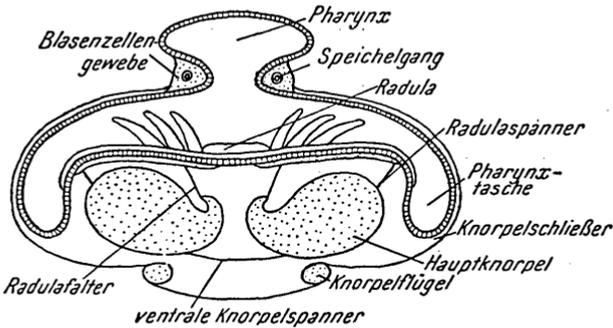


Abb. 12 b.

Abb. 12. Schematischer Querschnitt durch die Pharynxregion von *Viviparus viviparus* (ca. 150X vergr.).

a) Knorpel gespreizt (Radula gespannt). b) Knorpel geschlossen (Radula gefaltet).

Schaffer nannte daher dieses Gewebe, das eine Art Vorstufe zum eigentlichen Knorpelgewebe darstellt, „blasig-chondroid“. Es findet sich im Gastropodenkörper auch an anderen Stellen und zwar stets dort, wo eine Stützfunktion des Gewebes erforderlich ist. So zum Beispiel zur Versteifung des Rüssels unter dem Rüsselepithel oder als feste Unterlage unter dem Epithel, das die Kiefersäulchen trägt, wobei es an dieser Stelle auch als Ansatzpunkt für den die Mund-

höhle ringförmig umgreifenden Mundschließer dient. Bei *Valvata alp.* fehlt das chondroide Gewebe vollständig, somit auch die Zungenknorpel. An ihre Stelle tritt im Zungenbulbus kompaktes Bindegewebe mit eingelagerten Blaszellen. Letztere wurden ebenfalls von *Schaffer* genauer untersucht, welcher sie als „chordoide“ Zellen bezeichnet, da sich die bei ihnen feststellbare Außenmembran als eine Verdickung des Ektoplasmas erwies. Ihre stützende Wirkung liegt bloß in der Turgeszenz des wässrigen Inhaltes der Vakuole, welche die Zellen beinhalten. In den Vakuolen sind häufig sphaerische Kalkkristalle abgelagert (Abb. 11 b).

Die Muskelzüge, die den Pharyngealbulbus bewegen, lassen sich nach ihrer Wirkungsweise in fünf funktionelle Gruppen einteilen:

1. Mundschließer und -öffner.
2. Bulbuspro- und -retraktoren.
3. Radulaspanner und -falter.
4. Knorpelschließer und -öffner.
5. Radulapro- und -retraktoren.

1. a) **M u n d s c h l i e ß e r:** Bei allen drei untersuchten Arten ein flächig ausgebildeter Sphinkter, der die Mundhöhle umgreift und durch seine Kontraktion die inneren Lippen mit den Kiefern aufeinanderpreßt. (Abb. 13, 14, 15).

b) **M u n d ö f f n e r:** Die Mundöffnerfasern führen seitlich von der Basalmembran des Mundhöhlenepithels, sowie vom chondroiden Gewebe der inneren Lippen zwischen die Mundschließerfasern durchtretend zur Rüsselhaut. Durch ihre Kontraktion werden die inneren Lippen von einander entfernt, das heißt, der Mund öffnet sich. (Abb. 12, 13, 14, 15).

2. a) **B u l b o s p r o t r a k t o r e n:** Bei *Viviparus viv.* ziehen zahlreiche Fasern von dorsal und ventral zur vorderen Rüsselhaut. Weiters ist ein eigener dicker Protraktormuskel ausgebildet, der den Bulbus im Winkel, der von Radulascheide und Oesophagus-anfang gebildet wird, umgreift, um sich dann auf dem Weg zur vorderen Rüsselhaut in zwei ventrale und zwei dorsale Äste aufzuspalten (Abb. 12, 13, 14, 15). Bei *Bithynia tent.* findet man zwar die zahlreichen dünnen Protraktorfäsern wieder, ein eigener paariger Protraktormuskel ist jedoch nur an der Ventralseite des Bulbus ausgebildet. Bei *Valvata alp.* endlich zieht sowohl dorsal als auch ventral ein paariger Protraktormuskel nach vorne, wo er in die Rüsselhaut einstrahlt.

2. b) **Bulbusretraktor**: Bei sämtlichen drei Arten ist er ein dicker, paariger, von pigmenthaltigem Bindegewebe umhüllter Muskel, der seitlich hinten aus der Rüsselhaut entspringt, um am hintersten Abschnitt der Pharynxleitrinne anzusetzen. Bei *Viviparus* gibt er außerdem einen Ast zum Oesophagus ab. Seine Kontraktion bewirkt ein Rückziehen des gesamten Pharyngealbulbus (Abb. 12, 13, 14, 15).

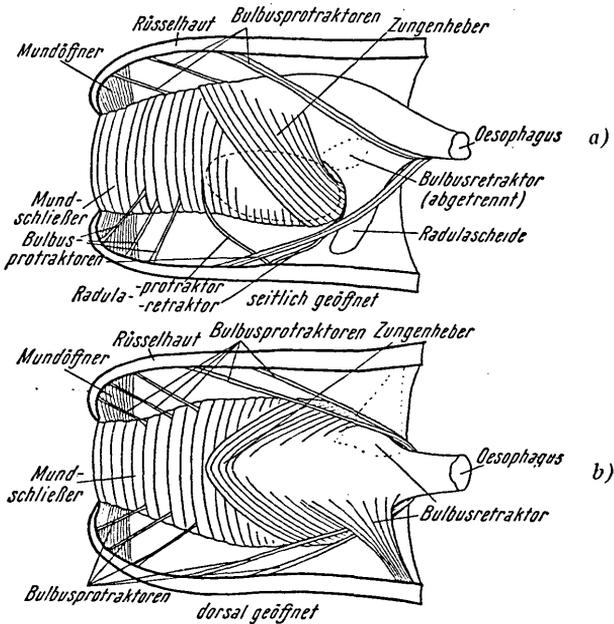


Abb. 13. Schematische Längsansicht der Pharynxregion von *Viviparus viv.* (ca. 50 \times vergr.). Die Rüsselhaut ist abgetragen um die Muskulatur sichtbar zu machen. a) Seitenansicht. b) Dorsalansicht.

3. a) **Knorpelspreizer**: Bei *Viviparus* sind ventral die beiden Hauptknorpel durch einen breiten Flächenmuskel verbunden, dessen Kontraktion eine Abspreizung der beiden Knorpel hervorruft. Bei *Bithynia* ist infolge der Verschmelzung von Hauptknorpel und Knorpelflügel der eine Spreizer zum Wegfall gekommen. Ebenso der bei *Viviparus* längs der Außenseite des Knorpels nach hinten zur Radulascheide verlaufende seitliche Knorpelspreizer. Ein ähnlich verlaufender Muskelzug ist jedoch bei *Valvata alpestris* zu finden, wo er die Radulascheide von hinten umgreift,

sich mit dem von der Gegenseite kommenden Zug vereinigt und so einen geschlossenen Halbkreis bildet (Abb. 13).

b) **Knorpelschließer**: Sie führen bei *Viviparus* und *Bithynia* von der hinteren, unteren Innenkante des Hauptknorpels

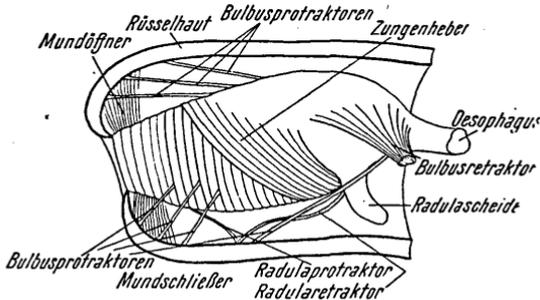


Abb. 14. Schematische Längsansicht der Pharynxregion von *Bithynia tentaculata* (ca. 150× vergr.).

nach vorne und oben, um mit breiter Fläche am vordersten Abschnitt der reduzierten Knorpelspange anzusetzen. Bei *Valvata* entspringt ein ähnlich wirkender Faserzug in gleicher Weise an der hinteren Ventralfläche der paarigen Bindegewebspolster und zieht nach oben zum hinteren Abschnitt der „Zunge“. Bei *Bithynia* und *Viviparus* arbeitet als Knorpelschließer außerdem noch jederseits ein breiter Flächenmuskel (Abb. 10, 12), der

längs der dorsalen Kante des Knorpelflügel entspringt, nach dorsal zieht, wo er in eine von Blaszellen erfüllte Nische, welche durch die Pharynxleitrinne hervorgerufen wird, einstrahlt. Sämtliche hier beschriebene Faserbezüge bewirken neben einer Funktion, die bei 4 noch erwähnt wird, ein Schließen der Knorpel.

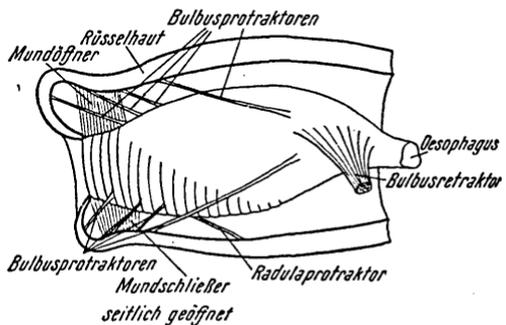


Abb. 15. Schematische Längsansicht der Pharynxregion von *Valvata alpestris* (ca. 80× vergr.).

4. a) Als **Radulaspanner** ist ein bei *Viviparus* und *Bithynia* ausgebildeter Muskelzug zu bezeichnen, der von der hinteren ventralen Außenseite des Hauptknorpels nach vorne und

oben zieht, wo er in den vorderen Abschnitt der Knorpelspange einstrahlt. Er bewirkt durch seine Kontraktion, gemeinsam mit den gespreizten Knorpeln, ein Anspannen der Radulamembran, wodurch die seitlichen Radulazähne abgespreizt werden. Bei *Valvata* wird derselbe Effekt von oben beschriebenen Spreizmuskeln bewirkt (Abb. 10, 12).

b) Als *Radulafalter* wirken sowohl bei *Viviparus* und *Bethynia*, als auch bei *Valvata* die bei den Knorpelschließern beschriebenen Faserzüge. Die Radula wird durch deren Kontraktion zwischen den beiden Hauptknorpeln, bzw. Bindegewebsspolstern, zu einer Längsrinne gefaltet. Die Zähne werden dabei fächerförmig gegen die Mitte zu eingeschlagen.

5. a) Der *Radulaprotraktor* ist ein paariger Muskelzug, der bei allen drei Arten medio-ventral aus der Rüsselhaut entspringt, um zwischen dem Mundsphinkter durchtretend an der ventralen Vorderseite der Zunge anzusetzen (bei *Viviparus* an der Knorpelstange). Durch seine Kontraktion wird die Radula nach vorne gezogen. (Abb. 12, 13, 14, 15).

b) Ein *eigener Radularetraktor* ist als paariger Muskel nur bei *Viviparus* und *Bithynia* ausgebildet. Er entspringt wie die Protraktoren ventro-median aus der Rüsselhaut und zieht dorsal an der Außenseite der Radulascheide entlang, zur ventralen Hinterseite der Zunge (bei *Viviparus* zur Knorpelspange). Bei *Valvata* übernimmt die Funktion des Rückziehens der Radula der *Radulafalter*. (Abb. 12, 14).

Mundhöhle und Pharynx sind also, wie eben beschrieben, in ein hochdifferenziertes Stütz-, Muskel- und Bindegewebssystem eingebaut, sie bilden zusammen den Körper des außerordentlich leistungsfähigen Pharyngealapparates. *Eigenbrodt* 1941 beschrieb als erste die Arbeitsweise der Radula von *Viviparus viviparus*, ließ jedoch die Funktion der einzelnen, daran beteiligten Muskelzüge unberücksichtigt. Daher sei dieses Kapitel hier genauer ausgeführt.

Die Aufgabe des Pharyngealapparates ist eine doppelte: 1. Entnahme von Nahrungspartikelchen vom Weidegrund, 2. Transport derselben von der Entnahmestelle zum Oesophagus. An diesem einheitlich ablaufenden Vorgang lassen sich verschiedene Phasen unterscheiden: 1. Bei der „Ruhestellung“ (*Eigenbrodt*) vor der Nahrungsaufnahme sind sowohl die „inneren“ wie die „äußeren“ Lippen geschlossen, d. h. der die Mundöffnung und vordere Mundhöhle umgreifende Mundschließermuskel ist ebenso wie der Bulbus-

retraktor kontrahiert. Zu Beginn des Freßaktes öffnen sich zuerst die „äußeren“ Lippen und, falls das Tier tatsächlich zu fressen beginnt, durch Kontraktion der Mundhöhlenfasern auch die „inneren“ Lippen. Dadurch entfernen sich die zwei gegenüberliegenden Kieferplatten und werden „wie ein Vorhang seitlich nach oben gezogen“ (*Eigenbrodt*). Gleichzeitig kontrahieren sich sämtliche Protraktoren, welche die Zunge der Mundöffnung nähern. Da sich außerdem auch der Zungenheber kontrahiert, wird der hintere Zungenabschnitt nach oben gehoben. Die Radula selbst wird durch Kontraktion des Radulaprotraktors nach vorn über die Knorpelkante gezogen und in Arbeitsstellung gebracht. In der zweiten Phase, der *R a s p e l p h a s e*, kontrahieren sich auch die Knorpelspreizer und besonders durch die Tätigkeit der seitlichen Züge wird die Knorpelkante mit der daraufliegenden geknickten Radula gesenkt. Durch die Knickung der elastischen Radulamembran an der Vorderkante der ausgespreizten Knorpel werden, wie *Eigenbrodt* ausführlich dargestellt hat, die seitlichen Radulazähne mechanisch von ihrer Insertionsstelle an der Basalmembran her weit nach außen abgespreizt (Abb. 12) (*Spreizzahnradula* der *Taenioglossen* nach *Ankel*). Die Randzähne bestreichen dadurch einen Bezirk des Freßgrundes, der ungefähr zweimal breiter als die Radula ist. Der eigentliche Raspelakt wird jedoch erst vom Radularetraktor besorgt, der die Radula über die Knorpelkanten nach rückwärts zieht.

Bei der Betrachtung des Freßaktes an der Aquariumwand mit einer Lupe hat man jedoch zunächst den Eindruck, daß die Radula nicht, wie oben geschildert, von unten außen nach oben innen bewegt wird, sondern umgekehrt. Diese Täuschung kommt, wie bereits *Eigenbrodt* feststellte, dadurch zustande, daß die Knorpelkante der nach oben ziehenden Radula nach unten außen entgegenbewegt wird. Es laufen also zwei Bewegungen gegeneinander, die der gespreizten Knorpelkanten, welche von oben innen nach unten außen gebracht werden, und die der Radula, die von Radularetraktoren von außen nach innen gezogen wird.

In der letzten Phase, der *R e t r a k t i o n s p h a s e*, erschlaffen sämtliche Protraktoren, der Zungenheber, die Mundöffnerfasern und die Knorpelspreizer. Dafür kontrahiert sich jetzt der mächtige Bulbusretraktor und der Mundschließer. Während erstgenannter Muskel den Zungenbulbus nach rückwärts zieht, quetscht letzterer gewissermaßen die Zunge in den hinteren Pharynxabschnitt. Die Knorpelschließer, bzw. die Radulafalter, welche gemeinsam mit dem

Radularetraktor arbeiten, bewirken, daß die Radulamembran zwischen den beiden Knorpelfalten zu einer Längsrinne gefaltet wird (Abb. 12). Die äußeren Radulazähne mit den abgeschabten Nahrungspartikelchen werden dadurch fächerartig gegen die Rhachiszahnreihe eingeschlagen.

Die ständige Schleimproduktion der Becherzellen im Pharynx verklebt die Nahrungsteilchen zu größeren Klumpen, welche durch das Rückziehen der Radula und die Flimmerung der Pharynxleitrinne in die Nähe des Oesophagus gebracht werden. In diesem Zusammenhang sei nochmals auf die Funktion des Oesophagusastes

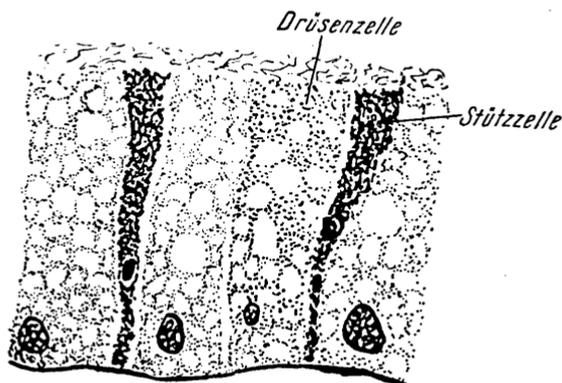


Abb. 16. Speicheldrüsenzellen von *Viviparus viviparus* (800× vergr.).

des Bulbusretraktormuskels verwiesen, durch dessen Kontraktion der Oesophagus der Zunge genähert wird. Dies bewirkt einen Verschuß der Radulascheide und verhindert dadurch, daß Nahrungsteilchen beim Rückzug der Radula in den Blindsack gelangen. Die Flimmern des Oesophagus erfassen nun die Nahrung und befördern sie zum Magen. Bei Betrachtung der letzten Freßphase von außen sieht man die inneren Lippen sich wieder einander nähern, bis sie durch festes Aneinanderpressen einen hermetischen Verschuß herstellen. Beim Einbringen der Nahrung wird dadurch verhindert, daß Wasser in die Mundhöhle nachströmt. Die Ausgangsstellung zum nächsten Biß (Ruhestellung) ist dadurch wieder erreicht.

Die Raspelspuren von *Viviparus viv.* an veralgten Aquariumwänden zeigen eine charakteristische Zickzacklinie, welche durch ein Hin- und Herschwenken des Rüssels während des Abweidens hervorgerufen wird.

In den Pharynx münden, wie bereits erwähnt, die Ausführungsgänge der Speicheldrüse. Diese ist bei *Viviparus* eine unpaare, weißliche Drüse, den Cerebralganglien dicht aufgelagert (Abb. 1 a). Bei *Bithynia tentaculata* und *Valvata alpestris* ist sie paarig ausgebildet und lang schlauchförmig (Abb. 1 b, 1 c). Die Drüsenzellen sind hochzylindrisch mit basal gelegenen Kernen und von Hämalaun stark anfärbbaren Sekretgranuli erfüllt. Zwischen den Drüsenzellen sind dunkel angefärbte schmale Stützzellen eingelagert, deren keilförmige Gestalt für alle drei Arten charakteristisch ist (Abb. 16). Das Epithel der Ausführungsgänge flimmert und ist mit Becherzellen durchsetzt.

Der lange schlauchförmige Oesophagus verläuft in einem weiten Bogen im Mantelhöhlenboden durch einen lacunären Venensinus nach hinten. Bei einer Kontraktion des Tieres ist es dem langen Oesophagus dadurch möglich, in Schlingen gelegt zu werden. Der bei *Viviparus viv.* U-förmige Bogen (Abb. 1 a) ist bei *Bithynia tent.* mehr V-förmig, da die beiden Schenkel weiter geöffnet sind (Abb. 1 b). *Andersen* (1925), der eine genaue Beschreibung des Darmkanalverlaufes dieser beiden Arten gab, erklärte dies aus der steilen Aufrichtung des Magens bei *Bithynia*. Bei *Valvata* ist der Oesophagusbogen flach (Abb. 1 c).

b) Mittel- und Enddarm.

Der Magen, im wesentlichen ein Staubecken für den Nahrungsbrei, ist bei allen drei Arten sackförmig. Bei *Viviparus* und *Valvata* (Abb. 1 a, 1 b) krümmt er sich bohnenförmig nach außen, während er bei *Bithynia* steil aufgerichtet ist. Bei *Bithynia* (Abb. 1 b) geht vom oberen Magenabschnitt ein weiter, mehr als die Hälfte des eigentlichen Magens messender Blindsack, der sogenannte Kristallstielsack, ab. Eine ähnliche Bildung beschrieb *Krull* bei *Bythinella*, *Paludestrina*, *Lithogyphus*, *Assemania* und *Latetia*.

Der histologische Aufbau der drei Mägen zeigt im allgemeinen Übereinstimmung. Die Epithelzellen des vorderen (Cardia-)Abschnittes sind von einem homogenen Cuticularsaum bedeckt, der sich an der Dorsalseite gegenüber der Oesophaguseinmündung zu einem mehr oder minder kräftigen, zahnartigen Gebilde verdickt (Abb. 17) (Magenzahn nach *Krull*). Seine Funktion liegt wahrscheinlich in der mechanischen Beschädigung der Pflanzenzellen, um den Zutritt von Fermenten zu erleichtern. Im hinteren

(Pylorus-)Abschnitt des Magens zeigen die Epithelzellen einen dichten Saum verhältnismäßig dicker Cilien, sowie zahlreiche schlanke Schleimzellen zwischen sich eingelagert (Abb. 18). Im Kristallstielsack von *Bithynia* finden wir letztere zu einer verdickten Längsleiste angehäuft, während der übrige Teil des Sackes vom gleichen Flimmerepithel, wie der hintere Magenabschnitt, ausgekleidet ist (Abb. 19). Wir haben also beim sogenannten „Kristallstielsack“ von *Bithynia* eine sackförmige Magenausstülpung mit einer lokalen Schleimzellenanhäufung vor uns.

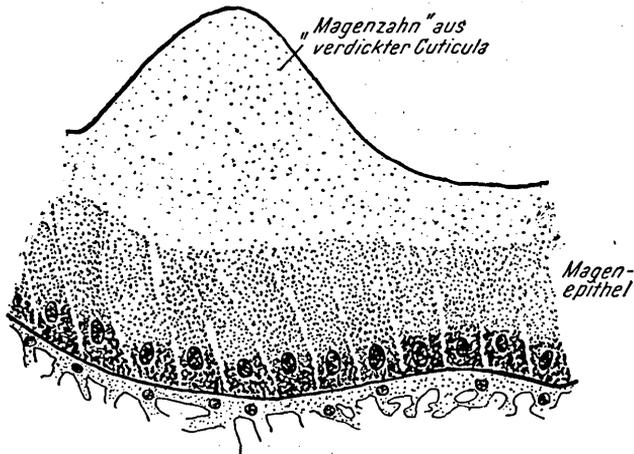


Abb. 17. Magenepithel von *Viviparus viviparus* mit „Magenzahn“ (600 \times vergr.).

Die Mitteldarmdrüsen von *Valvata alpestris* sind paarig symmetrisch ausgebildet, die beiden Ausführgänge münden getrennt, nahe dem Oesophaguseintritt. Bei *Viviparus* werden die Mitteldarmdrüsen zwar embryonal noch paarig angelegt (Simroth, 1907), die linke Partie rückt jedoch im Laufe der Torsion nach rechts und verschmilzt mit der rechten Hälfte. Am erwachsenen Tier kann man aber trotzdem noch zwei, wenn auch miteinander verwachsene Abschnitte unterscheiden, die jeder einen eigenen Ausführgang besitzen, welche beide nahe beisammen in den mittleren Magenabschnitt münden. Auch bei *Bithynia* werden die Mitteldarmdrüsen paarig angelegt (Simroth, 1907), sie verschmelzen aber im Laufe der Entwicklung vollständig zu einem unpaaren Gebilde und nur ihre nahe dem Oesophaguseintritt gelegene, paarig getrennte Einmündung erinnert noch an die ursprünglich symmetrischen Verhältnisse.

Ihrem inneren Bau nach ist die Mitteldarmdrüse eine zusammengesetzte tubulöse Drüse. Sie weist, histologisch gesehen, zwei verschiedene Zellarten auf, und zwar kann man a) die sogenannten Körner- (*Frenzel*, 1865) oder Resorptionszellen (*Barfurth*, 1880) und b) Keulen- (*Frenzel*) oder Fermentzellen (*Barfurth*) unterscheiden. Die bei *Helix pomatia* beschriebenen Kalkzellen fehlen bei *Viviparus*, *Bithynia* und *Valvata*. Die Körnerzellen, welche die

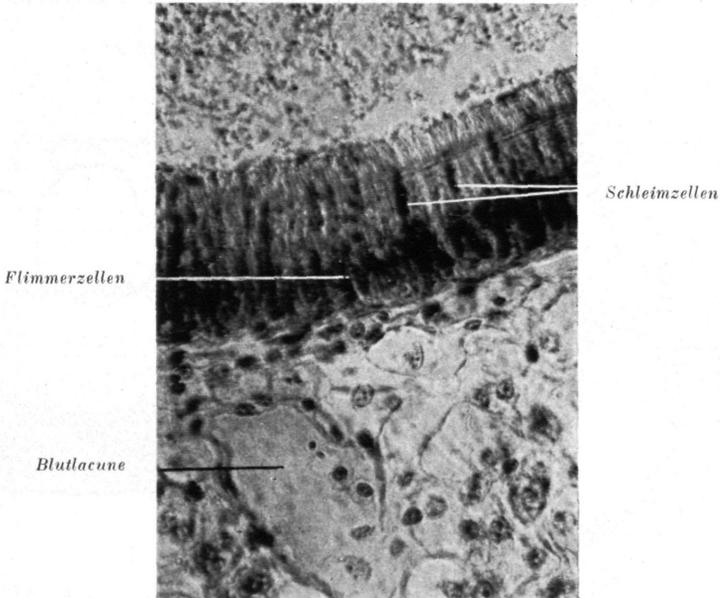


Abb. 18. Magenepithel mit Schleimzellen von *Viviparus viviparus*.
(800× vergr.).

Hauptmasse der Mitteldarmdrüsen bilden, sind durch zahlreiche kleine Vakuolen im schwach anfärbaren Plasma charakterisiert, welche von zahlreichen mehr oder minder resorbierten Nahrungsteilchen dicht erfüllt sind (Abb. 20 a). Das Plasma der Keulenzellen wird von Eosin stark angefärbt. In den großen Vakuolen liegen, diese meist ganz ausfüllend, dunkel anfärbare Sekretklumpen runder bis elliptischer Gestalt. Sie sind besonders bei *Bithynia* groß und auffällig (Abb. 20 b).

Die morphologische Verschiedenheit der beiden Zellelemente entspricht der doppelten Aufgabe, die der Mitteldarmdrüse von den meisten Physiologen zugesprochen wird. So dienen nach *Barfurth* und *Frenzel* die Körnerzellen der Resorption, während die Keulenzellen als Fermentproduzenten tätig sind. *Baecker* 1932 gelangte

jedoch bei *Helix pomatia* zur Ansicht, daß eine Unterscheidung in zwei Zellarten nicht gerechtfertigt sei, sondern, daß es sich um eine einzige Drüsenzellart handeln soll, welche sich aber in verschiedenen Funktionsstadien befindet. Eine Überprüfung dieser Ansicht in physiologischer Richtung bei unseren einheimischen Prosobranchiern wäre sicher sehr aufschlußreich.

Der eigentliche Mitteldarm ist durch eine mehr oder weniger stark ausgebildete S-Schleife gekennzeichnet. Bei *Viviparus* ist

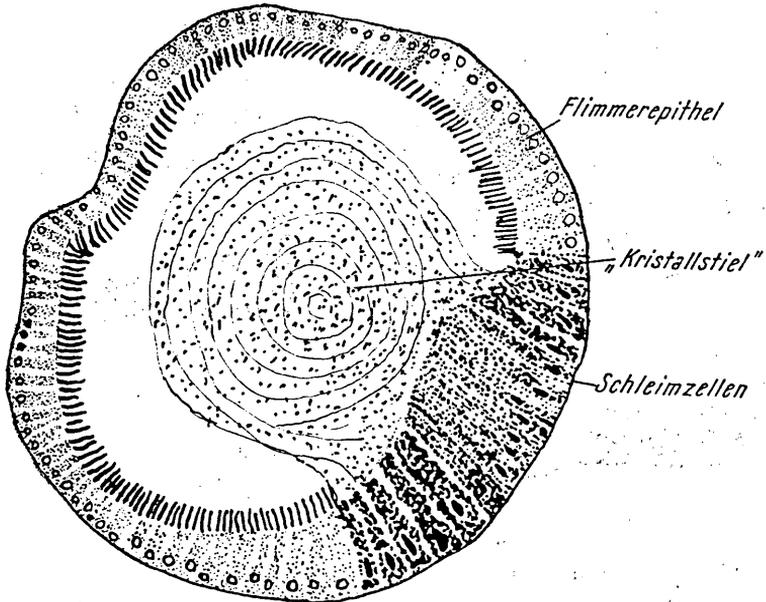


Abb. 19. Querschnitt durch den „Kristallstielsack“ von *Bithynia tentaculata* (300× vergr.).

dabei das besonders lang ausgebildete Mittelstück auffallend (Abb. 1 a). Bei *Bithynia* ist infolge der Ausbildung des Blindsackes der untere Bogen der S-Windung sehr lang, wodurch das Mittelstück stark verkürzt wird, zumal der Mitteldarm nach Umlaufen des Blindsackes in einen kleinen Bogen umwendet und sogleich in den weiten, rückläufigen Enddarm übergeht (Abb. 1 b). Bei *Valvata* ist die Mitteldarm-S-Windung auf ein kurzes, hinter dem Magen befindliches Knie reduziert, das sofort in den Enddarm ausläuft (Abb. 1 c).

Der Enddarm ist bei sämtlichen drei Arten ein weites gerades Rohr, das an der rechten Seite am Dach der Mantelhöhle nach

vorne verläuft, wo es knapp vor dem Mantelrand ausmündet. Bei *Viviparus* und *Bithynia* mündet er über einer Hautfalte, die beim herumkriechenden Tier zu einem Rohr gekrümmt ist und als Ausfuhrsypho der Ableitung der Exkrete und des verbrauchten Atemwassers dient. Bei *Valvata alpestris* findet sich an der Stelle des Siphos ein tentakelartiges Gebilde, der sogenannte Pallialtentakel, dessen Flimmerzellen ebenfalls die Abfuhr der vom Enddarm austretenden Fäcesballen besorgen.

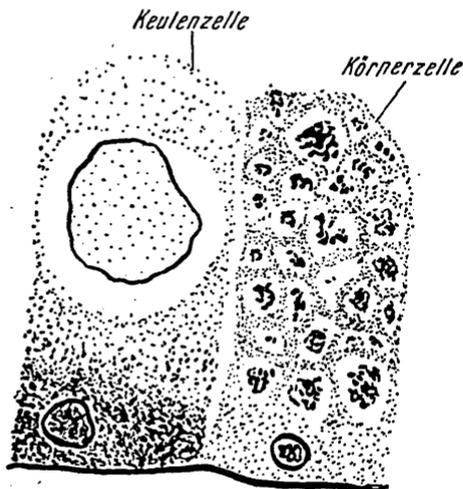


Abb. 20 a.

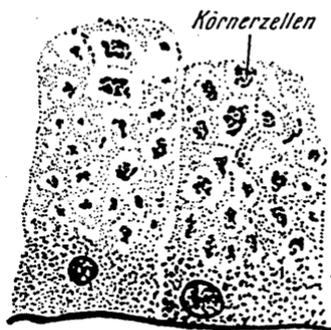


Abb. 20 b.

Abb. 20. Leberzellen, a) von *Viviparus viviparus*, b) von *Bithynia tentaculata* (800 \times vergr.).

Die Epithelzellen des Mitteldarmes, sowie des Enddarmes weisen keine Besonderheiten auf. Sie sind zylindrisch bis kubisch und mit Eosin nur schwach anfärbbar. Die Mitteldarmzellen, sowie die Zellen des vorderen Enddarmabschnittes flimmern, während die Enddarmzellen gegen den Anus zu mit einer dünnen Cuticula versehen sind.

Zusammenfassung.

Im Vorstehenden wird eine vergleichende Beschreibung des Darmtraktes von *Viviparus viviparus* L., *Bithynia tentaculata* L. und *Valvata alpestris* Bl. gegeben und besonders der Pharyngealapparat funktionell analysiert.

1. Der „Kiefer“ stellt ein Mosaik sechskantiger, in Reihen geordneter Säulchen von 10 bis 15 μ Höhe dar, die von je einer Epithelzelle dieses Gebietes der Mundhöhle abgeschieden werden.

2. Die Zahl der Dentikel an den Radulazähnen variiert bei jeder Art innerhalb bestimmter Grenzen.

3. Der „Zungenknorpel“ besteht bei *Viviparus viviparus* L. aus 1 Paar Hauptknorpeln, 1 Paar Knorpelflügeln und 1 Paar Knorpelspannen, bei *Bithynia tentaculata* sind die Knorpelflügel vollkommen mit dem Hauptknorpel verschmolzen. Bei *Valvata alpestris* Bl. ist an Stelle des „Knorpel's“ ein Bindegewebsspolster ausgebildet.

4. Am Pharyngealbulbus lassen sich folgende Muskelgruppen unterscheiden:

- a) Mundschließer und -öffner,
- b) Bulbuspro- und retraktoren,
- c) Radulaspanner und -falter,
- d) Knorpelschließer und -öffner,
- e) Radulapro- und -retraktoren.

5. Die Nahrungsaufnahme mittels der Radula erfolgt in vier Phasen:

1. Ausgangsphase,
2. Protraktionsphase,
3. Raspelphase,
4. Retraktionsphase.

6. Die Speicheldrüse ist bei allen drei Arten aus Drüsen- und Stützzellen zusammengesetzt.

7. Der Magen aller drei Arten ist im Cardiaabschnitt von Cuticula ausgekleidet, die sich gegenüber vom Oesophaguseintritt zu einem Magenzahn verdickt. Der Pylorusabschnitt ist mit Flimmerepithel versehen. *Bithynia tentaculata* L. besitzt einen Kristallstiel-sack, der nichts weiter als eine Ausstülpung des hinteren Magenabschnittes darstellt. Er ist ebenso wie dieser von Flimmerepithel ausgekleidet, besitzt aber einen Wulst lokal angehäufter Schleimzellen und enthält ein dickschleimiges Sekret.

8. Die Mitteldarmdrüse ist aus Resorptions- und Fermentzellen zusammengesetzt. Kalkzellen fehlen.

2. Die Mantelhöhle und ihre Organe.

Das morphologisch auffallendste Merkmal der Prosobranchiermantelhöhle, die asymmetrische Lagerung der in ihr befindlichen Organe, hat seit jeher zu den verschiedensten Mutmaßungen und Hypothesen über die Entstehung dieser Verhältnisse Anlaß gegeben. In der folgenden Zusammenfassung dieser Anschauungen folge ich *Yonge* 1947.

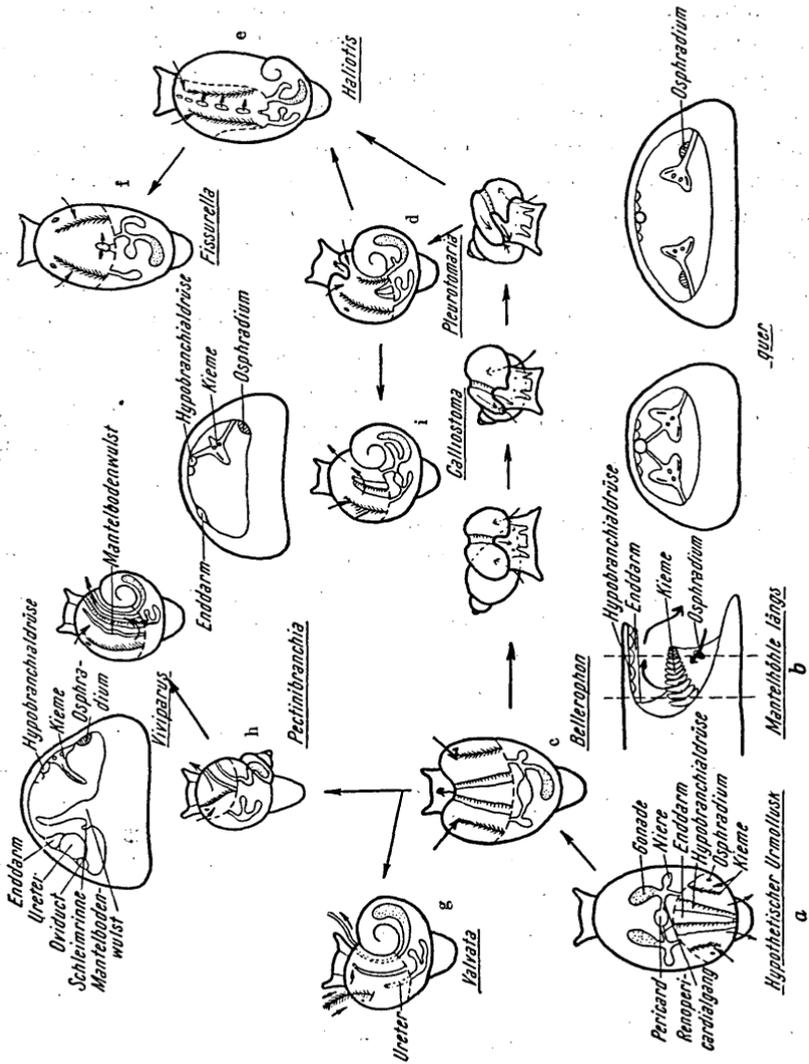


Abb. 21. Schematische Entwicklung der Prosobranchiermantelhöhle.
 (Verändert nach Yonge).

Als Ausgangspunkt wird ein hypothetischer Urmollusken-
 konstruiert (Abb. 21 a), der dadurch gekennzeichnet ist, daß die
 Mantelhöhle hinter dem Eingeweidetasch liegt. Am Dach der
 Mantelhöhle verläuft in der Mediane der Enddarm bis zum Mantel-
 rand, wo er mit dem After ausmündet. Links und rechts davon
 findet sich je eine Hypobranchialdrüse, auf die je ein doppelfiedriges

Ctenidium folgt, das an einer dorsalen und ventralen Membran horizontal aufgehängt ist (afferente und efferente Membran nach *Yonge*). Den Abschluß bildet beiderseits ein Osphradium. In das Lumen der Mantelhöhle würden außerdem ein Paar Nieren ausmünden, die einerseits durch den Renopericardialgang mit dem Pericard in Verbindung stehen und andererseits auch mit der Gonade eine offene Verbindung haben. Die Niere würde demnach auch als Gonoduct funktionieren. Der Atemwasserstrom würde bei einem derart beschaffenen Tier nach *Yonge* am Mantelboden hereingeflimmert, zwischen den einzelnen Kiemenblättchen nach oben und durch einen ausleitenden Strom wieder nach außen getrieben werden, wobei er, etwaige Exkretstoffe mitnehmend, über das dorsale Metapodium abgeleitet würde (Abb. 21 b). Fraglich bleibt allerdings meiner Meinung nach, ob nach dieser Darstellung nicht eine Durchmischung des einströmenden mit dem ausströmenden Atemwasser stattgefunden haben müßte.

Die nächste Abbildung (Abb. 21 c) zeigt die Verhältnisse nach stattgefundener Torsion der Mantelhöhle um 180° . Über die mutmaßlichen Ursachen dieser Drehung bestehen eine größere Anzahl von Theorien, die jedoch alle keine ausreichende Erklärung geben können. *Yonge* neigt zu der modernsten Theorie von *Garstrang* hin, der die Torsion auf eine plötzliche embryonal-larvale Mutation zurückführen will, welche für die Larve von sofortigem Vorteil gewesen sein müßte, da es ihr nun möglich wurde, Velum, Kopf und Fuß in die Mantelhöhle zurückzuziehen. Doch dies nur nebenbei. Die Tatsache einer Torsion der Mantelhöhle ist jedenfalls als erwiesen anzusehen, da sie sowohl embryonal, als auch morphologisch durch die Kreuzung der Pleurovisceralkonnektive nachzuweisen ist. Betrachten wir nun die nach vorne gedrehte Mantelhöhle, wie sie unter Abb. 21 c abgebildet ist, so sehen wir, daß der bei 1 a geschilderte Atemwasserstrom jetzt mit den Exkretstoffen über den Kopf geleitet werden müßte, was auf alle Fälle für das Tier als äußerst ungünstig anzusehen wäre. Nach *Yonge* hat dies zur Bildung eines medianen Schlitzes im Mantelhöhlendach und in der Schale geführt, wodurch der abführende Wasserstrom nach oben abgeleitet werden konnte. Von den ursprünglich als paarig anzunehmenden Gonaden hat sich nur die ursprünglich linke, jetzt rechte erhalten, welche in die ursprünglich linke, jetzt rechte Niere einmündet. Derartige Verhältnisse mögen bei der fossilen Form *Bellerophon* vorgeherrscht haben. Wegen der spiraligen Aufrollung

des Eingeweidesackes, welche wahrscheinlich getrennt von der Torsion erfolgte, nimmt *Yonge* nach *Neefs* Hypothese an, daß zur Herstellung des dadurch verlagerten Gleichgewichtes der Schlitz (und natürlich auch der Enddarm) sich allmählich nach rechts verlagerte, was eine Reduktion der rechten Hälfte der Atemhöhle herbeiführte (Abb. 21 c). Diese Verhältnisse finden sich heute noch bei der sehr alten Familie *Pleurotomariidae* (Abb. 21 d). An diese Form schließt *Yonge* *Haliotis* (Abb. 21 e) an, bei welcher eine Rückbildung der spiraligen Aufrollung festzustellen ist, während gleichzeitig infolge der massigen Entwicklung des Columellarmuskels die Mantelhöhle zusammengepreßt und nach hinten verlängert erscheint, was seinerseits wieder die Ausbildung von hintereinandergereihten Löchern in Manteldach und Schale, anstatt eines randständigen Schlitzes verständlich macht. *Scissurella* und *Fissurella*, die das Endstadium dieser Entwicklungsreihe darstellen, sind wieder vollkommen zur symmetrischen Schale zurückgekehrt, die ein terminales Ausfuhrloch für das Atemwasser besitzt (Abb. 21 f). Die rechte Niere ist bei allen diesen Formen gegenüber der linken vergrößert und dient der Ausleitung der Genitalprodukte. Die bisher geschilderten Formen sind durch die Ausbildung zweier doppelfiedriger Kiemen gezwungen, auf hartem Untergrund, d. h. in klarem Wasser zu leben, da in sedimentreichem Wasser, wie es auf Schlamm- und Sandboden der Fall ist, sehr leicht eine Verstopfung der Mantelhöhle erfolgen könnte.

Bei den Neritaceen, Valvataceen (Abb. 21 g) und Pectennibranchiaten (Abb. 21 h) verschwindet die rechte Niere vollkommen (sie wird embryonal in den Gonoduct eingebaut) und nur die linke Niere funktioniert als Exkretionsorgan. Dadurch wird auf der rechten Seite Platz für die Ausbildung von Anhangsdrüsen (Eiweiß-, Schalendrüsen), welche das Auftreten von dotterreichen Eiern mit Schutzhülle ermöglichen und so nach *Yonge* diesen Formen Gelegenheit bieten, ins Süßwasser und sogar an Land zu gehen. Die Ausbildung von mit Schutzhüllen versehenen Eiern erfordert ihrerseits wieder eine innere Befruchtung, welche erst durch die Ausbildung eines Penis im ♂ Geschlecht möglich wird. Alle diese hier aufgezählten Merkmale (dotterreiche Eier mit Gallerthülle, innere Befruchtung, Penisbildung) sind bei den drei obgenannten Gattungen gegeben, welche auch tatsächlich ins Süßwasser eingewandert und in einigen Arten auch an Land gegangen sind.

Bereits bei *Colliostoma* (Abb. 21 i) findet sich eine, schon bei *Pleurotomaria* und *Haliotis* angedeutete, starke Reduktion des rechten Ctenidiums vor, während das linke eine bedeutende Verlängerung erfährt, das durch eine entsprechende Verlängerung der Aufhängemembran erreicht wird, während die Kiemenachse mit dem Manteldach verwächst. Die innere Kiemenblättchenreihe des doppelt gefiederten Ctenidiums (*Aspidobranchia*) wird dadurch überflüssig und rückgebildet. Bei den Pectinnibranchiern sind diese bei den Trochaceen angedeuteten Verhältnisse extrem verwirklicht. Die Kiemenachse ist in ihrer ganzen Länge mit dem Mantelhöhrendach verwachsen und nur eine Blättchenreihe hängt in die Mantelhöhle. Die rechte Hälfte der Mantelhöhle dient der Ausleitung des Atemwassers und in sie münden daher auch After, Niere und Gonoduct. Der Atemwasserstrom verläuft nun von links nach rechts, welches die idealste Lösung für den Atemwasserstrom nach der Torsion darstellt. Für die Hinausbeförderung von eingeschwemmtem Sediment ist ein am Boden der Höhle verlaufender Cilienstrom vorhanden (z. B. bei *Buccinum*). Durch die Ausbildung von Einfuhr- und Ausfuhsipho wird es so den Pectinnibranchiern möglich, auch in weiches Substrat zu gehen.

a) *Die Anatomie der Mantelhöhle von Viviparus viviparus und Bithynia tentaculata.*

Betrachten wir nun die Mantelhöhle der beiden Süßwasserprosobranchier *Viviparus* und *Bithynia* — *Valvata* sei wegen der abweichenden Ausbildung der Mantelhöhle weiter unten getrennt besprochen —, die in dieser von *Yonge* aufgezeichneten Entwicklungsreihe der Mantelhöhle eine hohe Spezialisierung aufweisen. Bei beiden Formen beginnt die Höhle mit einer weiten Öffnung, die, nach hinten zu immer enger werdend, spitz ausläuft. Im Modell könnte man sie durch eine spitze Tüte darstellen, die an der Ventralseite etwas abgeflacht wurde. Die Mantelhöhle wird sowohl bei *Viviparus*, als auch bei *Bithynia* durch einen am Mantelhöhlenboden längs der Mediane nach hinten verlaufenden, pigmentierten Wulst in eine linke — einleitende — und eine rechte — ausleitende Hälfte geteilt (Abb. 22, 23).

Die bereits von *Yonge* beschriebene Zweiteilung der Mantelhöhle der Pectinnibranchier in eine das Atemwasser einleitende und eine ausleitende Hälfte ist so bei diesen beiden Formen in höchster Ausbildung vorzufinden.

An der Decke der Mantelhöhle befinden sich bei beiden Arten in charakteristischer Anordnung die einzelnen Mantelorgane und Ausführkanäle (Abb. 22, 23).

1. Zu äußerst links befindet sich knapp hinter der Hautfalte des Mantelrandes, die den Einfuhrsiphon für das einströmende Atemwasser bildet, das *O s p h r a d i u m*.

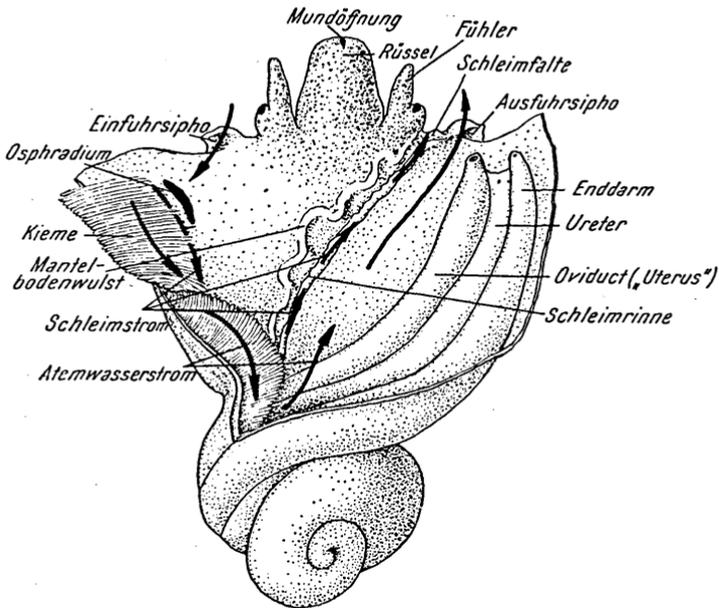


Abb. 22. Mantelhöhle von *Viviparus viviparus* durch dorsalen Längsschnitt geöffnet (Vergr. ca. $1\frac{1}{2}\times$).

2. Anschließend liegt die einreihig gefiederte *K i e m e* als eine Längsreihe dreieckiger Blättchen.

3. Als letztes Organ in der respiratorischen Mantelhöhlenhälfte folgt rechts die *H y p o b r a n c h i a l d r ü s e* als ein drüsiger Längswulst.

4. Bereits in der ausleitenden Hälfte liegt der *E n d d a r m*, der mit dem Anus knapp vor dem Mantelrand ausmündet.

5. Knapp neben dem Enddarm verläuft bei *Viviparus* noch der *U r e t e r*, der mit einer Papille ebenfalls knapp vor dem Mantelrand ausmündet (Abb. 22, 23).

6. Ganz zu äußerst rechts verläuft beim ♀ von *Viviparus* der Uterus, der bei erwachsenen Tieren stets mit Embryonen erfüllt ist, die hier ihre gesamte Entwicklung durchmachen. Beim ♀ von *Bithynia* ist an dieser Stelle der Oviduct gelegen, der von einer Eiweißdrüse umhüllt wird.

Bei *Viviparus viviparus* sind an der rechten Seite des Mantelbodenwulstes an der Basis zwei Längslippen ausgebildet (Abb.

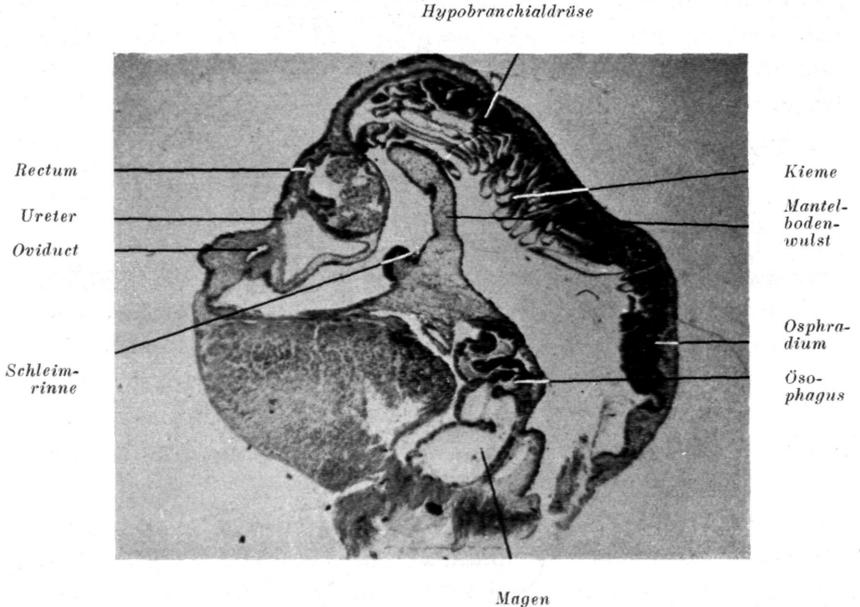


Abb. 23. Querschnitt durch die Mantelhöhle von *Viviparus viviparus*. (100× vergr.). (Originalaufnahme Cine Exakta.)

22, 23), welche nach den beiden freien Enden zu auseinanderweichen. Sie fassen eine Flimmerrinne zwischen sich, welche in eine plattenförmig vorspringende Hautfalte ausmündet, die an der Basis des Mantelhöhlenbodens rechts vom Rüssel gelegen ist. Bezüglich der wichtigen Bedeutung dieser Flimmerrinne sei auf die Besprechung des Atemwasserstromes verwiesen.

Der freie Rand des Mantels ist wulstförmig verdickt. An der Übergangsstelle gegen den Fuß bildet der Mantelrand links und rechts vom Kopf je eine Hautfalte. Die linke ist nach ventral hin schwach konvex gekrümmt und stellt den Einfuhrsiphon für das Atemwasser dar. Die rechte Falte erscheint beim lebenden Tier

zweigeteilt. Der zuäußerst gelegene Teil der Falte krümmt sich tief-rinnenförmig nach oben, während der zu innerst gelegene Teil plattenförmig vorspringt. Die äußere Falte bildet den Ausfuhr-sipho, die innere die Ausmündung der oben beschriebenen Flimmer-rinne.

Unmittelbar vor einem bereits makroskopisch sichtbaren Drüsenwulst verläuft parallel zum Mantelrand die von Flimmer-

Mantelranddrüse

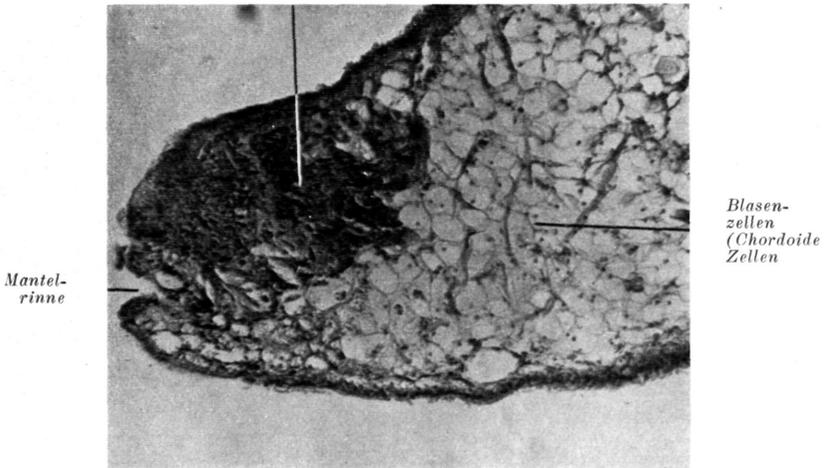


Abb. 24. Längsschnitt durch den Mantelrandwulst mit Mantelrinne (350 \times vergr.). (Originalaufnahme Cine Exakta.)

epithel ausgekleidete Mantelrinne (Abb. 24). Die Drüsenzellen des Wulstes stellen ein in die Tiefe versenktes Drüsenepithel dar, deren schlauchförmige Zellen am Basalende kolbig verdickt sind. Der Mantel selbst ist von weitmaschigem Bindegewebe erfüllt, in dessen Interzellularräumen zahlreiche, mit Kalkkonkrementen erfüllte Blasen zellen eingelagert sind. Auch weite Blutlacunen sind an Querschnitten häufig anzutreffen, während die spärlichen Muskelfasern peripher knapp unter dem Epithel verlaufen.

Die pectinibranchiale Kieme erstreckt sich sowohl bei *Viviparus* als auch bei *Bithynia* am Mantelhöhlendach als eine Reihe hintereinander gestellter dreieckiger Blättchen von der hintersten Mantelhöhlspitze nach vorne. In der Mitte sind die Blättchen am höchsten, während sie sowohl gegen den Mantelrand als auch gegen

den hinteren Abschnitt der Höhle an Höhe abnehmen. Die einzelnen Blättchen sind aus zwei dünnen Lamellen zusammengesetzt (Abb. 25), welche die Gestalt eines spitzwinkligen Dreiecks haben und deren Basis mit der Mantelhöhlendecke verwachsen ist. Die Lamellen werden von einfachen Plattenepithelzellen gebildet, welche gegen den freien Rand der rechten Seite plötzlich an Höhe zunehmen, so daß ein bereits makroskopisch sichtbarer Wulst hochprismatischer Flimmerzellen entsteht. Auf der freien Kante der rechten Seite gehen die Flimmerzellen wieder unvermittelt in Plattenepithel über. Die Epithelzellen ruhen auf einer dünnen, homogenen Basalmembran, welche auf

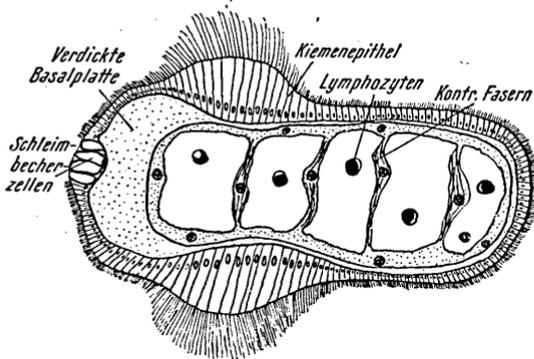


Abb. 25. Querschnitt durch ein Kiemenfilament von *Viviparus viviparus*. (250 \times vergr.).

der Seite des abführenden Kiemengefäßes eine besondere Mächtigkeit erreicht. Dadurch entsteht auf dieser Seite eine fortlaufende Lacune, welche einen ununterbrochenen Blutstrom zum Herzen ermöglicht. Die Basalmembran ist innen von zartem Bindegewebe überzogen, das sich in contractile Bindegewebspfeiler fortsetzt, welche die beiden Lamellen verbinden. An Kiemen von durchsichtigen Jungtieren oder eben getöteten Individuen kann man deutlich Kontraktionen der Kiemenlamellen wahrnehmen, welche durch die contractilen Bindegewebspfeiler hervorgerufen werden. Das in der zuführenden, auf der linken Seite der Kieme gelegenen Blutlacune gesammelte O₂-arme Blut wird so durch die Kieme hindurch in die abführende Lacune gepumpt. Die starke Ausbildung der Basalmembran verhindert ein Zusammendrücken der abführenden Lacune und sichert so dem Herzen, wie oben bereits erwähnt, einen ununterbrochenen O₂-reichen Blutstrom. Auf der linken Seite der Kieme, wo eine derartige gefäßartige Lacune fehlt, ist die Blutflüssigkeit gezwungen, zwischen die Bindegewebslücken zu treten. Schleimbecherzellen sind besonders an der freien Kante der rechten Seite, sowie an der Basis der einzelnen Blättchen angehäuft. Die Hypobranchialdrüse (Abb. 26), ein eng be-

grenzter, besonders bei *Viviparus* gut ausgebildeter gelblicher Wulst, geht in der hintersten Mantelhöhle in die Flimmerrinne des Pigmentwulstes über. Ihre Epithelzellen fallen gegenüber den Mantelepithelzellen sowohl durch ihre Größe als auch die starke Färbbarkeit mit Hämalaun auf.

Das Osphradium (Abb. 27) oder Spengelsche Organ liegt als ein fadenförmiger, in der Mitte etwas verdickter, gelb-grünlicher Wulst rechts von der Kieme knapp hinter dem Mantelrand. Bei

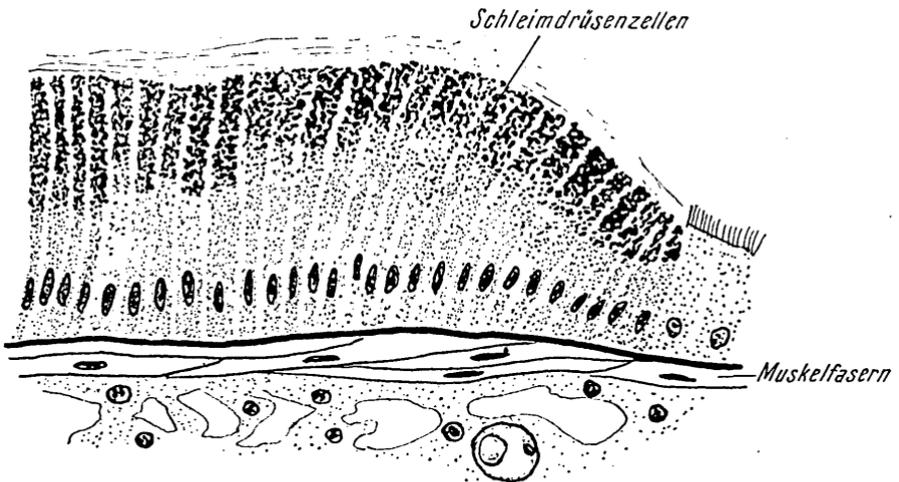


Abb. 26. Querschnitt durch die Hypobranchialdrüse von *Viviparus viviparus*. (700 \times vergr.).

Viviparus wurde es von Bernard 1850 erstmalig beschrieben. Der äußerlich einfache Wulst besitzt, bei mikroskopischer Betrachtung, in regelmäßiger Anordnung ca. 20 bis 25 blindsackartige Einstülpungen. Diese werden gegen die Mitte des Wulstes zu allmählich größer, um sich gegen das Ende zu wieder zu verkleinern. Das Epithel des Osphradiums wird von schlanken, hochzylindrischen Flimmerzellen gebildet, welche besonders die Einstülpungen auskleiden. An der Oberfläche des Wulstes sind zwischen den Flimmerzellen und einigen wenigen Becherzellen zahlreiche spindelförmige Sinneszellen eingelagert. Von ihrem proximalen Ende geht eine dünne Faser senkrecht in das unterhalb des Epithel gelegene Osphradialganglion. Bei *Bithynia* ist das Osphradium ein einfacher Wulst ohne Einstülpungen; die Sinneszellen sind mehr zentral gelagert, während die Flimmerzellen peripher angehäuft sind.

Über die Bedeutung und Funktion des Osphradiums war man sich lange Zeit nicht im klaren. Die älteren Autoren hielten es für eine reduzierte oder accessorische Kieme, was umso näher lag, da z. B. das große und fiederförmige Osphradium der Rhachiglossen makroskopisch einer Kieme sehr ähnlich sieht. Die Auffindung zahlreicher Sinneszellen und eines eigenen Osphradialganglions führten dann

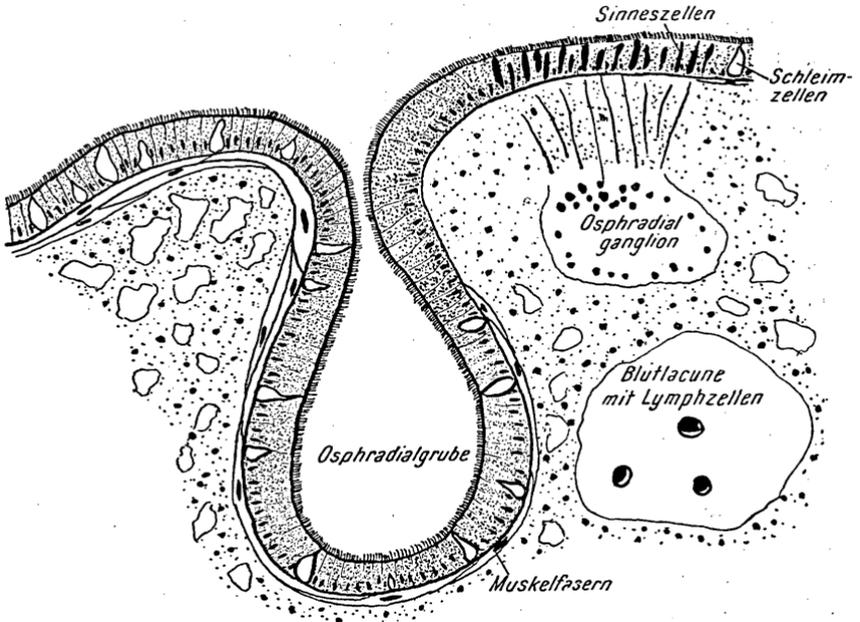


Abb. 27. Querschnitt durch das Osphradium von *Viviparus viviparus*.
(375× vergr.).

zur Erkenntnis, daß es sich nur um ein Sinnesorgan handeln könnte. So war vor allem *Bernard*, dem wir die genauesten histologischen und anatomischen Untersuchungen über dieses Organ verdanken, der Ansicht, daß das Osphradium ein chemisches Sinnesorgan zur Prüfung des eintretenden Wassers sei und besonders den carnivoren Gastropoden zur Entdeckung des Futters diene. *Yonge* (1947) weist jedoch darauf hin, daß diese Auffassung nicht stimmen könne, da bei vielen räuberischen Prosobranchiern das Osphradium entweder stark reduziert ist oder überhaupt fehlt, während es bei vielen Herbivoren und Planktonfiltrierern wieder stark entwickelt ist. Er faßt es vielmehr als ein Tastorgan auf, dem die Prüfung der mit dem Atemwasser eingeschwemmten Sedimentmenge obliegt, und stellt

dabei Beziehungen zwischen der Größe des Osphradiums und dem Grad der Sedimentation fest, eine Ansicht, die ich durch meine Untersuchungen bestätigen kann.

Man findet nämlich das höchstenwickelte, fiederförmig gebaute Osphradium sowohl bei den im weichen Schlammgrund wühlenden siphonalen Rhachiglossen, wie *Buccinum*, *Fusus*, *Nassa* und *Murex*, als auch bei den im selben Biotop lebenden Toxoglossen, wie z. B. *Conus*. Ein breit lineares Osphradium findet man einerseits bei den sipholosen Taenioglossen, welche typische Aufwuchsäser sind (z. B. *Littorina*, *Bithynia*) und andererseits bei den pelagischen Heteropoden. Bei auf hartem Untergrund lebenden Aspidobranchiern ist es schließlich entweder schmal linear oder überhaupt nur mehr eine einzige Papille.

Das Osphradium von *Viviparus* stellt nun in dieser Reihenfolge einen Übergang zwischen den sipholosen Taenioglossen und den siphonaten Rachiglossen her. Die zahlreichen Einsackungen der Epitheloberfläche des im allgemeinen wie bei den übrigen Taenioglossen breit linearen Osphradiums sind als eine Oberflächenvergrößerung aufzufassen, wie man sie dann extrem beim fiederförmigen Osphradium der Rhachiglossen ausgebildet sieht. Wie weiter noch besprochen werden wird, stimmt dies nach der *Yongeschen* Auffassung auch mit dem Sedimentgrad des Untergrundes überein, auf dem *Viviparus* lebt. Denn *Viviparus viviparus* ist einerseits Sandwühler andererseits aber auch Aufwuchsäser und in besonderen Fällen noch Planktonfiltrierer. Ein weiterer Hinweis auf die Mittelstellung von *Viviparus* ist außerdem die Ausbildung eines, wenn auch kleinen Einfuhrsiphos und eines richtigen Ausfuhrsiphos, welche beide bei den typischen Taenioglossen fehlen. Sowohl bei *Bithynia tentaculata* als bei *Valvata alpestris* ist das Osphradium als ein schwacher, an der Kiemenbasis liegender lokaler Wulst verdickter Epithelzellen erkennbar. Zwischen den mit Cilien versehenen Epithelzellen sind schlanke Sinneszellen eingelagert, welche basal mit dem Osphradialganglion in Verbindung stehen.

Nach der Besprechung des architektonischen Aufbaues der Mantelhöhle und ihrer Organe seien nun die Strömungsverhältnisse des Atemwassers an der Mantelhöhle von *Viviparus viviparus* näher erörtert: Das durch den Einfuhrsiphos hereingeflimmerte Atemwasser streicht gleich nach dem Eintreten in die Mantelhöhle über die Oberfläche des Osphradiums. (Ist dabei das Atemwasser durch eine der Schnecke abträgliche Substanz verunreinigt, so schließt

sich die Mantelhöhle durch Kontraktion des peripheren Ringmuskelmantels). Ist der Atemwasserstrom bei den Kiemenblättchen angelangt, so wird er vom Flimmerstrom der an der Seite des abführenden Kiemengefäßes angehäuften Flimmerzellen erfaßt und zwischen die einzelnen Blättchen getrieben, bis er die Decke der Mantelhöhle erreicht. Hier wird der Strom über die Hypobranchialdrüse bis in die hinterste Mantelhöhle Spitze geflimmert, von wo er in die rechte Hälfte der Mantelhöhle gelangt und wieder nach vorne getrieben wird. Beim Hinwegstreichen über die Ausfuhröffnungen von Enddarm und Ureter erfaßt der Wasserstrom dabei etwaig abgestoßene Abfallprodukte und bringt sie zum Ausfuhrsiphon. Durch dessen exponierte Lage an der äußersten rechten Seite wird das verbrauchte Atemwasser vom Tier weggeleitet.

Beim Durchtritt des Atemwassers durch die Kieme werden etwaige in ihm enthaltene Partikelchen (im Versuch Karminkörnchen) von dem ununterbrochenen Schleimstrom der an der Außenkante befindlichen Becherzellen erfaßt und zur Decke der Mantelhöhle geflimmert. Durch das dichte Beisammenstehen der einzelnen Blättchen wirkt die Kieme wie eine feine Reuse und selbst feinstes Nannoplankton wird von ihr aus dem Atemwasser abfiltriert. Schließlich gelangen die eingeschleimten Partikelchen zur Mantelhöhledecke, wo sie in die dort befindliche Scheimrinne geflimmert werden, wo die Schleimklumpen überdies noch in den Schleim der Hypobranchialdrüse eingehüllt werden. Über letztere gelangen die Klumpen in die hinterste Spitze der Mantelhöhle, wo sie vom Flimmerstrom der an der Basis der rechten Seite des Pigmentwulstes befindlichen Flimmerrinne erfaßt werden. Von dieser wird der Schleimklumpen wieder durch die ganze Mantelhöhle jetzt in die Ausfuhrhälfte nach vorne transportiert, bis er auf die plattenförmige Schleimfalte gelangt.

Die Bedeutung dieser Einrichtung ergab sich aus der Beobachtung der lebenden Tiere. Man sieht nämlich *Viviparus* oft Tage und Wochen lang an ein- und derselben Stelle verharren und es war mir längere Zeit ein Rätsel, wie sich die Tiere während dieser Zeit ernähren. Bei genauer Beobachtung sah ich jedoch, daß die Schnecke von Zeit zu Zeit ihren Rüssel nach rechts wendete, wobei sie die Radula ausstülpte. Die dabei ausgeschwenkten Zähne der Radula erfaßten nun die Schleimwurst auf der inneren rechten Mantelfalte und brachten sie in den Pharynx. Bereits nach kurzer

Zeit (20—30 Minuten) war auf der Falte ein neuer Schleimklumpen zu finden, womit der Freßakt von neuem begann.

Untersucht man so einen Schleimklumpen mikroskopisch, so findet man massenhaft die in dem jeweiligen Gewässer vorkommenden Planktonorganismen, wie Flagellaten, Infusorien, Rotatorien, Protococcales, Volvocales, Diatomeen, Bakterien und ähnliches mehr. *Viviparus* ist nach diesen Beobachtungen neben der Ernährungsweise als Weidegänger auch als Strudler zu bezeichnen.

Die beschriebenen Ergebnisse decken sich mit Beobachtungen, die fast zu gleicher Zeit von *Cook* 1949 gemacht wurden.

Cook beobachtete ebenfalls die Filtriertätigkeit von *Viviparus viviparus* und fand, daß die Tiere beim Durchpflügen der obersten Schlammschichten vor allem den aufgewirbelten Bodensatz abfiltrieren. Bei meinen Tieren blieb jedoch die filtrierende Ernährung hauptsächlich auf die Zeiten beschränkt, wo sie längere Zeit an einem Ort verweilten. Das war im Aquarium vor allem dann der Fall, wenn die Tiere an den Wänden saßen oder mit nach unten gerichteter Gehäusespitze im Bodengrund lagen, wobei der Deckel nur sehr wenig geöffnet war. Letztere Stellung wurde auch von *Cook* öfters beobachtet. Wenn die Schnecken herumkrochen, waren sie nach meinen Beobachtungen vor allem damit beschäftigt, den Weidegrund abzuraspeln, was auf veralgten Aquariumwänden deutliche Spuren hinterließ. Unerwähnt läßt *Cook* den hohen Mantelbodenwulst, der die Kiemenhöhle von *Viviparus viviparus* in zwei deutliche Hälften teilt. Dies ist meiner Ansicht nach darauf zurückzuführen, daß der Autor fast ausschließlich ganz junge Tiere untersuchte, bei denen dieser Wulst nur als eine kleine Falte vorgebildet ist. *Cook* zeichnet diese Falte in seiner Fig. 2 ein.

Prosobranchier mit strudelnder Ernährungsweise wurden bereits von *Yonge* 1937/38 und *Graham* 1938 nachgewiesen. Es sind dies die sessilen Prosobranchier *Crepidula formicata*, *Capulus hungaricus*, *Vermetus novaehollandae* und *Turritella*. Nach den Beschreibungen dieser Autoren scheint das Einstrudeln und Einschleimen der Planktonorganismen bei diesen Formen in ganz gleicher Weise vor sich zu gehen, wie *Cook* und ich es bei *Viviparus* feststellen konnten.

Es bleibt nun die Frage offen, welche Umstände die Schnecke veranlassen, die übliche weidende Nahrungsweise aufzugeben und sich auf die Filtration des Atemwassers zu beschränken. Darauf lassen sich nur mutmaßliche Antworten geben, die auf Aquarien-

und Freilandbeobachtungen beruhen. Bei Haltung von *Viviparus* in Aquarien zeigt es sich nämlich, daß die im allgemeinen äußerst langsamen und trägen Tiere bei Sauerstoffmangel der unteren Wasserschichten an den Wänden emporkriechen und knapp unter der Wasseroberfläche verbleiben. Dabei verharren sie oft tage- und wochenlang an ein und derselben Stelle, während welcher Zeit sie sich nur durch Planktonstrudeln ernähren. Die natürlichen Wohngewässer von *Viviparus* in der Wiener Umgebung sind fast ausschließlich sumpfige, an Fäulnisstoffen reiche Tümpel. Der Sauerstoffgehalt am Bodengrund dieser Gewässer sinkt bei intensiver Sonneneinstrahlung rasch ab. Somit mag die Schnecke gezwungen werden, in die sauerstoffreicheren Wasserschichten knapp unter dem Wasserspiegel zu steigen, um dort längere Zeit zu verweilen. Tatsächlich kann man dies an heißen Sommertagen in den Gewässern, wo *Viviparus* vorkommt, beobachten. Außerdem zeigt sich, daß die Schnecke bei zu großer Wärme fast gelähmt wird und so gezwungen, an ein und derselben Stelle zu verweilen. So konnte ich bei einer Wassertemperatur von 28° lebende Tiere aus dem Wasser nehmen, ohne daß sie die geringsten Anzeichen zeigten, sich in das Gehäuse zurückzuziehen. Es ist dies umso mehr bemerkenswert, als sich unter normalen Umständen *Viviparus* als sehr empfindlich gegenüber Erschütterungen erweist und sich bei der geringsten Berührung zurückzieht.

Bei *Bithynia tentaculata* verläuft die Richtung des Atemwasserstromes in der Mantelhöhle in gleicher Weise. Die durch die Hypobranchialdrüse eingeschleimten Partikelchen werden jedoch vom Tier nicht als Nahrung verwendet, sondern mit dem Atemwasser abgeleitet. Die Entschleimung beschränkt sich bei dieser Form lediglich auf die Reinhaltung der Atemwasserhöhle *).

b) Die Anatomie der Mantelhöhle von *Valvata alpestris*.

Mantel, Mantelhöhle und Organe von *Valvata* weisen sowohl in ihrem Bau, als auch in ihrer Lage und den dadurch bedingten

*) In einer Mitteilung, die mir erst während der Drucklegung dieser Arbeit bekannt wurde, berichtet H. Schäfer (1952) von Beobachtungen, nach denen auch *Bythynia tentaculata* fakultativer Planktonstrudler ist. Da der Bau der Mantelhöhlen von *Bythynia* und *Viviparus*, wie angegeben, völlig übereinstimmt, war ich selbst sehr verwundert, daß meine Exemplare von *Bythynia* niemals eine Ernährung durch Planktonstrudeln zeigten. Nach den Erfahrungen Schäfer's vermute ich, daß meine Tiere sich wohl nur infolge ihres Aufenthaltes in einem schlammigen Aquarium hier ganz auf die Ernährung mit Detritus beschränkten.

Strömungsverhältnissen des Atemwassers wesentliche Unterschiede gegenüber *Viviparus* und *Bithynia* auf. Beschreibungen dieses Organkomplexes liegen von *Valvata piscinalis* durch *Bernard* 1888 und *Yonge* 1947 vor. Da mir erstere Arbeit im Original leider nicht zugänglich war, mußte ich mich damit begnügen, ihre wichtigsten Ergebnisse aus der Darstellung *Simroths in Bronns* Klassen und Ordnungen zu entnehmen, wobei ich im Laufe meiner

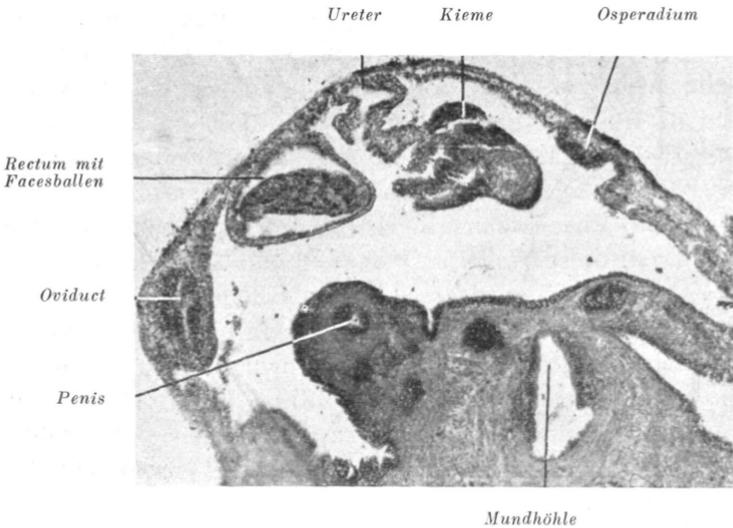


Abb. 28. Querschnitt durch die Mantelhöhle von *Valvata alpestris* (200× vergr.). (Originalaufnahme Contax Miflex).

Untersuchungen zur Erkenntnis gelangte, daß *Bernards* Angaben vieler Ergänzungen bedürfen. Die sehr übersichtliche Arbeit *Yonges* nimmt, infolge ihrer Fragestellung, hauptsächlich nur auf die Lagerung der Pallialorgane und die Strömungsverhältnisse in der Atemhöhle Rücksicht.

Die Mantelhöhle von *Valvata alpestris* (Abb. 28) besitzt in ihrem Abschnitt ein geräumiges Lumen, das sich, gegen den Eingeweidessack zu, rasch verengt. An der Mantelhöhlendecke liegen die verschiedenen Ausfuhrkanäle und Mantelorgane von rechts nach links in folgender Anordnung (Abb. 29): In der äußersten rechten Ecke entspringt an der Mantelinnenseite, in dem Winkel, der vom Manteldach und Mantelboden gebildet wird, der sogenannte Pallialtentakel. Knapp darüber liegt die Öffnung des drüsig umhüllten Oviducts und nach links schließt in kurzem Abstand der

After an. Die letztgenannten Organe liegen in der rechten Hälfte der Mantelhöhle. In der linken Hälfte ist das auffälligste Organ, die Kieme. Da sie bis knapp an den Mantelrand gerückt und nur an der Basis mit der Manteldecke verwachsen ist, ragt ihr freies Ende beim lebenden Tier etwas aus der Mantelhöhle hervor und es kann die ganze Kieme frei vorgestreckt getragen werden. Sie ist wie bei den Diotocardiern zweizeilig gefiedert und an der Basis

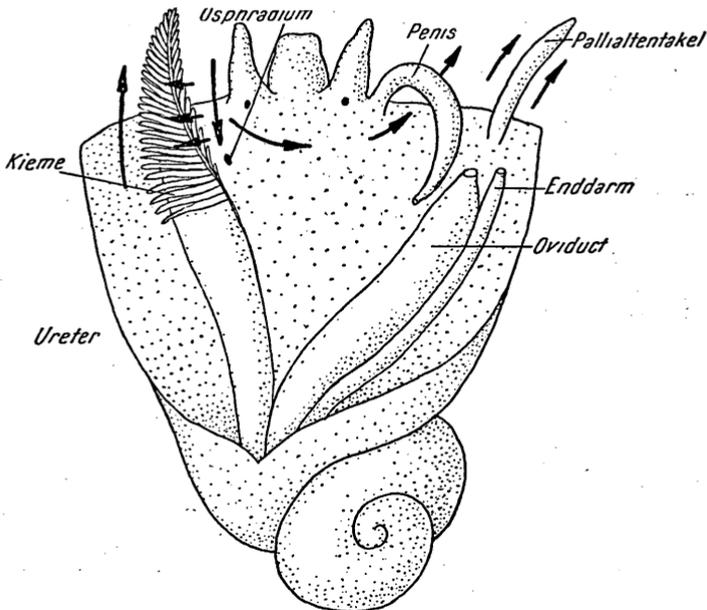


Abb. 29. Mantelhöhle von *Valvata alpestris*, durch dorsalen Längsschnitt geöffnet (ca. 8× vergr.); nach Yonge.

beiderseits durch häutige Membranen befestigt. Diese erstrecken sich waagrecht von der rechten zur linken Seite quer durch die linke Mantelhöhle, welche infolgedessen in eine kleine dorsale und eine größere ventrale Kiemenkammer geteilt wird. In der rechten dorsalen Kammer mündet in der Tasche zwischen afferenter Membran und Manteldecke der Ureter. Eine Hypobranchialdrüse erstreckt sich längs der Kiemenachse, knapp hinter dem Mantelrand liegt ein kleines, wulstförmiges Osphradium.

Der Boden der Mantelhöhle weist keine Erhebungen oder Längswülste auf. Oberhalb des rechten Tentakels entspringt aus ihm ein langer, rutenförmiger Penis, der im normalen Zustand

U-förmig umgeschlagen weit in den Hintergrund der Mantelhöhle reicht.

Die Epithelzellen des Mantels sind nieder, kubisch und von ovoiden Kernen erfüllt (Zellhöhe $10\ \mu$, Kerndurchmesser $3\ \mu$). Das äußere Mantelepithel ist von schwarzer Pigmentgranula, welche die makroskopisch sichtbare Fleckung hervorruft, dicht erfüllt. Der Mantelrand besitzt eine quere Rinne, die von mit Hämalan dunkel violett anfärbbaren kubischen Drüsenzellen ausgekleidet wird. Die ovoiden bis kugelig-kerne liegen basal (Zellh. $12\ \mu$, Kd. $4\ \mu$). An die Mantelrinne schließt, nach hinten zu, ein breiter makroskopisch sichtbarer Drüsenkomplex an (Randdrüse). Er besteht aus eng aneinander gelagerten Keulendrüsenzellen, die sich mit Hämalan-Eosin schwach violett anfärben und ein schaumig strukturiertes Plasma sowie unregelmäßig geformte kleine Kerne zeigen. Ganz abweichend sind jedoch die Zellen gestaltet, welche den vordersten Abschnitt der inneren Mantelfläche auskleiden. Sie sind ca. 3- bis 4mal so hoch wie breit und haben in einer Vacuole, die fast das ganze Zelllumen einnimmt, einen großen, mit Eosin gleichmäßig rosa, mit Mallory orangegelb anfärbbaren Inhaltkörper. Die Form dieser 10 bis $20\ \mu$ großen Klumpen ist länglich elliptisch bis keilförmig, sie zeigen keinerlei Schichtung oder Struktur, nur in manchen bemerkt man ein bis mehrere kugelige Körner. Das Plasma dieser Zellen ist auf einen dünnen Randbezirk beschränkt, in dem distal oder basal die kleinen, dunklen, unregelmäßig gestalteten Kerne eingelagert sind. Die Bedeutung dieser Zellen ist unbekannt (Speicherzellen?).

Das Füllgewebe des Mantels ist ein weitmaschiges Bindegewebsnetz aus sternförmig verzweigten, schwach anfärbbaren Zellen, in deren Interzellularräumen zahlreiche Blutzellen anzutreffen sind.

Die Form der zweizeilig gefiederten Kieme, die an Verhältnisse bei Aspidobranchiern erinnert, ist als ein altertümliches Merkmal zu werten. Die Kieme wird aus einer Längsachse aufgebaut, in der die afferente und efferente Blutlacune verläuft und aus der dorsal und ventral je 17 Paar Kiemenblättchen hervorsprossen. Die Achse des aus der Mantelhöhle hervorragenden Kiementeiles, ist mit der Seite des afferenten Gefäßes nach dorsal verdreht, so daß bei Betrachtung des Tieres von oben die beiden Blättchenreihen sichtbar werden. Das Epithel flimmert auf der ganzen Kiemenober-

fläche. Es ist aus hoch prismatischen Zellen zusammengesetzt, die distal etwas verbreitert sind und basal gelegene ovoide Kerne besitzen. Das Plasma ist im basalen Drittel deutlich längsgestreift, im distalen dagegen schwach granuliert. Subepithelial liegt eine dünne, homogene Basalmembran, die jedoch an keiner Stelle die bei *Viviparus* und *Bithynia* beschriebene Dicke erreicht. *Yonge* spricht daher von einem Fehlen der „Skelettstäbe“. An die Basalmembran schließt eine zarte, mit Mallory nachweisbare Bindegewebsschichte. Diese umhüllt ihrerseits an der Peripherie eine Ring- und Längsmuskellage und entwickelt andererseits im Innern der Kiemenblättchen ein weitmaschiges Lacunennetz, das den Durchtritt der Blutflüssigkeit gestattet. Die Kiemenachse weist den gleichen histologischen Aufbau auf, nur mit dem Unterschied, daß das Bindegewebe durch die Bildung einer medianen Längswand zwei gesonderte weite Blutlacunen hervorruft. Die afferente Lacune steht durch die afferente Membran mit der großen, venösen Mantelacune in Verbindung. Aus der efferenten Lacune erstreckt sich ein abführendes Gefäß zur Herzvorkammer. Die Ringmuskulatur der Kieme unterstützt durch ständige Kontraktionen, die man an der herausgestreckten Kieme deutlich beachten kann, die Tätigkeit des Herzens und treibt die Blutflüssigkeit durch die Bindegewebslücken. Die Längsmuskelfasern dagegen bewirken eine Retraktion der Kieme in die Mantelhöhle, bei Einziehen des Kopffußes. Daher ist auch das Fehlen einer verdickten Basalmembran (Skelettstäbchen) voll verständlich, da diese ja einer Retraktion der Kieme einen nicht unerheblichen Widerstand entgegensetzen würden. Die Innervierung der Kieme erfolgt durch den dicken, vom Supraintestinalganglion kommenden Kiemennerv, nach einer Anastomose mit dem linken Mantelnerv, der vor seinem Eintritt an der efferenten Seite der Kiemenachse einen kurzen Ast abgibt, der zu einem kleinen Osphradialganglion anschwillt. Oberhalb desselben ist das Epithel erhöht und von Schleimzellen und zahlreichen Sinneszellen durchsetzt, die mit dem Ganglion durch feine Fasern in Verbindung stehen. *Bernard* gibt bei *Valvata piscinalis* an, daß auch die efferente Seite der Kieme, wo der Kiemennerv verläuft, mit Sinneszellen versehen ist. Das Osphradium wäre dadurch in einen lokalen und diffusen Abschnitt geteilt, was den Verhältnissen primitiver Diotocardier (*Fissurella*) entsprechen würde. Ebenso wie *Yonge* bei *Valvata piscinalis*, konnte ich bei *Valvata alpestris* im Epithel der Kiemenachse keine Sinneszellen finden.

Der Pallialtentakel entspringt, wie bereits erwähnt, an der rechten Seite des Tieres und würde der Lage nach (da rechts vom Enddarm gelegen) der rechten Kieme der noch zwei Kiemen besitzenden primitiven Prosobranchier entsprechen. Er ist außen von mäßig hohen Flimmerzellen überzogen, die sich ziemlich stark anfärben und dunkle kugelige Kerne besitzen. Nach innen zu schließt schwach anfärbares Bindegewebe an, das einerseits unter dem Epithel eine gleichmäßige Schichte bildet, während es andererseits das Innere des Pallialtentakels mit einem weitmaschigen Netz erfüllt. Es ist von zahlreichen Längsmuskelfasern durchzogen, die vom Spindelmuskel abzweigen und eine Retraktion ermöglichen, bei der das Epithel in Falten gelegt wird. Die ringförmig in den Pallialtentakel einstrahlenden Fasern umschließen eine in der Mediane verlaufende breite Blutlacune, die sowohl mit einer afferenten als auch mit einer efferenten Lacune in Verbindung steht. Es zeigt sich also, daß der Pallialtentakel in seinem inneren Aufbau, wenn auch etwas abgeändert, einer Kieme entsprechen würde. Seine Innerverierung erfolgt durch den vom linken Subintestinalganglion abzweigenden hinteren Mantelnerv. Nachdem dieser mit dem vom rechten Pleuralganglion abgehenden vorderen Mantelnerv eine Anastomose gebildet hat, schwillt er zu einem kleinen Ganglion an, aus welchem ein dünner Nerv in den Pallialtentakel austritt, der gegen dessen Spitze zu verstreicht. Wir sehen also, daß der Pallialtentakel auch nach Art der Kieme innerviert wird. Das kleine Ganglion vor dem Pallialtentakel wäre demnach als reduziertes, ehemals rechtes Osphradialganglion anzusehen, wie wir es auch bei noch zwei Kiemen besitzenden Diotocardiern vorfinden (*Fissurella*, *Haliotis*). Der Pallialtentakel von *Valvata alpestris* könnte demnach als eine durch die Torsion funktionslos gewordene rechte Kieme aufzufassen sein, die infolge der veränderten Strömungsverhältnisse bis zum vordersten Mantelrand vorgerückt ist, wo sie eine neue Funktion übernommen hat. Letztere blieb lange ungeklärt, worauf z. B. *Wesenberg-Lund* 1939 hinweist. *Bernard*, dessen Ansicht auch *Simroth* übernahm, hielt ihn für ein accessorisches Tastorgan. Jedoch zeigt die histologische Untersuchung das Fehlen jeglicher Sinneszellen. Er ist auch gegen äußere Reize nicht mehr empfindlich als alle übrigen, exponiert gelegenen Teile des Körpers. *Yonge* endlich gelangte im Zuge seiner Untersuchungen über die Wasserströmung in der Mantelhöhle von *Valvata piscinalis* zur Ansicht, daß der Pallialtentakel als wesentlicher Bestandteil des Pallial-

mechanismus dem Abtransport der Fäkalprodukte dient. Meine Beobachtungen bestätigen diese Deutung. Der Pallialtentakel weist, wie bereits erwähnt, einen starken Cilienbesatz auf, dessen Schlagrichtung gegen das freie Ende gerichtet ist. Fäkalprodukte, sowie Partikelchen, die mit dem Atemwasser zufällig in die Mantelhöhle gelangt sind, werden dadurch mit kräftigem Schwung vom Tier weggeschleudert. Der zuletzt beschriebene Vorgang ist am lebenden Tier mit dem Binokular leicht zu beobachten.

Im Zusammenhang mit der Funktion des Pallialtentakels seien nun die Strömungsverhältnisse des Atemwassers in der Mantelhöhle besprochen. Sie zeigen bei *Valvata alpestris* gegenüber den bei *Valvata piscinalis* geschilderten Verhältnissen (Yonge 1947) keinen Unterschied. Infolge des Vorstreckens der Kieme gelangt nur ein Teil des Atemwassers in die Mantelhöhle selbst (Abb. 29). Dieser wird auf der linken Seite hereingeflimmert, streicht dabei über das Osphradium und gelangt schließlich zu den einzelnen Kiemenblättchen, deren Cilienschlag den Wasserstrom zwischen sie durchtreibt. Dadurch gelangt dieser zur Kiemenachse, dessen Cilien eine Schlagrichtung nach außen aufweisen und den Wasserstrom zur freien Kiemenspitze treiben, wobei etwaige mitgeführte Partikelchen auf die Rüsselspitze absinken. Ein Teil des in die vordere Mantelhöhle eingestrudelten Wasserstromes wird vom Flimmerstrom der den Boden der vorderen Mantelhöhle bedeckenden Cilien erfaßt und auf die rechte Seite getrieben, wo, wie bereits erwähnt, der Pallialtentakel die Ausleitung übernimmt. Am Boden des hinteren Mantelabschnittes sowie am Mantel oberhalb der Kieme fehlen Flimmerzellen. Die Exkretstoffe der Niere werden vom hinausleitenden Kiemenstrom wegtransportiert.

Betrachten wir die eben geschilderten Mantelhöhlenverhältnisse bei *Valvata alpestris* im Rahmen des gesamten Prosobranchierbauplanes, so kommen wir zur Schlußfolgerung, daß die Familie der Valvataceen einen alten Typus repräsentiert, der schon frühzeitig von der Wurzel der Pectinibranchier und Aspidobranchier abzuzweigen ist. Während die Ausbildung eines zweizeilig gefiederten Ctenidiums und des Pallialtentakels, welcher seiner Lage und Innervierung und seinem Bau nach der Rest einer ehemaligen rechten Kieme ist, auf die Aspidobranchier hinweist, läßt das Vorhandensein nur einer Vorkammer auf eine nahe Verwandtschaft mit den monotocarden Pectinibranchiern schließen.

Zum Abschluß sei noch darauf hingewiesen, daß durch das Vorrücken der Kieme an den Mantelrand und das damit bedingte Wegfallen eines Atemwasserstromes in der Mantelhöhle *Valvata* den einzigen Typus mit einer aspidobranchen Kieme darstellt; denn es möglich ist, auf weichem, sedimentreichem Untergrund zu leben.

Zusammenfassung:

Es wird eine vergleichende Anatomie der Mantelhöhle und ihrer Organe von *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata* und *Valvata alpestris* gegeben, wobei besonders der Verlauf und die Wirkungsweise des Atemwasserstromes Berücksichtigung findet.

1. *Viviparus viviparus* und *Bithynia tentaculata* zählen zu den pectinibranchiaten Prosobranchiern, deren Mantelhöhle nach *Yonge* den idealsten Fall für den Atemwasserstrom nach der Torsion darstellt.

Die Mantelhöhle ist bei ihnen durch einen medianen Längswulst an ihrem Boden in eine einleitende und eine ausleitende Hälfte geteilt. In der einleitenden Hälfte befinden sich Osphradium, Kieme, Hypobranchialdrüse, in der ausleitenden Enddarm, Ureter, Uterus (nur bei *Viviparus* ♀), Gonoduct (*Bithynia*).

2. Das Osphradium von *Viviparus viviparus* besitzt ca. 20 sackförmige Einstülpungen der Oberfläche, welche zweifellos eine Vergrößerung derselben darstellen. Es bildet somit einen Übergang zu den fiederförmig gebauten Osphradien von im weichen Schlammgrund wühlenden Rhachiglossen. Es ist somit eine weitere Bestätigung für die Ansicht *Yonges*, der eine Übereinstimmung zwischen der Ausbildung des Osphradiums und der Sedimentation des Untergrundes feststellte. Es ist nach diesem Autor ein Tastorgan zur Feststellung der in der Mantelhöhle eingeschwemmten Sedimentmenge.

3. Der Atemwasserstrom bei *Viviparus viviparus* und *Bithynia tentaculata* verläuft wie folgt: Einfuhrsiphon, Kieme, Hypobranchialdrüse bis in die hinterste Mantelhöhle, dann in die rechte Hälfte und durch den Ausfuhrsiphon nach außen.

4. Bei *Viviparus viviparus* werden die eingeschwemmten Partikelchen und Kleinlebewesen durch die Kiemenfilamente abfiltriert, eingeschleimt und gelangen am Boden der Mantelhöhle durch eine Rinne zur Schleimfalte rechts neben dem Rüssel. Von dort holt sich das Tier von Zeit zu Zeit einen Schleimballen. *Viviparus viviparus* besitzt somit auch eine filtrierende Ernährungsweise.

5. Bei *Valvata alpestris* ist die doppelfiedrige Kieme an den Mantelrand vorgerückt und ragt teilweise aus dieser heraus. Ein Atemwasserstrom in der Mantelhöhle fällt dadurch weg. Die Abfuhr der Exkretprodukte erfolgt durch den Cilienschlagstrom des Pallialtentakels. Eine Hypobranchialdrüse fehlt. Das Osphradium an der Basis der Kiemenachse ist klein.

6. Der Pallialtentakel erinnert sowohl seiner Lage nach als durch seine Innervierung (er besitzt ein kleines, reduziertes Osphradialganglion) an eine ehemalige rechte Kieme. Eine embryologische Bestätigung dieses Vergleiches wäre nötig.

Literatur.

Amaudrut, P., 1896, Etude comparative de la masse buccal chez les Gastéropodes et particulièrement chez les Prosobranches diotocardes. Compt. rend. Ac. Sc. Paris, CXXI. — *Andersen, K.*, 1924, Verlauf des Darmkanals bei *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata*, *Helix pomatia*. Morph. Jb. Bd. 53. — *Ankel, W. E.*, 1938, Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei Gastropoden. Zoolog. Anz. Supplementbd. II. — *Baecker, R.*, 1932, Die Mikromorphologie von *Helix pomatia* und einigen anderen Stylommatophoren. Erg. d. Anat. u. Entwgesch. 89. — *Barfurth*, 1880, Über den Bau der Gastropodenleber. Zoolog. Anz. III. — *Eigenbrodt, H.*, 1941, Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken. Z. f. Morph. u. Oek. 37. — *Frenzel, J.*, 1885, Über die Mitteldarmdrüse der Mollusken. Arch. mikr. Anat. 25. — *Krull, H.*, 1935, Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. Zool. Jb. 60. — *Leydig, F.*, 1850, Über *Paludina vivipara*. Z. f. wiss. Zool. 2. — *Schaffer, T.*, 1906, Über den feineren Bau des sog. Zungenknorpels der Gastropoden. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. — *Simroth*, 1907, Prosobranchier in *Bronn's* Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 3. — *Troschl, F. H.*, 1865, Das Gebiß der Schnecken. Berlin — *Yonge, C. M.*, 1947, The pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London Ser. B, Biol. Sc. 591, Vol. 32.

Bernard, F., 1888, Recherches anatomiques sur la *Valvata piscinalis*. Compt. rend. Ac. Paris CVII. — *Brockmeier, H.*, 1898, Süßwasserschnecken als Planktonfischer. Plöner Forsch.ber. 6. — *Cook, P. M.*, 1949, A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viv.* L. Proc. Malacol. Soc. London 27/6. — *Graham, A.*, 1938 a, On a ciliary process of food-collecting in the gastropod *Turitella communis* Risso. Proc. Zool. Soc. Lond. A, 108; p. 453—463. — *Leydig, F.*, 1850, Über *Paludina vivipara*. Z. f. wiss. Zool., Bd. 2. — *Schäfer, H.*, 1952, Ein Beitrag zur Ernährungsbiologie von *Bythinia tentaculata* L. Zool. Anz. 148. — *Simroth*, 1907, Prosobranchia in *Bronn's* Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Band 3. — *Starmühler, F.*, 1949, Eine Schnecke wird selbsthaft, Natur u. Technik, Wien, Heft 3. — *Werner, B.*, 1951, Über die Bedeutung der Wasserstromerzeugung und Wasserstromfiltration für die Nahrungsaufnahme der ortsgelassenen Meeresschnecke *Crepidula fornicata* L., Zool. Anz. 146. — *Wesenberg-Lund, C.*, 1939, Biologie der Süßwassertiere. Wien: Springer-Verlag. — *Yonge, C. M.*, 1947, The pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Phil. Trans. of the Royal Soc. of London; Series B; Biol. Sc. 591, Vol. 32. — (Hier findet man auch die früheren Arbeiten *Yonge's* verzeichnet.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: [03](#)

Autor(en)/Author(s): Starmühlner Ferdinand

Artikel/Article: [Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier. 546-590](#)