

# Morphologie und Systematik des Genitalapparates von *Helix*.

Von

H. von Ihering (Rio Grande do Sul).

Mit Tafel XVIII und XIX.

(Erster Theil.)

Was ist *Helix*? Jeder, der sich in der heimischen Natur nur ein wenig zu orientiren sucht, glaubt es zu wissen, und doch vermag kein Zoologe es zu definiren! Sagen wir es gleich ehrlich heraus: *Helix* ist bisher ein Sammelsurium mehr oder minder ähnlicher Schalen, deren PFEIFFER 1877 schon über 3400 aufzählte. Wohl haben SCHMIDT, MOQUIN-TANDON, SEMPER und viele Andere versucht, einzelne kleinere Gruppen näher unter sich verwandter Arten zusammenzufassen, aber vielerlei dabei begangene Missgriffe und zu Tage getretene Widersprüche, Differenzen ernstester Art in der morphologischen Deutung, die denn auch zu offensuren Irrthümern in der Systematik führten, haben ein solches Misstrauen in die Berechtigung der Verwerthung anatomischer Resultate für die Systematik erzeugt, dass noch bis auf den heutigen Tag die Schale die Grundlage bildet für die Familie der Heliciden. Klar spricht diesen Standpunkt z. B. P. FISCHER<sup>1</sup> aus, wenn er sagt: »Quant aux organes génitaux, ils montrent chez les *Helix* toutes les variétés possibles et ne doivent pas être pris en grande considération pour la classification.«

Im Gegensatze dazu bin ich von Jahr zu Jahr mehr von der Wichtigkeit der Genitalorgane für die Systematik der Heliceen überzeugt worden, und so soll die vorliegende Arbeit zeigen, in welcher Weise morphologisch der Genitalapparat der Nephropneusten sich darstellt, und welche Hilfe derselbe für die systematische Abgrenzung der Familie der Heliciden darbietet, sowie für die weitere Eintheilung der Familie. Es ist mir, der ich von Kindheit an Conchyliologe und somit nicht ge-

<sup>1</sup> Manuel de Conchyliologie. Paris 1887. p. 470.

neigt bin die Bedeutung der Schalencharaktere zu unterschätzen, eine besondere Genugthuung, zu sehen, dass schließlich doch die anatomische und die conchyliologische Richtung in der Systematik zu über-einstimmenden Resultaten führen, dass da, wo sie in Widerspruch stehen, entweder eine verkehrte Interpretation der anatomischen That-sachen oder eine Täuschung bezüglich der Ähnlichkeit in den Schalen vorliegt. Der Werth der Schale für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen verschiedener Genera ist eben in den ver-schiedenen Gruppen des Systems ein sehr ungleicher, und gerade unter den helixartigen Nephropneusten und unter den Zonitiden ist er ein ziemlich beschränkter, so dass man sehr bestimmt versichern darf, dass ohne die Hilfe und Kontrolle der Anatomie in diesen Familien eine zu-verlässige systematische Anordnung unmöglich wäre. Schon die Über-einstimmung der Lebensweise, wie sie z. B. der Gegensatz zwischen den Bewohnern sonniger Kalkfelsen und schattiger Laubwaldungen uns ver-anschaulichen kann, drückt oft Angehörigen verschiedener Gattungen ein gleichmäßiges Gepräge auf, das bei einseitig conchyliologischer Be-trachtung nur zu leicht die begangenen Irrthümer erklärt.

Anatomische Einzelbeobachtungen haben sich nachgerade auch über den Genitalapparat der Heliceen in Fülle angesammelt, aber beim Mangel einer vollkommenen Durcharbeitung des Stoffes ist der Nutzen für die Systematik ein zu geringer gewesen. In der Regel fehlt es dem Systematiker für solche Arbeit an derjenigen Sicherheit in der Ab-schätzung des Werthes anatomischer Details, wie sie doch nur viel-seitige eigene Erfahrung gewährt, und der Morphologe steht der ganzen komplizirten und schwierigen speciellen Systematik meist zu fern. Daher der jetzige unbefriedigende Zustand, der uns Bausteine schafft aber kein Bauwerk. Dass an dem hier vorgelegten Versuche die allgemeine Morphologie des Genitalapparates und die systematische Gruppierung der echten Heliciden im Allgemeinen als zutreffend be-funden werden möge, wage ich zu hoffen. Die zahlreichen empfind-lichen Lücken, welche sich allerwärts fühlbar machen, habe ich nicht zu überbrücken sondern möglichst aufzudecken mich bestrebt, in der Hoffnung, dadurch um so eher zu ihrer Ausfüllung Anregung zu geben.

Im Folgenden werde ich zunächst die Morphologie des Genital-apparates der Nephropneusten, dann die specielle Systematik des Geni-talapparates der Heliciden behandeln, um daran die Charakterisirung der Familie der Heliciden und einen Überblick über deren geogra-phische Verbreitung anzuschließen, worauf endlich im letzten Ab-schnitte die Phylogenie der Nephropneusten an der Hand der einzelnen Organsysteme erläutert werden soll.

## I. Morphologie.

Der einzige bisher unternommene Versuch, die große Menge der morphologischen Differenzen, welche sich im Genitalapparat der Ichnopoden aussprechen, unter einheitliche Gesichtspunkte zu ordnen, ist jene Theorie der vergleichenden Anatomie des Genitalapparates, wie ich sie in meinen Abhandlungen über Orthoneuren<sup>1</sup> und über Cochlidies et Ichnopodes<sup>2</sup> aufgestellt habe. Wenn ich darauf nun auch hier in erster Linie verweisen muss, so will ich doch zur Einführung auf einige der wichtigsten Ergebnisse und Probleme noch besonders hinweisen.

Bei allen Ichnopoden ist eine Zwitterdrüse vorhanden und ein mehr oder minder komplizirter Leitungsapparat, welcher im Gegensatz zu den bei Cochlidien bestehenden Verhältnissen keinerlei Beziehungen zur Kiemen- oder Mantelhöhle unterhält, sondern unabhängig von dieser nach außen mündet. Dieser Leitungsapparat ist bei einem Theile der Ichnopoden, zumal der Tectibranchien, einfach, aber auch dann schon besteht die Tendenz durch Rinnen- und Faltenbildung das einheitliche Lumen in zwei parallel neben einander herlaufende Gänge zu zerlegen, einen männlichen und einen weiblichen. Wenn diese Gänge sich vollständig von einander sondern, nur am proximalen und distalen Ende noch zusammenhängend, so ist aus dem primitiven monaulen Genitalapparate ein diauler geworden, wie er besonders typisch bei Phanerobranchien und Pleurobranchien ausgebildet ist. Dabei ist das umstülpbare Ende des Vas deferens zum Penis entwickelt, der dann also pyxikaul ist, im Gegensatze zu dem weit von der weiblichen Genitalöffnung entfernten eremokaulen Penis, welcher mit der primären Genitalöffnung durch eine Flimmerrinne oder ein von ihr sich abschnürendes Vas deferens verbunden ist, welch letzteres zum Unterschiede von dem aus dem primären Genitalgang hervorgegangenen Vas deferens als Vas afferens bezeichnet werden kann. Endlich kann die Längsspaltung des primären Genitalganges noch weiter gehen und zur Zerlegung des weiblichen Leitungsweges in zwei Gänge führen, einen die Eier abführenden Oviduct und einen das Sperma bei der Begattung aufnehmenden und daher das Receptaculum seminis tragenden Copulationsgang. Ein dermaßen der Länge nach in drei distal und

<sup>1</sup> H. v. IHERING, Giebt es Orthoneuren? Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887. p. 517—519 und p. 527—534.

<sup>2</sup> H. v. IHERING, Sur les relations naturelles des Cochlidies et des Ichnopodes. Bull. scient. de la France p. p. A. GIARD. Tom. XXIII. Paris 1891. p. 205—217.

proximal zusammenhängende Gänge gespaltener Leitungsapparat wurde von mir *triaul* genannt.

Einen triaulen Genitalapparat besitzen zwei ganz verschiedene Gruppen von Ichnopoden, die als Unterordnung den Nudibranchien zurechnenden *Triaula* v. *Ih.*, aus den Doriden und Phyllidiiden bestehend, und ein Theil der Nephropneusten. Die Verhältnisse liegen aber, wie ich nachwies, bei beiden Gruppen so verschieden, dass man diese Übereinstimmung nicht direkt auf natürliche Verwandtschaft beziehen kann, sondern dass es sich nur um Wiederholung desselben Spaltungsprocesses des weiblichen Ausführganges in zwei verschiedenen Gruppen der Ichnopoden handelt. Wahrscheinlich ist der Penis, der bei den Doriden *pyxikaul* ist, bei den Nephropneusten ursprünglich *eremokaul*, und das *Vas deferens* der letzteren würde dann auch Theile des bei *Peronia* und *Vaginulus* wohl entwickelten *Vas afferens* enthalten. Das pure Faktum der *Triaulie* tritt solchen und vielen anderen Differenzen gegenüber an Bedeutung zurück, gleichviel ob es sich um Analogie handelt oder um Überlieferung von uralten erloschenen triaulen Stammformen her. Das Gleiche tritt uns auch bei den »Pulmonaten« entgegen, welche von den meisten Zoologen noch als eine natürliche in *Stylo-matophora* und *Basommatophora* zerlegte Ordnung beibehalten werden. *Limnaeus* wie *Helix* haben einen diaulen Genitalapparat, und doch besteht keine volle Homologie, weil *Limnaeus* einen echten auch embryologisch diaulen Genitalapparat besitzt, jener der Heliceen aber embryonal aus einem triaulen hervorgeht, mithin *pseudodiaul* ist. Es bestätigt dies die Richtigkeit meiner Auffassung, welche eine Ordnung Pulmonata nicht anerkennt, weil die Lunge der Branchiopneusten eine Kiemenhöhle ist, welche bei *Ancylus* auch noch eine wohl entwickelte Kieme birgt, wogegen bei den Heliceen Niere und Lunge als einheitliches Organ sich anlegen, dessen proximaler Theil zur Niere und dessen distaler zur Lunge wird, ein Ergebnis, welches übereinstimmt mit den von mir aus der vergleichenden Anatomie abgeleiteten Folgerungen.

Das wären die zur Zeit vorliegenden Thatsachen, die ich nur hier speciell hinsichtlich der Nephropneusten zu erweitern beabsichtige. Es ist hier nicht meine Absicht aus der großen Anzahl unpublicirter Beobachtungen Nachträge zu geben. Nur hinsichtlich der Gattung *Helix* werde ich dies thun, um einmal das gesammte Material Revue passiren zu lassen und es kritisch zu ordnen. Hier habe ich nur die Absicht einige Beobachtungen mitzutheilen, welche für das theoretische Verständnis des Genitalapparates der Nephropneusten von Bedeutung sind. Zunächst kann ich ein weiteres instruktives Beispiel eines typisch

triaulen Genitalapparates vorlegen. Es ist, wie erwähnt, von ROUZAUD und BROCK nachgewiesen worden, dass der diaule Genitalapparat von *Helix* und *Limax* aus einem triaulen hervorgeht und SEMPER beschrieb eine Abnormität von *Helix pomatia*, wo der Ductus receptaculo-uterinus wohl entwickelt sich erhalten hatte. In der Regel löst sich diese Verbindung frühzeitig und als Rest derselben erhält sich jenes »Divertikel des Blasenstieles«, welches bei den Heliceen so weite Verbreitung besitzt. Ich bin überzeugt, dass dieses so oft kolbig blindsackförmig endende Divertikel in vielen Fällen nur künstlich vom Uterus lospräparirt wurde, an dem es endete. Nur Schnittserien können in solchem Falle entscheiden, ob der Zusammenhang besteht oder nicht, jedenfalls eine der nächsten Aufgaben, welche die vergleichende Anatomie des Genitalapparates der Heliceen erheischt.

Von dieser zweifelhaften Kommunikation des Divertikels bei vielen *Helix*, *Clausilia*<sup>1</sup> etc. abgesehen, war ein triauler Genitalapparat bei *Ariophanta raroguttata* von SEMPER nachgewiesen worden. Da alle anderen *Ariophanta*-Arten diaulen Genitalapparat zeigten, handelt es sich vielleicht auch hier um eine individuelle Abnormität, einen Fall von Retentionsatavismus. Als regulär triaul blieben somit nur *Peronia* (SEMPER) und *Vaginulus* (SEMPER, v. IHERING), und diese beiden Gattungen sind ja in vieler Hinsicht etwas abnorm, den marinischen Nacktschnecken sich nähernd. Es ist daher nötig nachzuforschen, wie weit auch bei typischen *Nephropneusten* ein triauler Genitalapparat sich erhalten hat. Einen hierhin gehörigen Fall kann ich mittheilen von *Zonitoides arboreus* Say oder einer nahe stehenden Art.

Die Schnecke, um die es sich dabei handelt, verdanke ich der Güte meines verehrten Kollegen FRITZ MÜLLER, welcher dieselbe bei Blumenau sammelte. Ich bestimmte dieselbe als *Zonitoides nitidus* Müll., also als eine importirte europäische Zonitide. Dagegen schrieb mir DR. BOETTGER, welchem ich dieselbe mittheilte, er bestreite, dass die Schale mit *Z. nitidus* »glatt übereinstimme«, die Schale unterscheide sich aber nicht von *Hyalinia arborea* Say, welche nordamerikanische Art überhaupt vielfach verschleppt, ihm u. A. auch von Port Elizabeth im Kaplande zugekommen sei.

<sup>1</sup> WIEGMANN, Bemerkungen zur Anatomie der Clausiliens, Jahrbuch d. deutsch. Malakolog. Ges., V. Jahrg., Frankfurt a/M., 1878, p. 157—170, Fig. 2 u. 3, lässt keinen Zweifel darüber, dass das Divertikel des Blasenstieles bei *Balea fragilis*, *Clausilia biplicata*, *plicata* u. A. oben in den Uterus mündet. Da ich selbst für einige italienische Arten dies nicht bestätigen kann, scheint Kontrolle durch Schnittserien immerhin geboten. PFEFFER hat den Ductus receptaculo-uterinus für einige *Trochonanina*-Arten (1878) angegeben.

Die anatomische Untersuchung scheint mir dieser Bestimmung zu widersprechen. Das Thier fällt mir dadurch auf, dass der Fuß gelblich ist. Die bei anderen Verwandten so ausgesprochene dunkle blau-schwarze Färbung tritt an diesen Exemplaren mehr zurück und beschränkt sich eigentlich auf den Mantel, auch der Nacken ist bloß mit schwärzlichem Pigment überlaufen. Dem Rande des Fußes parallel zieht oberhalb desselben eine Längsfurche. Eine Caudalpore ist nicht vorhanden, wenigstens vermag ich sie nicht zu erkennen. Auch die Eintheilung der Fußsohle in drei Felder scheint mir nicht oder nur unregelmäßig angedeutet zu sein. Ich sehe zwar in der Mitte der ziemlich kontrahirten Fußsohle einige Längsfurchen, allein sie verlaufen nicht regelmäßig und in gleichem Abstande, auch in der Färbung besteht kein Gegensatz von Mittel- und Seitenfeld. Im vorderen Theile der Fußsohle befindet sich öfters eine tiefe mediane Längsfurche, die aber wohl am kriechenden Thiere verstrichen sein wird. Eine Längs-theilung der Fußsohle in drei Felder fehlt also. Die Genitalöffnung liegt ziemlich weit hinten unter dem Mantel, unter und etwas vor dem Athemloch. Am Athemloch steht rechts wie links ein kleiner Lappen. Der Kiefer (Fig. 1) ist ziemlich stark gebogen und breit mit großem spitzem medianem Zahne. Eben so verhält sich der Kiefer von *Z. nitidus* Müll., während *Z. arboreus* nach BINNEY einen flacheren minder hohen Kiefer hat, der über dem Zahne am Hinterrande eine leichte Einbuchtung hat, was hier fehlt.

Die Radula (cf. Fig. 2) hat in der Querreihe die Formel 20—7—4—7—20, also 7 laterale, 20 marginale Zähne jederseits. Ein äußerer Dentikel findet sich bei den lateralen Zähnen neben, bei den marginalen an der Basis des Hauptdentikels. Bei *Z. nitidus* beträgt die Zahl der Zähne einer Querreihe 28—4—28 nach LEHMANN, und 25—4—25 mit 5 lateralen Zähnen nach BINNEY. Dagegen gibt BINNEY für *Z. arboreus* nur 16—4—16 Zähne an, gegen 21—4—21 nach MORSE, mit 5 lateralen nach BINNEY. Schon der Unterschied zwischen den Angaben von MORSE und BINNEY ist größer als er sonst bei Zonitiden vorkommt. Wenn man die größere der beobachteten Zahlen = 100 setzt, so ist nach den Angaben von BINNEY die Variation in der Zahl der Zähne einer Querreihe bei Zonitiden 12—16% und bei Hinzunahme jener Angabe von MORSE selbst 25%, nie aber 40%, wie es der Fall wäre, wenn die Blumenau-Art zu *arboreus* gehörte. Es scheint, dass diese Variabilität bei *Helix* etwas größer ist als bei *Zonites*; es ist durchaus nötig, dass einmal durch zahlreiche Untersuchungen die Variationsgrenzen der einzelnen Arten sowohl an einem einzelnen Fundorte als an verschiedenen Stellen ihres Verbreitungsgebietes hin-

sichtlich der Radula sorgfältig studirt werden. Der Genitalapparat von *Z. arborea* ist noch nicht bekannt, doch ist zu vermuten, dass er mit Pfeilsack versehen ist. BINNEY hat den für Zonitoides charakteristischen Pfeilsack mit verkalktem Pfeile bei *Zonites Ellioti* Redf., *cerinoideus* Anth., *ligerus* Say u. A. nachgewiesen, welche Arten trotzdem BINNEY, PILSBRY u. A. bisher bei *Zonites* ließen. Das geht nicht an, es müssen vielmehr alle mit Pfeilsack und Liebespfeil versehenen Arten zu Zonitoides gestellt werden, und hier schließt sich dann auch *Z. internus* Say an (subg. Gastrodontes). Die Schale ist vielleicht bei keiner anderen Familie so nichtssagend als bei den Zonitiden<sup>1</sup>. Die Grundlage der Systematik muss das Gebiss und vor Allem der Genitalapparat liefern.

Bezüglich der Anatomie dieser Schnecke habe ich nur noch zu bemerken, dass der Ureter die normalen Verhältnisse der höheren Heliceen darbietet, ganz geschlossen ist. Hinsichtlich des Genitalapparates verweise ich auf Fig. 3 und 4. — Zwitterdrüsengang, Eiweißdrüse und Uterus bieten nicht zu besonderen Bemerkungen Anlass. Am unteren Ende des Uterus löst sich zunächst von ihm das Vas deferens ab, das nach kurzem Verlaufe zu dem kräftigen Penis anschwillt. Etwas weiter unten entspringt vom distalen Ende des Uterus ein feiner Gang, welcher in seiner Mitte einen langen Gang zum kugeligen Recept. seminis abgibt und dann zwischen Penis und Pfeilsack laufend in die Vagina eimündet. Dieses letztere Stück muss also als das distale Ende des Ganges des Recept. seminis gelten, von dem dann der Ductus receptaculo-uterinus abgeht. Der Pfeilsack besteht aus einem unteren oder distalen stärker verdickten Abschnitte und einem feineren oberen, an dessen Ende sich der Retraktor ansetzt, während etwas nach unten davon ein kleiner in zwei Schenkel gespaltener Drüsenschlauch sich ansetzt. Im Grunde des Pfeilsackes, also an der Stelle der Retraktor-Insertion, befindet sich die Insertion des Pfeiles. Derselbe ist 2 mm lang und durchzieht als ein langes feines Stilett den Pfeilsack in seiner ganzen Länge. Fig. 4 giebt die Gestalt desselben. Er besteht aus einer faserigen Bindegewebsmasse, welche reichlich mit Kalk durchsetzt ist. Bei Zusatz von Salzsäure löst sich der kohlensaure Kalk und die Kohlensäure sammelt sich in dem centralen Gange an. Dieser mündet durch eine längliche spaltförmige Öffnung seitlich etwas hinter der Spitze. Der entkalkte Pfeil behält seine Form unverändert bei.

<sup>1</sup> O. F. v. MOELLENDORFF, Revision der chinesischen Naniniden, Jahrb. der deutschen Malacolog. Ges. Bd. XIV. 1887 sagt p. 32: »Ob eine Art zu *Helicarion* oder *Vitrina* zu *Macrochlamys* bez. *Microcystis* oder *Hyalinia*, zu *Kaliella* oder *Conulus* zu stellen ist, kann nach der Schale allein nie mit voller Sicherheit entschieden werden.«

Zonitoides nitidus Müll., falls nicht hiermit identisch, verhält sich jedenfalls sehr ähnlich, das geht aus LEHMANN's Beschreibung hervor. LEHMANN, welcher zuerst den Pfeil nachwies, stellte eben darauf hin die Gattung Zonitoides auf. Obwohl LEHMANN die Triaulie des Genitalapparates nicht erkannte, so hat er, wie es scheint, doch etwas davon gesehen, da er vom Pfeilsack einen »feinen Muskel« zur Vagina abgehen lässt, der allerdings auch einer der Drüsenschläuche sein kann. Eine andere hierher gehörige Angabe bezieht sich auf Zonitoides ligerus Say, worüber BINNEY (l. c. p. 406) bemerkt, dass LEIDY den Genitalapparat abgebildet habe, der sehr kompliziert sei. Der lange Pfeil befindet sich in einem großen Pfeilsacke, der nahe seinem Apex einen kurzen Drüsenschlauch trage. Der Gang des Receptaculum seminis sei lang, von seiner Mitte gehe ein Gang ab zur Mitte des Penissackes und ein zweiter zur Spitze des Pfeilsackes. Eine derartige Bifurkation des Ductus receptaculo-uterinus kommt aber nie vor und es ist wahrscheinlich, dass der »von der Spitze des Pfeilsackes abgehende Kanal« nichts Anderes ist als der eine der beiden von mir beschriebenen Drüsenschläuche, von denen BINNEY nur den einen erwähnt. Ist auch natürlich eine sorgfältigere Nachuntersuchung zur Prüfung des Sachverhaltes nötig, so geht doch offenbar aus dieser Notiz das hervor, dass auch bei Zonitoides ligerus ein Ductus receptaculo-uterinus vorkommt. Ob dieser Gang nun allen Zonitoides-Arten regelmäßig zukommt, oder ob er bei einem Theile der Arten schwindet, wie es bei den Zonitiden<sup>1</sup> sonst die Regel zu sein scheint, bleibt zu untersuchen. Von besonderem Interesse bleibt jedenfalls das Faktum, dass bei einer Anzahl von Zonitoides-Arten, vielleicht bei allen, zeitlebens der Ductus receptaculo-uterinus persistirt.

Wenn wir die eben besprochene Schnecke, welche unzweifelhaft zu Zonitoides gehört, mit SEMPER's Eintheilung der Zonitiden vergleichen, so fällt zunächst auf, dass der wichtigste von SEMPER in den Vordergrund geschobene Charakter, die Schwanzdrüse, hier fehlt. Es ist zwar möglich, dass am lebenden Thiere eine Spur davon zu sehen ist, am kontrahirten und konservirten Thiere ist sie, wenn vorhanden, nicht von den übrigen Furchen des Hinterendes zu unterscheiden, auch nicht am Längsschnitte. Jedenfalls ist sie daher ganz rudimentär, wenn nicht absolut fehlend. Es scheint aber, dass die Verkümmерung der Schwanzdrüse auch bei anderen Zonitoides-Arten beobachtet wird. Sowohl

<sup>1</sup> Vermuthlich dürfte sich das auch bei manchen Zonites beschriebene Ligam. suspensorium des Receptaculum als ein solcher Ductus erweisen. HESSE (Jahrb. Malac. Ges. Bd. XI. 1884. p. 232) giebt dieses Ligam. an für Zonites algirus und graecus.

LEHMANN wie MOQUIN TANDON nennen den kleinen Längsspalt derselben rudimentär. BINNEY, welcher bei allen nordamerikanischen Zonites-Arten die Schleimpore am Schwanzende beschreibt, vermisste dieselbe bei *Z. arboreus* Say und *internus* Say, von denen erstere wahrscheinlich, letztere sicher den für Zonitoides charakteristischen Pfeilsack besitzt. Auch SEMPER gibt an, dass bei Zonites die Schwanzdrüse klein, spaltförmig sei, so dass ihre Verkümmерung bei Zonitoides nicht allzu befremdlich sein kann.

Ein anderer Punkt, in dem mancherlei Widersprüche bestehen, ist die Struktur der Fußsohle. Nach BINNEY haben alle nordamerikanischen Zonites eine getheilte Fußsohle mit durch Längsfurchen abgetrenntem Mittelfelde (distinct locomotive disk). SEMPER aber fand an der einzigen von ihm untersuchten Art, *Z. lucubratus* Say, die Fußsohle ungetheilt wie bei den europäischen Zonites. Leider giebt BINNEY nicht an, zu welcher Species er *Z. lucubratus* Say nec aut. zieht, doch bleibt wohl auf alle Fälle der Gegensatz zwischen ihm und SEMPER bestehen. Selbst für die Zonitoides-Arten giebt BINNEY ein Mittelfeld an, das aber z. B. bei *Z. ligerus* Say repräsentirt sein soll durch eine »extremely narrow line«, die dann doch wohl nur eine Längsfurche ist, wie auch ich sie bei obiger Art sah — mit anderen Worten, ein gesondertes Mittelfeld fehlt.

Betrachten wir hiernach SEMPER's Zonitiden, so ist diese unnatürliche Gruppe durch nichts vereinigt als durch die Schwanzdrüse. Wenn nun bei Zonites und Zonitoides dieselbe bei manchen Arten rudimentär oder ganz obsolet wird, so erhebt sich die Frage, ob nicht unter den Vitriniden etwa auch nahe Verwandte der Zonitiden mit gleichfalls verkümmter Schwanzdrüse zu finden seien. Es liegt wohl kein Grund vor, die Schwanzdrüse von Arion, Ariolimax etc. sowie Ferussacia u. a. den Zonitiden ferner stehende Gattungen nicht für homolog mit jener der Zonitiden zu halten, und es wird daher wohl diese Schwanzdrüse nicht eine allgemeinere Verbreitung gehabt haben und außer in wenigen größeren Gruppen verschwunden sein. Als Basis der ganzen Eintheilung kann sie keinesfalls dienen, darauf weisen die großen Widersprüche in der Organisation des doch ungleich wichtigeren Genitalapparates hin.

Ähnlich wie mit der Schwanzdrüse geht es auch mit der Theilung der Fußsohle. Unter SEMPER's Zonitiden findet sie sich bei den Ceratophora, fehlt den anderen, findet sich aber wieder bei den Vitriniden. Letztere nun stellt SEMPER zu den Heliceen, während ich sie mit MARTENS und FISCHER mit den Zonitiden vereint sehen will. Es ist eigentlich verkehrt von einer Dreiteilung der Fußsohle zu reden, denn als Fußsohle darf bei Limax, Vitrina etc. lediglich das Mittelfeld in Anspruch

genommen werden. Nur über das Mittelfeld sieht man die lokomotorischen Wellen hinziehen; die an dem Kriechen absolut unbeteiligten Seitenfelder entsprechen der nach unten gedrehten Körperseite, jenem Theile des Körpers, der zwischen Mantelrand und Fußsohle gelegen, bei den archaischen Nephropneusten, Peronia und Vaginula, ohne Weiteres als solcher erkannt und gedeutet wird. Die ungetheilte Fußsohle ist daher eine solche, bei welcher diese Seitentheile nicht abgegrenzt sind oder ganz zurücktreten und das Mittelfeld die ganze Breite der Ventralfläche einnimmt. Nur so wird es verständlich, dass bei nahe verwandten Gattungen, wie Macrochlamys und Xesta oder innerhalb des Genus Zonites bei europäischen und nordamerikanischen Arten die Fußsohle bald getheilt ist, bald nicht. SEMPER giebt auch für die Heliceen das Vorkommen eines, wenn auch minder scharf abgesetzten Mittelfeldes an. Eben so ist es bei den Bulimiden. In Fig. 5 gebe ich die Fußsohle von *Bulimus papyraceus* Mawe wieder, aus der man sieht, dass beim Kriechen die lokomotorischen Wellen nur über das Mittelfeld laufen, gleichzeitig etwa fünf. So haben wir Spuren der Dreiteilung der Sohle in allen Familien, eben doch wohl als ein Rest einer bei den Vorfahren allgemein verbreiteten Einrichtung, und man wird diese Verhältnisse vielleicht in vielen Fällen zu generischer Trennung der Formen benutzen können, sicher aber nicht zur Trennung von Familien.

Noch weniger ist die Ausbildung des Hornes über der Schwanzspitze zur Trennung der Unterfamilien geeignet, da nach SEMPER's eigener Darstellung nicht nur den Aceratophora dasselbe abgeht, sondern auch einem Theile der Ceratophora (*Rotula*, *Microcystis* p.). FISCHER hat sich daher nicht an diese Eintheilung gehalten, sondern eine andere vorgeschlagen, damit freilich noch weniger glücklich als SEMPER, indem er die von SEMPER mit Recht wenig berücksichtigten Nacken- und Schalenlappen des Mantels zur Eintheilung seiner großen Gattung *Ariophanta* (*Nanina*) benutzt. Dabei aber ist nicht einmal das von SEMPER gebotene Material richtig benutzt, was namentlich für Xesta gilt, welche Gattung neben Arten mit sehr großen Schalenlappen andere enthält, denen dieselben ganz fehlen, wie denn auch der linke Nackenlappen bald getheilt ist, bald nicht.

Der Grund dieser unbefriedigenden Resultate liegt darin, dass SEMPER trotz des Werthes, den er auf die Verhältnisse des Genitalapparates legt, denselben nirgends zur Abgrenzung größerer natürlicher Gruppen benutzt hat. Und doch bietet der Genitalapparat bei den Nephropneusten unter allen Organensystemen unzweifelhaft die wichtigsten Charaktere dar. Darüber sind seit langem Alle einig, die

sich mit der Anatomie der Nephropneusten befassen. Der Grund, weshalb diese Einsicht sich noch nie in praktische Bethätigung umsetzte, mag neben der lückenhaften Erforschung der Heliceen exotischer Gebiete auch darin zu suchen sein, dass es eine mühsame und unerquickliche Arbeit ist, die Masse der Einzelbeobachtungen kritisch zu sichten. Der Beginn der vorliegenden oft unterbrochenen Arbeit datirt seit 1874. Bei verschiedenen Gelegenheiten, auf das Thema zurückgeführt, habe ich kürzlich einen die natürlichere Begrenzung der Gattung *Helix* bezweckenden Vorschlag gemacht<sup>1</sup>, und die vorliegende Arbeit soll das dort Bemerkte ausführlicher begründen.

Es ist für diesen Zweck in erster Linie erforderlich über die Homologien der verschiedenen Anhangsgebilde des Genitalapparates ins Reine zu kommen. Eine große Menge von Nephropneusten besitzt einen vollständig einfachen Genitalapparat, den ich als *haplogon* bezeichnen werde, und an dem weder am weiblichen Leitungsapparate Pfeilsack etc., noch am männlichen Flagellum etc. entwickelt sind. Daneben erscheinen dann oft innerhalb derselben Familie oder desselben Genus andere Arten, bei denen mancherlei Anhangsgebilde des Penis und Vas deferens auftreten. Ein am Apex des Penis ansitzender Blindschlauch wird Flagellum genannt. Bei anderen Formen sitzt dieser oder ein anderer schlauchförmiger Blindsack am unteren Theile des Penis an. Es ist vielleicht nicht immer leicht zu entscheiden, ob es sich dann um ein mit seinem Ursprung distalwärts gerücktes Flagellum handelt oder um eine besondere neue Bildung. Bei *Buliminus* treffen wir Flagellum und Appendix, wie ich dieses Divertikel des Penis nennen will, neben einander an. Dasselbe kann durch Weiterschreiten der Bifurcation des Penis tiefer an dessen distales Ende zu liegen kommen, und wenn wie bei *Buliminus syriacus* u. a. syrischen Arten desselben Genus dieser Spaltungsvorgang noch weiter abwärts sich erstreckt, über die Insertionsstelle des Penisretraktor hinaus, so spaltet sich der Retraktor in zwei Äste, einen für den Penis und einen für den Appendix.

Ein anderes hierher gehöriges Gebilde hat SEMPER bei Zonitiden nachgewiesen und als Kalksack des Vas deferens bezeichnet. SEMPER betrachtet<sup>2</sup> den oberhalb des Retraktors folgenden Theil des Penis als

<sup>1</sup> Sur les relations nat. des Cochlidies etc. p. 244.

<sup>2</sup> cf. z. B. l. c. p. 52 über den Retraktor als Grenze zwischen Penis und Vas deferens. Es giebt nun ja bei Zonitiden etc. wie bei Heliceen Fälle (*H. obvoluta* und *fruticum* z. B.), wo der Retraktor an den Apex des Penis, d. h. dessen proximales Ende rückt, allein das ist Ausnahme. Auf die hier dargelegte Morphologie des Penis hat ganz in gleichem Sinne zuerst PFEFFER hingewiesen (cf. Jahrb. d. d. Malac. Ges. V. Jahrg. 1878. p. 267 ff.). PFEFFER stützt sich dabei zumal auch auf den von ihm erbrachten Nachweis, dass die Spermatophore bis zum Apex des Penis sich erstreckt.

zum Vas deferens gehörig. Stellt man sich aber vor, dass der Retraktor nicht mit seiner Insertion an eine bestimmte Stelle des Penis gebunden sei, so steht nichts im Wege die betreffende Partie des Vas deferens dem Penis zuzurechnen und den Kalksack als Flagellum zu deuten. Dass der betreffende Theil des männlichen Leitungsweges nicht einfach ein Theil des Vas deferens ist, geht aus seiner veränderten Form und dem größeren Lumen hervor. Schon der Umstand, dass innerhalb der Zonitiden in dieser Hinsicht so viele Modifikationen nachgewiesen sind, muss davor warnen, in der Homologisirung dieser Anhangsgebilde des männlichen Leitungsweges zu weit zu gehen. Wird man auch innerhalb einer bestimmten Familie die Homologien dieser Anhangsgebilde in der Regel bestimmen können, so wird man doch bei Vergleichung verschiedener Familien immer bedenken müssen, dass sich derartige Blindsäckchen auch selbständig in bestimmten Familien entwickeln können, und auf dieselben nicht zu viel Werth legen dürfen. So z. B. hat SEMPER bei *Microcystis myops* einen Appendix am Penis abgebildet, den er Coecum penis nennt. Bei *Martensia* dagegen nennt er dasselbe Gebilde, weil es drüsigen Charakter zeigt, Prostata, ein Name, der gewiss nicht bleiben kann, weil bereits vergeben für die dem Uterus anliegende Drüse des Vas deferens. Wenn nun SEMPER Bedenken trägt, schon innerhalb derselben Familie diese Appendixgebilde für homolog zu halten, so wird es jedenfalls noch schwieriger sein zu versichern, dass der Appendix von *Buliminus* jenem der Zonitiden homolog sei.

Ich betrachte hiernach von den Anhangsgebilden der Zonitiden das am distalen Ende des Penis befindliche, gleichviel ob es drüsig oder blindsackförmig entwickelt ist, als Appendix, jenes am oberen Ende oder Apex des Penis als Flagellum. Dieses stets oberhalb des Penisretraktors befindliche Blindsäckchen kann sehr verschiedene Ausbildung in Größe etc. und Funktion erlangen. Wenn SEMPER<sup>1</sup> das Eintreten des Capreolus in diesen Blindsack als maßgebend betrachtet, so scheint mir das nicht richtig. Auch bei dem weiblichen Genitalapparate bestehen ja in funktioneller Hinsicht Differenzen. Der Spermatophor wird bald in den Blasenstiel, bald in dessen Divertikel eingeführt oder auch in den Uterus, wenn die Samenblase ganz fehlt. So ist auch das Flagellum ein morphologischer, nicht physiologischer Begriff und scheint mir gegen PFEFFER's Deutung des Kalksackes als eines modifizirten Flagellum nichts einzuwenden. Kompliziert gestalten sich die Verhältnisse bei den Zonitiden zumal dadurch, weil außer diesen beiden noch

<sup>1</sup> Nachrichtsblatt d. d. Malak. Ges. Bd. XII. 1880. p. 8—12.

ein dritter Blindsack vorkommt, der in der Nähe des Retraktor liegt, sowie endlich als viertes Anhangsgebilde ein solches an der Insertionsstelle des Retraktor hinzukommt. SEMPER unterscheidet alle drei oberen, zu welchen also als unterster noch der Appendix kommt. Wenn man annimmt, dass der außer bei *Dendrolimax* nirgends nachgewiesene neben dem Retraktorcoecum stehende Blindsack im Übrigen keine Homologa aufweist, während das Retraktorcoecum durch die Insertion des Muskels an seinen Apex gut charakterisiert ist, so reduciren sich diese schwierig zu unterscheidenden Gebilde doch im Grunde auf zwei, eines am Apex des Penis, das Flagellum resp. Kalksack, und eines an der Basis des Penis, den Appendix.

Bevor ich meine Ansichten über die Systematik der Zonitiden begründen kann, muss ich zunächst einen Punkt berühren, in welchem ich eine von jener SEMPER's wesentlich verschiedene Ansicht vertrete. SEMPER hält (l. c. p. 57 und 59) den Liebespfeil der Zonitiden für homolog mit jenem der Heliceen, während ich beide nur als einigermaßen analoge, aber total verschiedene Gebilde ansehen kann. Der Liebespfeil der Heliceen ist eine cuticulare Bildung, in seiner Entstehung jener der Kalkschale ähnlich. Er entbehrt daher einer histologischen Grundlage, hat überhaupt nur Spuren organischer Substanz. Bei Behandlung mit Säuren löst sich der Liebespfeil ganz auf, die kleinen Mengen organischer Substanz verfließen, die Form des Pfeiles erhält sich nicht. Der Pfeil ist solide oder wenn er eine kleine centrale Höhlung hat, so ist dieselbe doch völlig eingeschlossen. Der Pfeil ist also nicht durchbohrt und das Sekret der in den Pfeilsack mündenden Glandulae mucosae gelangt nicht in den Pfeil. Der Pfeil wird bei der Begattung oft zerbrochen, meistens in toto ausgestoßen und später durch einen anderen ersetzt. Niemals hat der Pfeilsack einen Retractor, in vielen Gattungen ist er in doppelter Zahl vorhanden, was den ursprünglichen Zustand darstellt.

Ganz anders präsentiert sich nun der Liebespfeil der Zonitiden. Derselbe ist ein aus den verschiedenen histologischen Elementen des Körpers zusammengesetztes Organ, welches bei der Begattung als Reizorgan funktionieren aber nicht abgestoßen werden kann. Diese Reizpapille ist häufig aber keineswegs bei allen Gattungen verkalkt, bei Euplecta und Xesta z. B. ist sie eine nicht verkalkte knorpelige Spitze; immer aber ist sie durchbohrt, und der centrale an der Spitze der Papille mündende Kanal ist der Ausführgang einer bald sack- oder schlauchförmigen bald komplizirter gestalteten Anhangsdrüse, der Liebesdrüse. Entkalkt man diesen Pfeil, so behält er seine Form unverändert bei, da ja nur der eingelagerte Kalk zerstört wird, nicht

aber die Epithel-, Bindegewebe- und Muskelmassen, welche das Organ zusammensetzen.

Es scheint mir hiernach klar, dass dieses Organ nicht mit dem Liebespfeil (*hasta amatoria*) der Heliceen vergleichbar ist, weshalb ich vorschlage es Liebesdolch, *pugio amatorius*, zu nennen. Während der Liebespfeil nur bei *Helix* und verwandten Gattungen vorkommt, ist der Liebesdolch auf einen Theil der Zonitiden beschränkt. Diese Gattungen mit ihren Verwandten müssen als besondere Familie zusammengefasst werden. Ihnen schließen sich nach WIEGMANN<sup>1</sup> eine größere Anzahl von Vitrina-Arten an, worauf für einige derselben schon SEMPER hinwies. Es geht aus WIEGMANN's Beschreibung klar die Identität mit dem Liebesdolch der Zonitiden hervor. WIEGMANN zieht daraus ganz dieselben Folgerungen, die ich eben dargelegt, dass nämlich Liebesdolch und Liebespfeil zwei ganz verschiedenartige Bildungen und nicht einander homolog sind. Es geht hieraus hervor, dass die Vitriniden nicht von den Zonitiden getrennt werden dürfen, mit denen zusammen sie eine große natürliche Gruppe bilden. Es wäre nun offenbar naheliegend, alle Vitrino-Zonitiden, welche mit Liebesdolch versehen sind, in eine Familie zu vereinen. Hierzu würden gehören erstens *Ariophanta*, *Xesta* und *Zonitoides* mit ungetheilter Fußsohle und dann *Tennentia*, *Parmarion*, *Euplecta*, *Macrochlamys* und ein Theil von *Vitrina*, bei denen allen die Fußsohle längsgtheilt ist. Die Schwierigkeit, die sich darbietet, besteht nun darin, dass ja möglicherweise von jeder einzelnen oder von den meisten der oben genannten Gattungen aus es hat zum Schwunde des Liebesdolches kommen können. Es bleibt daher zu untersuchen, ob sich etwa bei den Gattungen ohne Liebesdolch Andeutungen eines solchen noch entwicklungs geschichtlich nachweisen lassen. PFEFFER gibt an, Reste der weiblichen Anhangsdrüse bei *Helicarion* und *Xesta* gefunden zu haben, welche aber oben an der Lippe mündeten. Diese Beobachtungen aber, von PFEFFER selbst in Frage gezogen, scheinen auf Verwechslung mit anderen nicht zum Geschlechtsapparate gehörigen Organen zu beruhen.

Es giebt indessen in der Anatomie des Genitalapparates der Zonitiden ein anderes Moment, welches eine Brücke zu schlagen scheint zwischen Gattungen mit oder ohne Liebesdolch, die Bewaffnung des Penis mit mehr oder minder zahlreichen Knorpelpapillen<sup>2</sup>. Solche traf

<sup>1</sup> Fr. WIEGMANN, Der sogenannte Liebespfeil der Vitrinen. Jahrb. d. d. Mal. Ges. XIII. Jahrg. 1886. p. 74—95.

<sup>2</sup> Solche Papillen im Penis finden sich auch bei *Buliminus* und *Succinea*, und stark cuticularisirt bei *Triboniophorus*. Sie scheinen daher bei den Vorfahren der Nephropneusten weite Verbreitung besessen zu haben, wie sie denn ja auch bei den Nudibranchien sehr häufig vorkommen.

ich bei Zonitiden, SEMPER bei Parmarion und Helicarion. Bei letzterer Gattung kommen Arten mit oder ohne Papillen vor und vermutlich werden diese Papillen, wenn man danach sucht, auch noch in anderen Gattungen angetroffen werden. Dagegen scheint bei Vitriniden, von denen Knorpelpapillen des Penis nicht bekannt sind, eine andere Bewaffnung des Penis vorzuherrschen, wie wir hier zumal von Limax und Amalia kennen, nämlich die Anwesenheit einer einzelnen sehr großen Reizpapille im Penis. Dieselbe existirt auch im Penis von Cionella lubrica, auf deren Übereinstimmung mit Amalia ich weiterhin zurückkomme. Parmacella aber hat außer der Liebesdrüse auch die Knorpelpapillen im Penis, und sofern diese nicht auch einigen Vitrina-Arten zukommen, gehört Parmacella zu den Zonitiden, nicht zu den Vitriniden. Beachtenswerth erscheint mir das von PFEFFER zur Unterscheidung von Zonitiden und Naniniden herangezogene Moment der Lage der Genitalöffnung in der Nähe des Tentakels oder weit hinter demselben (Zonitiden), vorausgesetzt, dass diese Angaben sich bestätigen.

Bei Amalia trifft man einen eigenthümlichen von SIMROTH<sup>1</sup> genauer beschriebenen Reizkörper im Stiele des Receptaculum seminis, den SIMROTH für eine Spermatophore hielt, die sich in der Blase festgesogen habe, was aber bei einem leblosen Cuticularkörper nicht möglich ist. Ganz ähnliche Gebilde traf ich in der Samenblase von Cionella lubrica an (cf. Fig. 13—15), Falten, von denen zwei besonders stark entwickelt und mit ringförmigen Auswüchsen verziert, die Vorläufer des entsprechenden Körpers bei Amalia<sup>2</sup> zu sein scheinen (Fig. 6). Im Penis ist eine starke Papille vorhanden, derselbe hat auch ein Appendix, und am Apex ein eigenthümliches Flagellum, dessen kugelig angeschwollenes Ende auf dem Apex des Appendix ruht<sup>3</sup>. Ich kann diesen Genitalapparat nur mit jenem von Amalia vergleichen. Eine solche Annäherung entspricht allerdings sehr wenig den bisher angenommenen Ideen, allein der Umstand, dass der Kiefer nicht glatt ist, sondern gestreift, kommt, nach dem, was ich über den Kiefer bemerken werde, nicht in Betracht. Viel bedenklicher ist die Differenz in der Radula,

<sup>1</sup> H. SIMROTH, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885. p. 223 ff.

<sup>2</sup> Nach JOURDAIN, Note sur les organes génitaux des Limaciens. Revue d. sc. p. p. DUBRUEL, T. VII, 1879, p. 420 soll Amalia gagates einen ganz ähnlichen Reizkörper haben wie A. marginata und in ihm eine Drüse sich öffnen. Wenn dies richtig ist, so würde ein echter Liebesdolch mit Liebesdrüse vorliegen, doch bleibt zunächst auch die Möglichkeit, dass es sich um einen besonderen Reizkörper handelt. cf. auch H. v. IHERING, Sur les relations des Cochlides etc. p. 212.

<sup>3</sup> Leider habe ich den Inhalt desselben nicht näher untersucht. Ich möchte vermuten, dass er jenem des Kalksackes von SEMPER entspricht.

ich denke aber, wenn man erst auf diese Beziehungen achtet, werden sich die Zwischenglieder finden. Zu beachten ist hierbei auch, dass die nächstverwandte Gattung Ferussacia am Hinterende des Fußes die Schleimpore der Zonitiden besitzt. Vermuthlich repräsentirt also Ferussacia eines der Zwischenglieder, welche von Vitrino-Zonitiden zu den Heliceen und Verwandten hinüberleiten. Der Appendix verhält sich auch bei zahlreichen Arten von Buliminus, Clausilia etc. ähnlich, ob auch die Reizpapille des Penis?

Wenn sonach bei Ferussacia und Verwandten sowie bei Arioniden die Schleimpore bei den verschiedenen Gattungen ganz fehlt oder vor kommt, so ist auch ohne die oben bezüglich Zonites und Zonitoides angeführten Verhältnisse klar, dass die Schleimpore oder Schwanzdrüse allenfalls zur Trennung von Gattungen, keinesfalls zur Sonderung der Familien etc. dienen kann, und das Gleiche gilt von der Theilung der Fußsohle. Ich halte es unter den Umständen für einen Fehler, dass man die Differenzen im Genitalapparate bisher bei der Gruppierung der Gattungen nicht verwerthet hat. Es scheint mir zweckmäßig, die Vitriniden und Zonitiden zu vereinen, in dem Sinne also, wie FISCHER sie zur Familie der Limaciden macht. Innerhalb dieser Familie hat man dann zwei Sektionen zu unterscheiden, solche mit einfachem oder haplogonem Genitalapparat, und solche mit Liebesdolch. Letztere kann man xiphogon nennen im Gegensatz zu den belogonen Heliceen mit Liebespfeil. Wie nun bei einigen Gruppen der Heliceen, aber auch bei Cochlostyla bei bestimmten Arten oder Gruppen von Arten eine Verkümmерung des Pfeilapparates eintritt, so wird offenbar auch bei den Limaciden das Gleiche erfolgen können. Ob bestimmte Gattungen ihn verloren, bleibt zunächst eine Vermuthung, die sich am ehesten bei den haplogonen Arten von Vitrina und Zonites wird prüfen lassen, indem bei den von xiphogonen Formen abstammenden oder metaxiphogonen Arten vermuthlich embryologisch noch Andeutungen werden nachweisbar sein. Ich schlage daher vor, die xiphogonen Vitrinen in eine besondere Gattung Vitrinopugio zu vereinen, die vermuthlich zu Vitrina im gleichen Verhältnis stehen wird, wie Zonitoides zu Zonites. Wird daher wohl auch, wenn einmal die ganze Familie anatomisch und embryologisch gründlich durchgearbeitet ist, ihre Eintheilung eine andere werden, so scheint mir es doch bis dahin nicht richtig die wichtigen Charaktere, welche der Genitalapparat liefert, ganz außer Betracht zu lassen und statt ihrer andere zu benutzen, deren Untauglichkeit im Vorausgehenden nachgewiesen wurde.

In Bezug auf den Genitalapparat werden sich wohl wichtige Momente für die Charakterisirung der Familie der Limaciden oder

Zonitiden ergeben. Zunächst enthält sie alle überhaupt bekannten schalentragenden xiphogonen Nephropneusten. Ob die haplogenon Gattungen zum Theil oder alle wirklich typisch haplogenon oder eu-haplogenon, oder zum Theil oder sämmtlich metaxiphogen sind, bleibt zu untersuchen. Jedenfalls giebt es unter ihnen keine belogenen Formen, denn Liebespfeil und Liebesdolch schließen einander aus, kommen nie vereint vor. Weit verbreitet ist in dieser Familie das Vorkommen von Reizpapillen im Penis. Zahlreiche einfache oder knorpelige Papillen kommen bei einer Reihe von hierher gehörigen Gattungen vor, sind aber auch in anderen Familien<sup>1</sup> der Nephropneusten nachgewiesen. Bei *Limax* und *Amalia* treffen wir statt zahlreicher Papillen im Penis eine einzelne große an, die ich im Gegensatze zu jenen Papillen *Stimulus* nennen will. Vielleicht ist sie der letzte Rest einer allgemeinen Bekleidung mit Papillen. Es wird nun wichtig sein, die Verbreitung von Papillen und *Stimulus* in anderen Familien zu verfolgen. Bisher wurde letzterer nur noch beobachtet von mir bei *Cionella lubrica*. Dass ich an der natürlichen Verwandtschaft von *Cionella* und *Amalia* nicht zweifle, hob ich oben schon hervor. Charakteristisch ist bei den Zonitiden ferner das *Receptaculum seminis*. Dasselbe ist häufig nur ein ganz kurzer kaum abgesetzter Blindsack des Uterus und fehlt, wie ich weiterhin zeigen werde, in anderen Fällen ganz. Immer hat es einen relativ dicken, plumpen, wenig von der Blase abgesetzten Stiel, nie ist der Stiel sehr lang, und nie trägt er ein Divertikel. Dies zu beachten ist namentlich desshalb wichtig, weil es unter Umständen überaus schwierig sein kann zu sagen, ob ein rückgebildeter Pfeilapparat das Rudiment eines Liebespfeiles oder eines Liebesdolches ist. Es ist dann nötig, alle anderen in Betracht kommenden Momente zu würdigen.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Beachtung des Appendix, also jenes Blindsackes am Penis, welcher distal vom Retraktor sich befindet, bald näher an der Genitalkloake, bald weiter davon. Es scheint nun, dass dieses Organ in manchen Fällen auf die Genitalkloake oder auf die Vagina übertritt. Instruktiv scheinen mir in dieser Hinsicht die bei manchen Xerophilen beobachteten Verhältnisse zu sein. So haben *Helix joppensis* Roth und *tuberculosa* Conr. einen Appendix am Penis, während bei den nahe verwandten Arten *H. pyramidata* Drp. und *H. elegans* Gm. ein ähnlicher Blindsack am Penis fehlt, aber an der Vagina angetroffen wird. Um ein Rudiment eines Liebesdolches kann es sich da nicht handeln, denn die betreffenden Schnecken sind echte Heliceen resp. Xerophilen, wenn auch einer Gruppe angehörig, in welcher die

<sup>1</sup> Zahlreiche niedere kleine Papillen traf ich im Penis einer von mir zu beschreibenden *Succinea pontederiae* v. Ih. von Rio Grande do Sul.

beiden Pfeilsäcke sehr klein werden oder verschwinden. Da alle diese Formen doppelte und sehr kleine Pfeilsäcke besitzen, so kann es sich in diesem unpaaren sehr langen zuweilen in zwei Abschnitte gegliederten Anhang nicht um eine Umbildung des Pfeilsackes handeln, zumal beide Gebilde in den meisten Fällen neben einander existiren. Dass derartige Verschiebungen in der Insertion wirklich vorkommen, sehen wir auch bei *Limax* und *Arion*, wo das Receptaculum zwischen Penis und Vagina oder direkt in den Penis mündet. Doch giebt SIMROTH an, dass z. B. bei *Limax maximus*, wo beim alten Thiere das Receptaculum am Penis ansitzt, es beim jungen am Oviduct sitzt. Es sind das eigen-thümliche Umgestaltungen der Geschlechtskloake, wie sie außer bei diesen Nacktschnecken sonst bei Nephropneusten nicht vorkommen. In ähnlicher Weise sehen wir bei den genannten Xerophilen den Appendix bald am Oviducte, bald neben oder gegenüber dem Penis an der Vagina oder noch tiefer unten an der Genitalkloake sich inseriren. Die Annahme, dass er bei anderen Arten am Penis ansitze, enthält daher an und für sich nichts Unwahrcheinliches, und sie scheint mir die einzige zu sein, welche eine natürliche Erklärung geben kann für die erwähnten großen Differenzen innerhalb einer engeren Gattungsgruppe.

Ich halte danach den Appendix des Penis für homolog mit dem wohl drüsigen Blindsacke der genannten Xerophilen, welcher am weiblichen Leitungswege ansitzt und als Appendicula bezeichnet werden mag. Eine solche Appendicula kommt wahrscheinlich bei Ariolimax-Arten vor, ferner bei *Panda Falconeri* Reeve und bei *Buliminus Dufresnei* Leach; letztere beiden Angaben sind SEMPER entnommen. Es scheint mir zumal für *Panda* eine genauere Untersuchung dieses Gebildes nöthig zu sein, zumal auch an zahlreichen verwandten Arten, weil es den Anschein hat als handele es sich in ihnen um das Rudiment einer Liebesdrüse mit Verkümmерung des Pugio. Eben so bedarf natürlich die Appendicula von *Helix pyramidata* und *elegans* sorgfältiger Untersuchung.

Auch der echte Appendix des Penis ist ein mancherlei Variationen unterworfenes Organ. Bald ist es ein mehr oder minder einfaches Divertikel wie bei *Cionella lubrica*, *Hemphillia*, *Zonitoides*, *Microcystis* und anderen Zonitiden oder bei den eben genannten Xerophilen, bald ist es drüsig wie bei *Martensia* und *Obbina*, bald in Form eines langen zweiten Flagellum entwickelt, wie bei *Clausilia*, *Pupa* und *Buliminus*. Die so überaus weite Verbreitung dieses Organs und das Vorkommen desselben in den verschiedensten Familien weisen darauf hin, dass es sich um ein bei den Vorfahren der typischen schalentragenden Nephropneusten weit verbreitetes Organ handelt. Während dasselbe in einigen

Fällen als Drüse wohl entwickelt ist, stellt es in anderen ein bedeutungsloses Divertikel dar, welches dann, bald am Penis, bald an der Vagina ansitzend, verkümmert oder Umgestaltungen erleidet. Meiner Ansicht nach ist auch der Liebesdolch mit seiner Drüse nur eine Modifikation der Appendicula. Wenn dies richtig ist, so wird man nie Appendicula und Liebesdolchsack zusammen vorkommend antreffen, eben so wenig eines dieser beiden letzteren Organe mit einem Appendix coexistirend antreffen. Ich habe in der That vergebens nach einer derartigen Coexistenz die Litteratur durchsucht und halte daher diese Hypothese für eine mit allen bisher beobachteten Thatsachen in Einklang befindliche.

Von Pfeilsack und Glandulae mucosae ist bei Zonitiden nirgends die geringste Spur zu entdecken. Dagegen habe ich oben darauf hingewiesen, dass bei gewissen Xerophilen Appendix oder Appendicula vorkommen, und da letztere histologisch nie genauer untersucht wurde, so wäre es selbst nicht undenkbar, dass es sich um Rückbildungsstadien eines Liebesdolchsackes handelte. Es scheint, dass Appendix und Appendicula nur verschiedene Modifikationen ein und desselben Organs sind, welches am Penis zu einem zweiten Flagellum wird, am weiblichen Genitalapparate aber, wo es auf diesen übertrat, sich entweder als blindsackförmiges oder drüsiges Organ, oder als Liebesdrüse nebst Liebesdolch erhielt. Es scheint nun, dass dieses Organ als Liebesdolchsack nur bei einem Theile der Limaciden sich entwickelte, als Appendicula aber auch in anderen Familien sich noch erhielt. Es würden danach, wie, glaube ich, SIMROTH zuerst es nachzuweisen suchte, die Limaciden doch, entgegen PFEFFER's Ausführungen, reiner als irgend welche anderen typischen Nephropneusten viele Züge der Organisation der ältesten Nephropneusten uns erhalten haben.

Im letzten Abschnitte werde ich nachweisen, dass schon bei Peronia und Vaginulus ein Homologon der Liebesdrüse und des Liebesdolches der Zonitiden vorkommt, so dass also darin in der That die Zonitiden uns gewisse Eigenthümlichkeiten der ältesten Nephropneusten reiner als andere Familien erhalten haben. Das ist aber nur ein specieller Zug, in anderen Charakteren, im Gebiss sowie durch ihren stets geschlossenen Ureter erweisen sich die Glieder dieser Familie als schon auf einer relativ hohen Stufe angelangt. Das lehren uns ja die Mollusken überall, dass die organogenetischen Reihen bei den verschiedenen Familien sich ungleich verhalten, derart, dass eine bestimmte Gattung in einer Reihe von Organsystemen bereits eine hohe Entwicklungsstufe erreicht haben, in Bezug auf andere aber primitive Stadien noch treu bewahrt haben kann.

Es wird uns nunmehr nicht schwer sein, die verschiedenen Eintheilungsversuche, die hinsichtlich der Zonitiden vorliegen, zu kritisiren. SEMPER trennt die Zonitiden, die mit Schwanzdrüse versehen sind, von den der Schwanzdrüse entbehrenden Vitriniden, und er hält dieses Unterscheidungsmerkmal für wichtig genug, um alle der Schwanzdrüse entbehrenden Gattungen, gleichviel ob mit Heliciden- oder Zonitidengebiss, der Familie der Heliciden zuzuweisen. Obwohl SEMPER mit dieser Anordnung isolirt blieb, seien doch hier die Gründe zusammengestellt, welche gegen dieselbe sprechen. Es sollen also Vitriniden nie eine Schwanzdrüse haben. Richtig ist das im Allgemeinen für Vitrina und Limax, dagegen giebt PFEFFER<sup>1</sup> in seiner mit STREBEL veröffentlichten Arbeit über mexikanische Binnenmollusken an, dass eine Schwanzdrüse bei Limaciden zuweilen vorkomme, auch bildet er sie ab von *Limax stenurus* Pfeff. Bei *Hyalina* mag namentlich bei den europäischen Arten oftmals die Schwanzdrüse fehlen, doch ist darauf nicht genügend geachtet. BINNEY (l. c. p. 118) macht darauf aufmerksam, dass SEMPER u. A. bei *Hyal. cellaria* Müll. die Schwanzdrüse übersehen habe, da sie doch in Wahrheit wohl entwickelt sei. Auch bei den hierher gehörigen nordamerikanischen Arten ist sie in der Regel vorhanden. Eben so unrichtig ist es, wenn SEMPER *Zonites* eine ungetheilte, *Hyalina* eine getheilte Fußsohle zuschreibt. Unter den nordamerikanischen Arten von *Zonites* ist nach BINNEY die getheilte Fußsohle fast die Regel. Auch PFEFFER, welcher für amerikanische Zonitiden eine besondere Unterfamilie *Neozonitinae* vorschlägt, erkennt die Variabilität der Fußsohle in dieser Hinsicht an, indem er sagt, dass bei dieser Unterfamilie sich neben einander Formen mit ungetheilter und getheilter Fußsohle finden, sowie solche, bei denen die Dreitheilung eine erkenntliche sei, ohne dass das Mittelfeld durch Furchen abgeschieden sei. Nach dem, was ich schon oben hierüber bemerkte, bedarf es keines weiteren Hinweises darauf, dass die mehr oder minder deutliche Längstheilung der Fußsohle nicht als ein zur Abtrennung größerer natürlicher Gruppen geeigneter Charakter angesehen werden kann. SEMPER hat sich übrigens an den wenigen von ihm untersuchten amerikanischen Zonitiden selbst von dem Vorkommen der Längstheilung der Fußsohle überzeugt.

Es fallen damit alle Momente hinweg, auf welche hin SEMPER die Hyalinen von den Zonitiden abtrennte. Beide stimmen unter einander überein in der ziemlich weit nach hinten, meist bis unter das Athem-

<sup>1</sup> H. STREBEL und G. PFEFFER, Beiträge zur Kenntnis der Fauna mexikanischer Land- und Süßwasser-Conchylien. IV. Theil. Hamburg 1880. p. 21. Wenn freilich *L. stenurus* nur ein importirter europäischer Agriolimax ist, so dürfte PFEFFER's Angabe doch wohl unrichtig sein.

loch gerückten Lage der Genitalöffnung und in der Neigung der Ektodonten weit nach vorn oder oben zu rücken, also von der freien Spitze der Scheide des Mesodonten entfernt, um ihn dann ganz zu unterdrücken. Ich pflichte hierin ganz PFEFFER bei (l. c. p. 21). Die einzigen beiden nordamerikanischen Zonitiden, welche zu diesem Typus nicht passen und zweispitzige Zahnschneiden der marginalen Zähne aufweisen, sind *Zonites Gundlachi* und der bekanntlich holarktische *Z. fulvus Drap.*, von denen erstere zu *Conulus* oder zu *Guppya* gezogen wird, letztere zu *Conulus* gehört, beide anatomisch fast unbekannt sind. So ist es denn ganz begreiflich, wenn die nordamerikanischen Conchologen, BINNEY, PILSBRY u. A., *Hyalina* nur noch als Sektion von *Zonites* gelten lassen. Angesichts so großer Meinungsverschiedenheiten wird man auch den anderen von SEMPER zu den Heliciden gezogenen Gattungen mit einspitzigen marginalen Zähnen gegenüber skeptisch sein müssen. Es scheint mir, dass gerade die nicht stacheligen sondern breiteren, in der Regel mit accessorischen Ektodonten ausgerüsteten marginalen Zähne der Heliciden das wesentlichste Charakteristikum der letzteren bilden. Es fehlt auch nicht an anatomischen Momenten, welche in diesem Sinne sprechen. Die accessorische weibliche Anhangsdrüse bei *Panda Falconeri Roe.* und bei *Caryodes Dufresnii Leach.* sind offenbar auf die Appendicula resp. auf einen rudimentären Liebesdolch-Apparat zu beziehen.

Wenn man hiernach *Hyalina* zu *Zonites* bringt, so erscheinen die anderen von SEMPER zu seinen Vitriniden gestellten Gattungen, wie *Vitrina*, *Limax*, *Parmacella* u. A., als einigermaßen näher unter einander zusammengehörige Formen, die aber natürlich von den übrigen Zonitiden nicht abgetrennt werden können. SEMPER trennt diese in solche mit und ohne Horn über der Schwanzdrüse. Hierin kommen aber nun wieder alle möglichen Übergänge vor. *Microcystis* hat zuweilen das Horn, zuweilen nicht, bei *Rotula*, obwohl zu den Ceratophora gestellt, fehlt es, ist aber bei manchen Aceratophora wohl entwickelt, wie z. B. bei *Xesta Cumingii*, welche Art also auch hierin *Helicarion* nahe steht. Es fallen somit die Charaktere, welche SEMPER zu seiner Eintheilung von Zonitiden und Heliciden verwandte, so in sich zusammen<sup>1</sup>, dass man nach völlig anderen Eintheilungsprincipien sich umzusehen hat.

<sup>1</sup> Dies scheint allerseits anerkannt zu sein. Es ist daher wohl möglich, dass v. MOELLENDORFF Recht hat, wenn er die behaarten Naniniden, *Hemitrichia* v. MOELLENDORFF, als Übergangsglieder von *Macrochlamys* zu *Hemiplecta* und *Rhysoota* betrachtet (Nachr.-Bl. d. d. Malak. Ges. 1890 p. 173). Dann müssen aber auch im Genitalapparate Zwischenstadien nachweisbar sein, was bisher nicht geschehen, und worauf daher in Zukunft zu achten ist. — Ein wesentlicher Unterschied im

Im Allgemeinen ist PFEFFER mit seiner Klassifikation der Gruppe viel weiter gekommen. Zunächst scheint es mit den bekannten Thatsachen in Einklang zu stehen, wenn PFEFFER die Gattungen, bei denen die Genitalöffnung weit nach hinten unter den Mantelrand oder das Athemloch gerückt ist, in eine größere Gruppe zusammenfasst, also Hyalinen und Zonitiden. Sodann stimmen meine Erfahrungen fast ganz mit den seinen tberein hinsichtlich der Radula. PFEFFER sagt darüber anlässlich des Ektodonten der Limaciden (l. c. p. 24): »Derselbe rückt innerhalb der Querreihe weder wie bei den Neozonitinen nach oben und verschwindet, noch wie bei den Naniniden und Vitrininen herunter, sondern verharrt ungefähr auf derselben Höhe bis zu seinem Verschwinden bei den allerletzten Randzähnen.« Im Einzelnen ist allerdings Mancherlei einzuwenden. So ist es schon in der Charakteristik der ganzen Familie nicht richtig, wenn es heißt, dass der Innenzacken schon ziemlich bald in der Querreihe verschwinde und sich nie mehr an den Randzähnen zeige, während doch die offenbar hierher richtig gezogene Gattung *Vitrionoidea* Semper durch die ganze Querreihe dreispitzige Zähne behält. Und *Limax* bietet eben doch gar mancherlei Variationen. Man vergleiche z. B. die Abbildungen bei BINNEY sowie in den Supplements, woraus hervorgeht, dass der Ektodont nicht immer an den marginalen Zähnen schwindet, sondern sich z. B. bei *L. maximus* bis zum letzten Marginalzahn ganz wie bei vielen *Vitrina*-Arten erhält. Ich kann daher in der Radula von *Limax* nicht einen besonderen Typus erkennen, sondern nur Modifikationen des Vitrininentypus. Ja innerhalb der Gattung *Vitrina* selbst kehrt ja auch das gleiche Verhältnis wieder, Arten mit zweispitzer Schneide resp. bis zum oder gegen das Ende der Querreihe sich erhaltenden Ektodonten wechseln mit solchen ab, bei denen der Ektodont rasch verschwindet und die marginalen Zähne einspitzig sind. Diese Variationen im Zahnbau wiederholen sich eben innerhalb der verschiedensten Gruppen, ohne zu systematischer Gruppierung dienlich zu sein.

Als das Wesentliche erscheint nicht die Form des Zahnes, sondern die Umänderungsweise des Zahnes innerhalb der Querreihe und in dieser Hinsicht sind nur zwei Typen zu unterscheiden: einer, bei dem der Ektodont gegen die freie Spitze des Mesodonten rückt, so dass dessen Scheide zweispaltig wird, und einer, bei welchem der Ektodont klein bleibt, an der Basis der Mesodonten aufwärts rückt und dann verschwindet, so dass die Zähne einspitzig, stachelig werden. Die Urform

Gebiss liegt auch darin, dass bei Heliciden die quadratischen basalen Platten dicht an einander stehen, bei Zonitiden aber die marginalen Zähne in relativ weit abstehenden Längsreihen angeordnet sind.

ist für alle hierher zu stellenden Gattungen offenbar der erstere Typus, und so kommt es, dass derselbe z. B. bei einem Theile der Vitrinen sich noch erhalten hat, indess die anderen einspitzige Marginalzähne haben, wie es scheint dabei dem zweiten Typus sich anschließend. Gestatten somit diese Verhältnisse der Radula auch keine systematische Eintheilung der Gruppe, so sind sie doch dabei ein werthvolles Hilfsmittel.

An der mir leider nur unvollkommen bekannten Eintheilung von PFEFFER wären somit die Limacinen mit den Vitrinen zu verbinden und ferner kann ich die von PFEFFER vorgeschlagene Aufstellung einer Unterfamilie der Neozonitinen nicht gut heißen. Kritisiren lässt sich dieselbe allerdings in so fern schwer, als wohl diese neue Unterfamilie nicht aber jene der Zonitinen und Hyalininen begründet wird. Ich kann aber so wenig wie die nordamerikanischen Conchologen zwischen europäischen und amerikanischen Zonitinen Unterschiede sehen, welche zu mehr als generischer oder auch nur zu generischer Abtrennung berechtigten, und das ist auch FISCHER's und SEMPER's Meinung. Die wesentlichsten innerhalb der Gruppe bestehenden Differenzen hat dabei PFEFFER überhaupt nicht berührt, nämlich die Verhältnisse im Baue des Genitalapparates.

Ziemlich gut hat MARTENS sämmtliche hierher gehörigen Formen als Vitrinoidea zusammengefasst, indess noch einiges nicht dazu Gehörige angeschlossen, wie namentlich Leucochroa, unzweifelhaft eine Helicee mit glattem Kiefer (cf. speciellen Theil). Auch Sagda und Macrocyklis werden von BINNEY, FISCHER u. A. zu den Heliceen gestellt, was dem Gebisse nach richtig zu sein scheint, doch ist beim Mangel jeglicher Kenntnis der Anatomie dieser Thiere Sicheres über deren Stellung nicht zu sagen.

FISCHER in seinem Manuel fasste alle hierhergehörigen Arten als Limaciden zusammen, nur die nordamerikanischen »Macrocyklis« resp. Selenites als besondere Familie ausschließend. Bestimmend bei diesem Irrthume scheint die eigenthümliche Beschaffenheit der Radula gewesen zu sein, welche zwar noch einen rudimentären Mittelzahn besitzt, aber keine lateralen, sondern nur einspitzige, stachelige marginale Zähne wie die Testacelliden. BINNEY bemerkt aber (p. 89), dass der erste Zahn neben dem centralen ein Übergangszahn und erst der zweite ein echter marginaler ist. Dann macht BINNEY weiterhin (p. 96) darauf aufmerksam, dass zwar Zonites in der Regel eine Anzahl von lateralen Zähnen besitzt, dass aber deren Zahl oft auf zwei herabsinkt und bei Z. laevigatus auf Null, indem der erste Zahn neben dem medianen schon der Übergangszahn ist wie bei Selenites. Auch in den übrigen Verhältnissen bietet Selenites keinen Grund zur Abtrennung von der

Zonitesgruppe, da ein rudimentärer Liebesdolchsack vorkommt, dessen genauere Untersuchung noch aussteht. So scheint Selenites, obwohl mit Zonites nächst verwandt, den Übergang zu den Testacelliden resp. Agnatha zu vermitteln, einer Gruppe, welche in Bezug auf ihren Zusammenhang mit den Zonitiden und eventuell anderen Familien noch sehr der genaueren Untersuchung bedürftig erscheint.

Hiernach war es nicht zutreffend, wenn PILSBRY<sup>1</sup> die Familie Selenitidae annahm, während BINNEY die Stellung der Gattung schon richtig erkannt hatte. Im Übrigen scheint mir PILSBRY die nordamerikanischen Zonitiden gut zu gruppieren, und namentlich ist es anerkennenswerth, dass er *Pristiloma* Anc. eine für Zonites Lansingi Bld. und Stearnsi Bld. aufgestellte Gattung, trotz des gerippten Kiefers bei den Zonitiden lässt, zu denen sie die Radula und Schale verweisen. Wird auch erst die Anatomie des Genitalapparates über die systematische Stellung der Gattung Aufschluss geben, so ist doch a priori gar nicht einzusehen, warum die Veränderungen, welche der Kiefer in anderen Familien erleidet, indem er bald glatt, fein gestreift oder grob gefurcht bis gerippt erscheint, nicht auch bei Zonitiden sollen möglich sein.

Nie, wie wir sehen, ist auf die gerade bei Zonitiden doch sehr ausgeprägten Besonderheiten im Bau der Genitalorgane Rücksicht genommen worden, was schwerlich richtig sein kann. Es ist nicht meine Meinung, dass nun einfach der Genitalapparat an die Stelle der bisher benutzten Charaktere rücken solle, ich glaube vielmehr, dass es die Aufgabe weiterer Forschungen sein wird, unter Berücksichtigung aller Organsysteme die natürlichen Gruppen zu ermitteln. Allerdings glaube ich, dass dabei kein Organ wichtigere Dienste leisten kann als der Genitalapparat. Zu einer einigermaßen zuverlässigen Eintheilung der Zonitiden reichen die vorliegenden anatomischen Beobachtungen bei Weitem nicht hin, sie lassen aber, wie ich glaube, doch schon die Richtung erkennen, in der sich einst die Klassifikation bewegen wird.

Suchen wir uns Rechenschaft zu geben über die Umwandlungen, welche der Genitalapparat erleidet, so fällt es zunächst auf, dass in jeder der besonderen natürlichen Gruppen derselbe Gegensatz uns zu Tage tritt, dass Formen mit einfacherem Genitalapparate, also haplogone neben xiphogonen, vorkommen. So neben den echten Vitrina die Vitrinopugio, so neben den Zonites die Zonitoides und so neben Helicarion und Verwandten Euplecta, Macrochlamys etc. und endlich Rhysota neben Xesta. Wie erklärt sich dieses Verhältnis? Dasselbe zeigt uns klar, dass es unnatürlich wäre, die xiphogonen Gattungen von den ihnen nächst-

<sup>1</sup> H. A. PILSBRY, Nomenclature and Check List of North American Land Shells. Proc. Ac. Nat. Sc. of Philadelphia. 1889. p. 191—210.

stehenden haplogonen abzutrennen und lediglich nach dem Genitalapparate die Familie in zwei Unterfamilien zu theilen. Es liegen daher für die Erklärung nur zwei Möglichkeiten vor: entweder ist in jeder einzelnen kleineren natürlichen Gruppe der Liebesdolch-Apparat selbständig aufs Neue entstanden, oder es ist in den verschiedenen Gruppen zu einer Rückbildung des Liebesdolches und der Liebesdrüse gekommen, welche dann bereits bei den gemeinsamen Vorfahren dieser verschiedenen Gruppen entwickelt gewesen sein müssen. Letztere Annahme enthält nichts Unwahrscheinliches, da wir bei *Helix*, *Cochlostyla* und Verwandten die gleichen Rückbildungsscheinungen wieder innerhalb einer jeden einzelnen Gattung selbständig sich vollziehen sehen. Dagegen wäre die Annahme, dass ein so überaus komplizierter und eigenartiger Apparat wie der Liebesdolch und seine Drüse in verschiedenen Gruppen einer einzelnen Familie mehrfach entstanden sein solle, im höchsten Grade unwahrscheinlich und ohne jedwedes vergleichbares Seitenstück, denn der an gleicher Stelle bei den *Heliceen* entstandene Liebespfeil sammt seinen Drüsen ist, wie wir sehen, morphologisch völlig anders geartet. Es finden sich zwar hinsichtlich der Liebesdrüse große Verschiedenheiten vor, allein überall ist der Grundtypus des ganzen Apparates der gleiche, ein Divertikel des Uterus, in dessen Apex sich eine durchbohrte Papille öffnet, durch deren centralen Kanal das Sekret einer dahinter gelegenen Drüse entleert wird. Es ist daher unmöglich zu erkennen, dass alle hierher gehörigen Gattungen gemeinsamen Ursprungs sein müssen. Auf den verschiedenen Stadien der Entwicklung des Liebesdolchapparates kann es dann aber in jeder der verschiedenen Entwicklungsgruppen zu Rückbildungen gekommen sein. Eine solche Gruppe stellt *Zonitoides* dar, wo die Liebesdrüse ein kleiner gabelig gespaltener Schlauch ist, und *Zonites* kann uns nur als ein von *Zonitoides* durch Rückbildung des Liebesdolchsackes entstandener Seitenzweig gelten. *Zonites* ist somit nicht euhaplogen sondern pseudohaplogen und zwar speciell metaxiphogen. Genau das Gleiche gilt für *Vitrina* im Verhältnis zu *Vitrinopugio*, eben so auch für die anderen pseudohaplogonen *Vitrininen*. Wenn ich vermuthe, dass *Rhysota* im gleichen Verhältnis zu *Xesta* steht, so fehlen allerdings noch Übergangsformen. Vermuthlich werden weitere Untersuchungen Reste des Liebesdolchapparates bei *Rhysota* erkennen lassen. Auf Beziehungen zwischen *Xesta* und *Helicarion* weist *Xesta Cumingi* hin, auf Beziehungen zwischen *Helicarion* und *Ariophanta* deutet *Hel. ceratodes*. Diese Art scheint anatomisch ganz mit *Ariophanta* zu stimmen; wie bei letzterer Gattung es oftmals vorkommt, ist hier der Liebesdolchsack basal in Zusammenhang mit dem Blasenstiel. *SEMPER* notirte, dass der Gang 'der

Liebesdrüse abgerissen war, äußert dann aber Zweifel hieran. Ob nun ein gut ausgebildeter oder ein rückgebildeter Liebesdolchsack vorliege — immer bietet *Helicarion ceratodes* Charaktere dar, welche das von SEMPER auf Schwanzdrüse und Fußsohle begründete System durchbrechen. Es wird die Aufgabe künftiger Forschungen sein in diesem Sinne die von SEMPER begonnenen Forschungen fortzusetzen und nach den Verbindungsgliedern zu suchen, welche Auskunft geben über den Zusammenhang von xiphogonen und haplogonen Gattungen auch bei den Naniniden.

Wesentlich wird es für die Auffassung und Abgrenzung der Zonitiden sein, ob die Darstellung der vergleichenden Anatomie des Genitalapparates, zu der ich oben geführt wurde, sich als richtig erweist. Jedenfalls erscheint sie mir bei jetzigem Stande unserer Kenntnisse als die einzige mögliche, und so muss ich auch die aus ihr hervorgehenden Konsequenzen hier entwickeln. Appendix und Appendicula sind dann homologe Gebilde und auch der Liebesdolchapparat gehört hierher. Ist das richtig, so wird man nie Appendicula, Appendix und Liebesdolchsack oder zwei von beiden gleichzeitig antreffen, was tatsächlich nie der Fall ist. Wenn der Liebesdolchapparat sich zur Appendicula rückbildete, so darf sich also bei den damit ausgerüsteten Gattungen weder Appendicula noch Appendix vorfinden und das geht ja auch aus den Thatsachen hervor. Bei denjenigen Gattungen nun, bei welchen der Liebesdolchapparat eine Rückbildung erleidet, wird vielleicht ein der Appendicula entsprechender Rest zu finden sein, oder keine Spur mehr davon. Wenn die Appendicula an der Vagina oder im Winkel zwischen ihr und Penis mündet, ist ihre Deutung klar, tritt sie ganz auf den Penis über, so nennen wir sie Appendix. Und dieser Fall liegt bei *Microcystis* vor, wo am Penis ein Appendix sich findet, im Übrigen der Genitalapparat einfach ist. Hier schließt sich noch eine weitere Gattung an, *Martensia Semper*, bei welcher der Appendix sich als eine acinöse Drüse repräsentirt. Hier endlich reiht sich *Conulus* an, sofern eben *Conulus semen lini* zu *Conulus* gehört und nicht etwa eine selbständige Gattung darstellt.

Vielelleicht werden *Conulus*, *Microcystis* u. A. mit fehlendem oder rudimentärem Receptaculum seminis eine besondere Familie bilden müssen. Innerhalb der Zonitiden scheinen zwei oder drei verschiedene Unterfamilien zu bestehen. Zunächst die Hyalininen oder Zonitinen, durch die oben erwähnten Verhältnisse im Gebiss und die weit nach hinten gerückte Genitalöffnung, die gut entwickelte Schale, den Mangel großer Schalenlappen etc. charakterisiert. Sodann alle übrigen mit vorwiegend zweispitzigen marginalen Zähnen und hinter dem großen

Fühler gelegener Genitalöffnung und in zwei Gruppen zerfallend, eine mit Schwanzdrüse (Nanininae) und eine ohne solche oder doch nur ausnahmsweise mit Spuren derselben versehen (Vitrininae)<sup>1</sup>. Innerhalb dieser einzelnen Gruppen giebt es dann wieder xiphogone und metaxiphogone Genera.

Dass hiermit im Wesentlichen das Skelett für die Klassifizirung der uns beschäftigenden Formen gegeben ist, bezweifle ich nicht, aber in der Beurtheilung der haplogonen Genera bestehen noch Schwierigkeiten, die sich zur Zeit nicht überspringen lassen. Leider bietet der Genitalapparat weiter keine Hilfsmittel zur Scheidung natürlicher Gruppen dar, denn die Umbildung des Flagellum in den Kalkkonkretionen enthaltenden Kalksack und die Ausbildung von Knorpelpapillen resp. Papillen überhaupt im Penis scheinen schon den Vorläufern der Zonitiden eigen gewesen zu sein und sie haben sich bald erhalten, bald nicht, ohne dass dies mit systematischen Beziehungen in Einklang stände. So haben Euplecta, Xesta etc. den Kalksack, bei Ariophanta fehlt er, Martensia hat ihn, bei Macrocytis fehlt er. Bei Helicarion hat ein Theil der Arten Reizpapillen im Penis, die anderen nicht, ähnlich Rhysota, wohl auch Zonites. Conulus hat die Knorpelpapillen des Penis, Microcystis nicht.

Von der Organisation der Microcystiden<sup>2</sup> kennt man nichts als das Wenige, was SEMPER und ich darüber mitgetheilt haben. Die Anatomie der kleinen und kleinsten Nephropneusten hat eben bisher wenig Reiz gehabt und doch sind diese kleinen Formen es, die uns in vieler Hinsicht die wichtigsten Aufschlüsse versprechen. Die großen Helix, Bulimus, Cochlostyla etc. sind erst tertiar oder mesozoisch erschienen, die älteren und ältesten Nephropneusten werden zonitidenartige, pupa-artige etc. kleinere Schnecken gewesen sein. Hat man doch Zonites priscus Carp. aus dem amerikanischen Carbon direkt zu Conulus gestellt. Ich habe Anfangs geglaubt, es in Conulus semen lini mit einer Microcystis zu thun zu haben, ich wusste auch nichts anzugeben, was anatomisch eine solche Trennung rechtfertigen könnte, aber da die Schalen nach Dr. BOETTGER's Urtheil dem widersprechen, so sah ich von einer Vereinigung beider ab.

Eine nicht minder schwierige Frage ist die nach dem Ursprung und den Homologien des echten Pfeilapparates. Man hat bisher weder dessen Ursprung noch die Umbildungen, welche er erleidet, zu verfolgen

<sup>1</sup> Ob sich hier die wohl den Zonitiden einzureihenden Trochomorpha etc. anreihen, kann ich zur Zeit nicht beurtheilen.

<sup>2</sup> Da es mir scheint, als ob MOELLENDORFF Lamprocystis und Microcystis nicht schlechthin als synonym ansieht, so behalte ich die SEMPER'sche Nomenclatur hier bei.

gesucht. Und doch bestehen sehr bedeutende Differenzen, nicht nur hinsichtlich der Zahl und Anordnung der Glandulae mucosae sondern auch bezüglich der Pfeilsäcke. Wir kennen Arten mit vier, zwei und einem Pfeilsack, resp. Pfeil. Welches ist da der ursprüngliche Zustand? Bei *Helix* s. str. hat der Pfeilsack wie der Apparat der Glandulae mucosae seine bedeutendste Größe, auch der Pfeil seine komplizirteste Struktur erlangt. Während bei den mit doppeltem Pfeilsack versehenen Fruticicolen und Xerophilen der Pfeil ein einfaches, kegelförmiges kleines Gebilde ist, wird er bei *Helix* zu einem viel größeren Körper, der sich in Krone, Hals und Körper gliedert mit komplizirter Canellirung der Krone, mit verschiedenartiger Ausbildung von Körper und Spitze, die mit doppelten oder mehrfachen Leisten versehen sind, deren Schneide wieder in verschiedenartiger Weise modifizirt sein kann. Es geht daraus klar hervor, dass hier nicht der Ausgangspunkt sondern das Endstadium der mannigfachen Umbildungen vorliegt, welche die Pfeilsäcke erleiden, und da beide Gruppen, in denen wir auf einfachere Pfeile stoßen, Fruticicolen wie Xerophilen, doppelte symmetrisch gelagerte Pfeilsäcke besitzen, so ist dies offenbar der ältere primitivere Zustand.

Die bei *Helix* s. str. schon in eine ganz bestimmte Richtung gedrängte Entwicklung des ganzen Apparates ist hier noch in vollem Fluss. Die Glandulae mucosae stehen wirtelförmig angeordnet über den Pfeilsäcken, oder beginnen schon sich in zwei Gruppen zu ordnen. Wenn vier Pfeilsäcke vorhanden sind, stehen entweder zwei etwas höher oder alle in gleicher Höhe. Obwohl vielleicht in manchen Fällen vier Pfeile vorkommen, ist mir doch kein solcher Fall bekannt. Es sind nämlich zwei der Säckchen, die Nebensäckchen, leer. Wenn beide Nebensäckchen verkümmern, so finden sich nur zwei systematisch angeordnete Pfeilsäcke. In anderen Fällen rückt einer von diesen neben jenen der anderen Seite, wobei der accessorische kleiner ist. Man könnte auch denken, es sei nur einerseits Pfeil- und Nebensack erhalten, jeder mit Pfeil. Weiterhin kann der Pfeil des Nebensackes sowie endlich auch dieser selbst schwinden. Ein noch weiter gehender Reduktionsprocess lässt den noch übrig bleibenden Hauptsack leer werden oder ganz schwinden, während die Glandulae mucosae sich noch erhalten aber rudimentär werden. Wenn sie ganz fehlen, so ist der dann einfache Genitalapparat nicht mehr von einem primär haplogonen oder euhaplogonen zu unterscheiden und doch liegt ein ganz anderer Fall vor, nämlich ein durch Rückbildung des Pfeilapparates einfach gewordener metabelogoner Genitalapparat. Hinsichtlich der vielen hier in Betracht kommenden Modifikationen vergleiche man das unter *Fruticicola* und *Xerophila* im Folgenden Bemerkte. Es kommen somit schon

bei *Fruticicola* Verhältnisse vor, welche unmittelbar zu den Verhältnissen der typischen *Helix* hinleiten. So hat z. B. *Helix fruticum* einen kräftigen Pfeilsack mit Liebespfeil und daneben einen leeren Nebensack. Ob sich auch bei echten *Helix* noch Reste des Nebensackes nachweisen lassen, ist bisher noch kaum beachtet. Dass Reste desselben vorkommen, lehrt indess eine bezügliche Beobachtung von SCHMIDT an *Helix planospira*.

Ein weiterer Punkt endlich von allgemeinem Interesse ist die Frage nach dem Ursprunge des Receptaculum seminis. Es giebt unter den Zonitiden eine ganze Anzahl von Formen, bei denen dasselbe völlig fehlt. Als Beleg führe ich hier den Genitalapparat von *Hyalina* (*Conulus*) *semen lini* Meric. an, der einzigen bisher in Rio Grande do Sul aufgefundenen einheimischen Zonitide. Das Thier (Fig. 6) ist schwärzlich von Farbe, im Nacken und an der Fußsohle grau. Letztere ist durch scharfe Linien in drei Felder getheilt, doch konnte ich an dem kriechenden Thiere keine lokomotorischen Wellen gewahren. Der Fußsaum ist deutlich ausgebildet. Am Hinterende, wo beide Fußäume zusammenstoßen, befindet sich eine kleine Grube, wohl die Schwanzdrüse, über welche sich das hornartige Ende des Fußrückens hinüberlegt, ohne aber nach hinten die Fußsohle wesentlich zu überragen. Die Genitalöffnung liegt hinter den rechten Fühlern. Der Mantelrand hat vor und hinter dem Athemloche, in dessen Tiefe der After liegt, je einen einfachen Nackenlappen. Schalenlappen fehlen. Die Niere ist dreieckig, aber schmal, länger als breit. Der 4 mm breite glatte Kiefer (Fig. 9) ist vorn dunkel, hinten heller, und hat in der Mitte des Kaurandes einen großen stumpfen Zahn; er ist wenig gekrümmmt. Die Radula (Fig. 10) hat 120 Querreihen, deren Formel 35—4—35 ist. Der Mittelzahn ist dreispitzig und hat nahezu in der Mitte seiner Höhe jederseits einen Seitendentikel. An den lateralen Zähnen ist eine bis fast ans Hinterende der Zahplatte reichende Hauptspitze da, und eine äußere Seitenspitze in gleicher Höhe wie am Mittelzahn. Dieser äußere Dentikel oder Ektodont rückt nun an den folgenden Zähnen immer mehr gegen die Spitze des Mesodonten, so dass die marginalen Zähne zweispitzig sind, mit über die Basis der Zahplatte vorragenden Dentikeln, von denen der innere, der Mesodont, nur wenig größer ist als der äußere. Die lateralen Zähne stehen in gerader Linie, die marginalen bilden mit dieser einen stumpfen Winkel; ein deutlicher Gegensatz zwischen lateralen und marginalen Zähnen existirt im Übrigen nicht.

Am Genitalapparat (Fig. 7) tritt vom unteren Theile des Uterus das Vas deferens ab, welches nach kurzem Verlaufe zum Penis anschwillt. Dieser ist ein einfacher, nach unten hin sich erweiternder Sack, welcher etwas unterhalb der Einmündung des Vas deferens die

Insertion des Retraktor trägt. An dem erweiterten unteren Ende des Penis sitzt mit weiter Öffnung ein nach hinten sich rasch verjüngender und hornförmig umgebogener Blindsack mit etwas verdickter Wandung an. In der oberen Hälfte des Penis befinden sich 18 Knorpelpapillen, von denen ich eine in Fig. 8 abbildete, und zu denen im Apex des Penis noch eine Anzahl kleinerer hinzukommen. Der Uterus ist am distalen Ende scharf abgesetzt und hängt mit der Vagina durch einen kurzen schmalen Zwischengang zusammen. Die Vagina ist unten an der Kloake schmäler wie oben, wo sie keulenförmig verdickt ist. Sie hat hier eine kaum abgesetzte, aber an der gelben Pigmentirung gut erkenntliche Abtheilung, welche offenbar morphologisch wie funktionell dem fehlenden Receptaculum seminis entspricht.

Das hier beobachtete Fehlen des Receptaculum seminis kommt noch bei anderen Zonitiden vor. Es wurde zuerst beobachtet und richtig erkannt von STOLICZKA<sup>1</sup> für *Microcystis* resp. jetzt *Lamprocystis*. Später hat SEMPER übereinstimmende Beobachtungen gemacht, aber anders gedeutet. SEMPER deutet den Appendix am Penis als das Receptaculum seminis. Ich muss für den oben von mir beschriebenen Fall die Möglichkeit, den Appendix als Receptaculum zu deuten, durchaus bestreiten, aber auch SEMPER's eigene Beobachtungen widersprechen seiner Deutung. SEMPER hat zwei verschiedene Typen des Genitalapparates bei *Microcystis* beobachtet. Bei *Microcystis succinea* Pfr. (p. 44, Taf. III, Fig. 14) sind die Verhältnisse fast ganz wie bei *Conulus semen lini*. Der Uterus endet an der Stelle des Abganges des Vas deferens und setzt sich von da in einen schmäleren Kanal fort zur Vagina, deren oberes Ende wieder verdickt ist und als einen hier auch äußerlich abgeschnürten plumpen kurzen Blindsack das Receptaculum seminis anhängen hat. Am Penis, dessen Apex SEMPER dem Vas deferens zurechnet, findet sich unterhalb des Retraktors ein schlachtförmiger Blindsack, den SEMPER »Flagellum« nennt, der aber der Appendix ist. Bei *Microcystis myops* Semp. dagegen (p. 43, Taf. IV, Fig. 9), fehlt das Receptaculum seminis und der Penis trägt unterhalb des Retraktors einen kurzen Blindsack, »welcher die Samentasche zu sein scheint«. SEMPER deutet hiernach den Appendix das eine Mal als Flagellum oder Coecum penis, das andere Mal als Receptaculum seminis, trotzdem es sich in beiden Fällen um einen einfachen blindsackförmigen Anhang des Penis unterhalb des Retraktors handelt. Die Abbildung des Genitalapparates von *Micr. myops* lässt nicht erkennen, ob Uterus und Vagina sich eben so verhalten wie bei *Conulus semen lini* und wie bei der anderen *Microcystis*-art, denn er

<sup>1</sup> Journ. of the Asiatic Soc. of Bengal. Vol. XL. Part II. 1871.

stellt einen kräftigen Uterus dar. Es wäre offenbar der Mühe werth, eine größere Anzahl Arten von *Microcystis* auf diese Verhältnisse zu untersuchen. Sie werden gewiss nur bestätigen können, was STOLICZKA und ich im Gegensatze zu SEMPER gefunden haben, dass es nämlich eine Anzahl von Zonitiden giebt, bei denen das Receptaculum fehlt. SEMPER<sup>1</sup> hat zwar gegen STOLICZKA an seiner Meinung festgehalten, ohne sie aber besser begründen zu können, und der Umstand, dass der Appendix bei Arten mit und bei anderen ohne Receptaculum vorkommt, weist dessen Deutung als Receptaculum klar zurück. Leider liegen über Ablagerung der Spermatophore bei *Microcystis* keine Beobachtungen vor.

Wenn man erst beginnt diese Verhältnisse eingehender zu studiren, wird sich gewiss zeigen, dass noch viele andere Arten und Genera der Zonitiden existiren, bei denen das Receptaculum fehlt, und dass das, was SEMPER als solches deutete, die Liebesdrüse ist. So hat z. B. *Helicarion ceratodes* Pfr. (Taf. IV, Fig. 11) das vermeintliche Receptaculum mit einem dicken Nebensacke versehen, was auf das Receptaculum, welches bei Zonitiden nie ein Divertikel besitzt, schlecht passt. Vermuthlich sind hier Receptaculum und Liebesdrüse basal verschmolzen. Bei *Trochomorpha (Discus)* Metcalfei Pfr. (Taf. IV, Fig. 2) ist der als Receptaculum gedeutete Schlauch in zwei scharf gegen einander abgesetzte Sticke gegliedert, während wieder die Vagina gegen den Uterus hin keulenförmig anschwillt, ohne ein Receptaculum zu tragen. Es wird daher erst eine erneute gründlichere Untersuchung zeigen können, was Receptaculum ist und was Liebesdrüse oder Appendicula. Bei vielen der hierher gehörigen von SEMPER untersuchten Arten ist das Receptaculum ganz außerordentlich kurz<sup>2</sup> gestielt. Bei *Euplecta Layardi* (Taf. III, Fig. 3) sitzt die kugelige nicht gestielte Blase wie ein Bruchsack an der Vagina an, bei *Tennentia philippinensis* ist das Receptaculum überhaupt nicht von der Vagina abgesetzt, sondern eine etwas angeschwollene Ausbuchtung an deren oberem Ende. Wenn man diese geringe Entwicklung des Blasenstieles bei so vielen Gattungen der Zonitiden sich vergegenwärtigt und sieht, wie in so vielen Fällen das Receptaculum nur ein kaum abgesetztes Divertikel der Vagina ist, so kann es ja nicht mehr überraschen, wenn wir bei anderen Arten kaum mehr eine Spur von solcher Abschnürung gewahren und eben nur das obere kolbige angeschwollene und mit drüsiger meist gelb pigmentirter Wandung versehene Ende der Vagina als Receptaculum funktionirt. So kann es auch nicht Wunder nehmen, wenn ein so wichtiges Organ wie

<sup>1</sup> C. SEMPER, Über STOLICZKA's Untersuchungen indischer Landschnecken. Malak. Blätter. Bd. XIX. 1872. p. 182.

<sup>2</sup> Darauf weist auch PFEFFER hin. Jahrb. Malak. Ges. Bd. V. 1878. p. 264.

das Receptaculum bei einigen Arten ein und derselben Gattung existirt, resp. deutlich von der Vagina abgesetzt ist und bei anderen nicht. Es ist wohl unwahrscheinlich, dass der Capreolus in Appendix oder Appendicula sollte abgesetzt werden, wahrscheinlich doch wohl in die Vagina.

Als Vagina kann man noch den hier über *Conulus*, *Microcystis* etc. gemachten Mittheilungen nur den Abschnitt gelten lassen vom Ende der Genitalkloake bis über den Ansatz des Receptaculum hinaus. Bei *Conulus* etc., aber auch noch anderen Gattungen wie den oben erwähnten *Trochomorpha*, ist die ringförmig von in der Wandung eingelagerten Drüsen umgebene Vagina ganz scharf abgesetzt gegen den Uterus. Es kann da also nicht der geringste Zweifel bleiben, was Vagina und was Uterus sei, was mehrfachen irrgen Darstellungen<sup>1</sup> gegenüber besonders hervorgehoben sei. Diese Drüsenzone tritt da, wo das Receptaculum sich abschnürt, zurück, hat sich aber doch bei manchen *Zonites* erhalten, worauf zuerst *Moquin-Tandon* hinwies, der sie vaginale Prostata nannte. Sie können sich vermuthlich, nachdem sie besondere Ausführgänge erhalten, auch von der Vagina ablösen und am Atrium generale münden (*Amalia*).

Die mit *Microcystis* und *Conulus* nahe verwandte, nach *SEMPER* xiphogone Gattung *Macrochlamys* enthält nach *JICKELI*<sup>2</sup> auch Arten ohne Pfeil, vielleicht auch ohne Receptaculum, da das als solches gedeutete Gebilde von *M. superlita* Morel wohl eher eine Appendicula war.

Zur Vergleichung habe ich Exemplare von *Conulus fulvus* Drap. aus Norddeutschland untersucht. Das Thier stimmt mit den bekannten Beschreibungen überein. Die Fußsohle hat ein deutlich abgegrenztes Mittelfeld und einen Fußsaum. Das Hinterende des Fußrückens ist abgerundet breit, niedrig, unter demselben tritt das Hinterende der Fußsohle nur wenig hervor, doch ist die Öffnung der Schwanzdrüse deutlich kenntlich. Zu beiden Seiten des Athemloches hat der Mantelrand je einen einfachen kleinen Nackenlappen. Die Genitalöffnung liegt etwas hinter dem rechten großen Fühler.

Die Niere ist nicht sehr groß, länger als breit, und hat einen geschlossenen Ureter. Der Kiefer ist ziemlich kräftig, gebogen, glatt, mit mittlerem Zahn und ziemlich scharf abgesetztem, dem Kaurande parallel laufenden Hintertheile, wodurch die abgerundeten Seitenenden zweilappig resp. eingeschnitten sind. Die Radula hat in der Querreihe ca. 26 Zähne. Die marginalen sind zweispitzig mit zwei kräftigen, fast gleich großen Spitzen. Den Geschlechtsapparat habe ich in Fig. 11

<sup>1</sup> So *PFEFFER*, l. c. 1878. p. 262.

<sup>2</sup> *Jahrb. d. d. Malak. Ges.* Bd. X. 1863. p. 360.

abgebildet. Die Prostata liegt dem Uterus an, das nicht sehr lange Vas deferens löst sich erst ganz unten ab. Dasselbe bildet an seinem Eintritt in den Apex des Penis eine central durchbohrte kurze plumpe Glans. Etwas unterhalb derselben inserirt sich der breite Retraktor; ein feines Muskelband setzt sich noch weiter unten an den Penis an. Knorpelpapillen fehlen. Nahe am distalen Ende des Penis öffnet sich in diesen ein kurzer, plumper, etwas gebogener Schlauch, dessen leicht angeschwollenes freies Ende dem Penis aufliegt. Der Uterus verzögert sich nach unten und setzt sich scharf ab gegen eine breite, ringförmige, dunklere Partie der Vagina, welche dickere drüsige Wandungen hat. Von der Vagina löst sich dicht unterhalb dieser Drüsenzone ein rudimentäres ganz kurzes Blindsäckchen ab, welches offenbar das Receptaculum seminis darstellt. Weiter nach unten schließt sich noch eine ziemlich lange Genitalkloake an.

Die Anatomie dieser Schnecke schließt sich so nahe an diejenige von *Conulus semen lini* an, dass ich letztere nicht von *Conulus* entfernt sehen möchte. Bei der brasilianischen Art ist das Hinterende des Fußrückens höher, mehr abgestutzt, mit kurzem aber schmalem hornförmigen Ende, während es bei *Conulus fulvus* kurz und breit ist. Das Receptaculum seminis ist bei *C. semen lini* nicht, wohl aber bei *fulvus* von der ringförmigen Drüsenzone der Vagina abgeschnürt, aber noch ganz rudimentär. Knorpelpapillen des Penis, bei jener Art entwickelt, fehlen bei *fulvus*. Wie wir sahen, kommt es auch bei anderen Gattungen der Zonitiden vor, dass Knorpelpapillen bei einem Theile der Arten fehlen, bei anderen sich vorfinden, und bei *Microcystis* ist das Receptaculum seminis bald von der Vagina schon abgeschnürt, bald nicht. Es sind daher keine Differenzen vorhanden, welche zur Abtrennung von *C. semen lini* von der Gattung *Conulus* nöthigen könnten.

Dass *Conulus* sich auf das innigste an *Microcystis* anschließt, ist hieraus ohne Weiteres klar. Gebiss und Genitalapparat sind absolut identisch. Die Vagina ist gut gegen den Uterus abgesetzt, mit drüsiger Wandung, von der ein Blindsack, der als Receptaculum seminis dient, oder dessen Vorläufer oder Rudiment ist, sich bald deutlich absetzt, bald nicht. Am Penis findet sich in dessen unterer distaler Hälfte ein blindsackförmiger Anhang, ein Appendix, während ein Coecum retractoris penis eben so fehlt wie ein einfaches oder in einen Kalksack umgewandeltes Flagellum. Von *Zonites*, wohin man *Conulus* bisher stellte, unterscheidet sich letzteres Genus durch zweispitzige Marginalzähne, kurz gestieltes, rudimentäres oder fehlendes Receptaculum seminis und Mangel anderer Anhangsgebilde am Penis als das Appendix, sowie durch die nicht hinten sondern vorn am Fühler befindliche Lage der Genital-

öffnung. Die Unterschiede zwischen *Conulus* und *Microcystis*, falls wirklich vorhanden, werden daher wesentlich conchyliologischer Art sein, worüber ich mir beim Mangel von *Microcystis*-Arten in meiner Sammlung z. Z. kein Urtheil bilden kann.

In Ergänzung zu obigen Mittheilungen schließe ich hier noch einige Beobachtungen über andere Hyalinien an. Ich habe noch zwei Arten, beide aus Deutschland, untersuchen können. *Hyalina nitens* Mich. ist eine echte Hyalina, bei der die Fußsohle dreitheilig ist, indem scharfe Furchen das Mittelfeld abgrenzen und die Genitalöffnung hinten unter dem Atemloch gelegen ist. Eine Schwanzdrüse fehlt. Das *Vas deferens* tritt mit einer ganz kleinen durchbohrten Glans in den Penis ein, dessen Retractor sehr nahe am Apex sich inserirt. Der Penis ist dick, kurz, mit einigen ringförmigen Falten und einem einfachen Reizkörper (*Stimulus*) in seiner unteren Hälfte. Das einfache *Receptaculum seminis* ist kurz gestielt, der *Vagina* anliegend.

*Hyalina crystallina* Müll. gehört einer anderen Gattung (*Vitrea* Fitz.) an. Die Fußsohle ist ungeheilt, vielleicht ist eine rudimentäre Schwanzdrüse vorhanden, doch verhielten sich die einzelnen Individuen etwas verschieden. Die Genitalöffnung liegt vorn, hinter dem rechten großen Fühler. Der Kiefer ist sehr fein mit geradem schwachem Kaurande ohne medianen Zahn. Die Radula hat die Formel 18 — 3 — 4 — 3 — 18. Der Mittelzahn ist dreispitzig, eben so die drei lateralen Zähne, von denen wenigstens der erste den Entodonten gut entwickelt hat. Die marginalen Zähne sind einspitzig, stachelförmig. Der Genitalapparat ist ganz einfach, dem der vorigen Art ähnlich, nur der Penis etwas mehr gestreckt, aber es fehlt das *Receptaculum seminis*. So an einigen Exemplaren sicher, an anderen war ein Rudiment eines solchen vorhanden, ohne dass ich über dasselbe ganz ins Reine hätte kommen können. Es werden also geschlechtsreife Thiere in größerer Anzahl zu untersuchen sein, um über das Verhältnis Klarheit zu gewinnen.

Wenn schon so leicht zu sehende äußerliche Verhältnisse wie Fußsohle, Lage der Genitalöffnung etc. bei deutschen Hyalinien seither nicht bekannt sind, so ist es wohl klar, dass ein eingehendes Studium der ganzen »Gattung« *Hyalina* nötig ist, um den mancherlei heterogenen in ihr vereinten Elementen durch anatomische Untersuchung den rechten Platz anzugeben. Besonders wichtig wird es sein, *Conulus* und andere Formen mit rudimentärem oder fehlendem *Receptaculum seminis* auf die Embryologie des Genitalapparates zu untersuchen, zur Entscheidung der Frage ob ihre Diaulie eine primäre oder eine sekundäre ist, d. h. ob ihr ein triaules Stadium vorausgeht.

Die Gattung *Hyalina* hat mich noch durch eine andere Beobachtung

überrascht. Bei *Hyalina nitens* liegt der Retraktor des rechten großen Tentakels frei neben und nach innen vom Genitalapparate. Der Penisretraktor inseriert sich nahe dem Penis an die Körperwand. Es ist das ein Verhalten des Retraktors, welches von jenem der *Heliceen*, *Succineen*, *Bulimulus* etc. total abweicht. Bei *Helix* läuft der rechte Retraktor des großen Tentakels über den Genitalapparat hin, in der Furche zwischen Penis und Uterus verlaufend. Man hat oft gesagt, der rechte Tentakel und sein Retraktor treten zwischen Penis und Vagina durch, was jedoch das Verhältnis schlecht bezeichnet. Durch die Schlinge, welche *Vas deferens* und Penis mit Uterus und Vagina bilden, tritt bei keiner Nephropneuste irgend ein Retraktor durch. Es läuft vielmehr der Tentakelretraktor der rechten Seite völlig frei zur Seite oder über den Genitalapparat hin, und es ist offenbar ziemlich gleichgültig, ob der betr. Muskel über oder neben dem Genitalapparate liegt. Wesentlich aber ist, dass bei *Helix* etc. der Penisretraktor sich links vom Spindelmuskel inseriert, bei *Hyalina* rechts. Um letzteres Verhältnis mit jenem von *Helix* in Einklang zu bringen, genügt es nicht an eine Dislokation des Penisretraktors nach rechts hin zu denken, denn er kann eben über und durch den Spindelmuskel resp. den rechten Tentakelretraktor nicht hinaus. Würde auch die Insertion des Penisretraktors von *Hyalina* an der Decke der Leibeshöhle nach links verschoben, so würde der rechte Tentakelretraktor doch stets links von ihm liegen bleiben, während er tatsächlich rechts von ihm liegt. Es ist daher klar, dass beide Retraktoren des Penis nicht homolog sein können. Offenbar ist ursprünglich nur einer derselben, der rechte, vorhanden gewesen. Nachdem die Verlegung des Penis nach der Mittellinie und bis links hin zu Stande gekommen, wird sich dort noch ein zweiter, der linke, an das Epiphragma sich inserirende Retraktor gebildet haben, worauf dann der andere verkümmerte. Ich komme hierauf zurück.

Überraschend kam mir die Beobachtung, dass in Bezug auf das Verhältnis der Retraktoren des Penis und des rechten Tentakels sich *Arion* an *Hyalina*, aber *Limax* an *Helix* anschließt. Man rechnet bisher bekanntlich gerade umgekehrt *Arion* zu den *Heliceen*, *Limax* zu den *Zonitiden*. Ich selbst bin längst von den Ansichten, die ich früher über *Arion* aussprach, zurückgekommen, seitdem ich aus *BINNEY's* Arbeit die Verhältnisse der kalifornischen Arioniden, kennen gelernt habe. *Arion* erweist sich demnach nur als Endglied einer Reihe von Formen, an deren Spitze *Binneya* und *Hemphillia* stehen, mit äußerer Schale, die bei *Binneya* noch gewunden, bei *Hemphillia* aber einfach, nagelförmig gestaltet ist. Nur die Streifung oder die Rippen des Kiefers haben den Anlass zur Einreichung bei den *Heliceen* gegeben, wir

haben aber schon oben darauf hingewiesen, dass eine einseitige Berücksichtigung des Kiefers keine natürliche Anordnung der Genera zur Folge hat. Die Radula ist indifferent, durch die verlängerten Mesodonten der marginalen Zähne eher den Zonitiden sich nähernd als den Heliceen. Der Genitalapparat zeigt bei den eben genannten Gattungen sowie bei Prophysaon und Ariolimax eine Appendicula, über welche genauere Untersuchungen nicht vorliegen. Bei *Ariolimax californicus* stellt sie eine Drüse dar, bei *Hemphillia glandulosa* fehlt die Appendicula und statt ihrer findet sich am Penis ein Appendix. Es scheint daher wahrscheinlich, dass genauere Untersuchungen noch Reste vom Liebesdolch und seinem Sack nachweisen werden, wie BINNEY vermutet. Dass getheilte Fußsohle und Schwanzdrüse bei einem Theile der Arioniden vorkommen, erwähnte ich schon, es ist daher nicht überraschend, wenn sie auch im Genitalapparate sich den Zonitiden anschließen.

Mehr überraschend ist mir es, dass *Limax* nicht an die Zonitiden sich anschließt, doch sind wir, glaube ich, über den Ursprung von *Limax* noch ganz im Unklaren und kennen nicht wie bei Arioniden, Succiniden u. A. die ganze Kette von Formen mit großer äußerer Schale bis zu innerer. Hier gab es seither wohl nur Vermuthungen und es scheint, dass sie nicht richtig waren. Jedenfalls müssen die Verwandtschaftsbeziehungen von *Limax* künftig vorurtheilsfrei gründlicher geprüft werden.

Einige Bemerkungen sind noch nöthig betreffs des Penisretraktors. Wenn ich oben *Arion* in Bezug auf diesen Muskel mit *Hyalina* verglich, so wird man mir erwiedern können, dass ja *Arion* überhaupt keinen Retractor des Penis besitze. SIMROTH<sup>1</sup> vertritt zwar die Meinung, dass an Stelle eines solchen Retraktors nur lockere Bindegewebszüge des Mesenteriums sich finden, »wohl, wie überall, mit vereinzelten Muskelfasern, doch ohne ein wahres Muskelband zu bilden«. Dem gegenüber muss ich betonen, dass es sich nicht um vereinzelte Muskelfasern handelt, sondern um ein vom umgebenden Bindegewebe wohl unterschiedenes Muskelband, das sich deutlich als ein Theil des großen Genitalretraktors erweist, der ja wie bekannt, sogleich in zwei Bündel zerfällt, je eines für Vagina und Blasenstiel. Es liegt auch kein Grund vor zu sagen: »ein Penis fehlt«. Der Penis ist da, morphologisch wie funktionell, nur schwächer entwickelt. Er beginnt ein wenig über der Insertion des Retraktor, hat wie immer verstärkte Wandung und dient ja auch wie immer bei Nephropneusten zur Bildung der Spermatophore. Es ist

<sup>1</sup> l. c. p. 233.

somit nur ein gradueller Unterschied da, bedingt durch die minder weit gehende Umstülpung des Penis. Dass *Arion* hierin eine extreme Modifikation darstellt, lehren die kalifornischen Arioniden, die fast alle den Retraktor am Penis haben. Bei einigen zeichnet ihn *BINNEY* allerdings nicht, bildet aber eben so wenig einen Retraktor des Blasenstiels ab. Diese Untersuchungen bedürfen sehr der Nachprüfung. Dass der Penisretraktor auch Bündel an den Blasenstiel abgibt, kommt auch bei *Clausilia* vor.

Auf eine andere Reihe von Modifikationen des Penisretraktors hat *WIEGMANN*<sup>1</sup> hingewiesen, indem nämlich dieser Muskel bei *Stenogyra*, *Achatina*, *Helix obvoluta*, *Vitrina brevis* und vielen *Clausiliens* vom Spindelmuskel entspringt. Bei *Clausilia ventricosa* Darp. aber besteht neben dem columellaren Penisretraktor auch ein epiphragmatischer, so dass also beide Penisretraktoren in der oben von mir vorausgesetzten Weise coexistiren, während in der Regel der epiphragmatische bei *Clausilia* verkümmert ist. Jedenfalls wird es nötig sein die Modifikationen der Penisretraktoren genau zu vorfolgen, um die homologen Theile zu ermitteln und damit ein weiteres Hilfsmittel zu gewinnen zur Durchführung der interessantesten Aufgabe, welche die vergleichende Anatomie des Genitalapparates der Nephropneusten uns darbietet: der Erkenntnis der größeren natürlichen Hauptgruppen, für welche das Gebiss zwar mancherlei wichtige Winke, aber auch sehr viele verkehrt gedeutete liefert hat. Das Gebiss hat eben eine wesentlich geringere Bedeutung für die Erkenntnis der größeren systematischen Gruppen der Nephropneusten als man bisher annahm, das maßgebende Organ-System ist der Genitalapparat. Dies ist auch immer meine Ansicht gewesen, wie ich Missverständnissen gegenüber betone, während ich allerdings auf die Thatsache, ob die Genitaldrüse zwittrig oder diözisch ist, keinen Werth legte, und darin hat mir ja auch die Erfahrung Recht gegeben, in so fern es eben Gruppen von Mollusken giebt, in denen beiderlei Formen der Geschlechtsdrüse in ein und derselben Gattung (*Glabaris* z. B.) vorkommen, während wieder in anderen, und so bei allen *Platymalakia*, ausnahmslos eine Zwittridrüse und ein mit ihr innig verbundener Ausführapparat sich vorfindet.

Die Bedeutung des columellaren Penisretraktors kann man sich am besten klar machen durch Untersuchung der Gattung *Succinea*. Bei einer neuen südbrasilianischen Art, deren Genitalapparat ich in Fig. 12 und 22 abgebildet, verhält sich die Muskulatur etwas anders als bei *Succ. putris*. Bei letzterer Art sind die hier erst später sich

<sup>1</sup> F. WIEGMANN, Bemerkungen zur Anatomie der *Clausiliens*. Jahrb. d. d. Mal. Ges. Bd. V. 1878. p. 165.

trennenden beiden Bündel des Retraktor buccalis von Anfang an getrennt und der rechte Tentakelmuskel endigt mit seiner Hauptmasse in der Haut, welche die Gegend der Genitalkloake umgibt. Bei *Succ. camaguamensis* aber theilt sich dieser Muskel in der Gegend des distalen Penisendes in zwei Äste, von denen der eine an den Penis tritt, der andere nach Abgabe der Tentakelbündel in der Gegend der Genitalkloake sich verbreitet. Es lässt sich hiernach leicht begreifen, wie der rechte Tentakelmuskel, also ein Theil des Spindelmuskels, auch bei anderen Gattungen einen Zweig an die Genitalkloake oder an den Penis abgeben kann.

Die Coexistenz des columellaren und des epiphragmatischen Retraktors des Penis bei *Succinea*-Arten, bei gewissen *Clausilia* etc. beweist, dass beide Retraktoren nicht auf einander bezogen werden können. Als dritter Penisretraktor kommt endlich jener hinzu, den wir bei *Hyalina* kennen lernten und welcher wohl jenem von *Xerophila* entspricht, und den ich den pleuralen nennen will. Nur letzterer kann jenem von *Peronia*, *Vaginulus* etc. homolog sein; er ist also der älteste, welcher dann weiterhin durch die anderen beiden ersetzt wurde. Es scheint, dass niemals alle drei, nicht selten aber zwei von ihnen coexistiren. Jedenfalls verdienen diese Verhältnisse weiter verfolgt zu werden, sowohl durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Muskulatur, als auch im Interesse der Erkenntnis der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Familien der Nephropneusten. Bemerkenswerth ist ferner der gänzliche Mangel eines Penisretraktors bei einigen Gattungen, denen sich vielleicht noch in Zukunft andere anschließen. Bis jetzt ist es nur *Carthusiana* und nach PFEFFER auch *Trochonanina*.

(Fortsetzung folgt.)

---

Fig. 71.

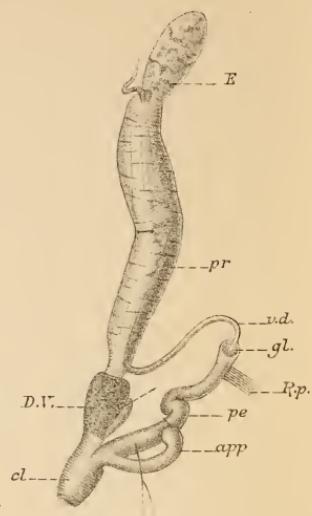


Fig. 6.

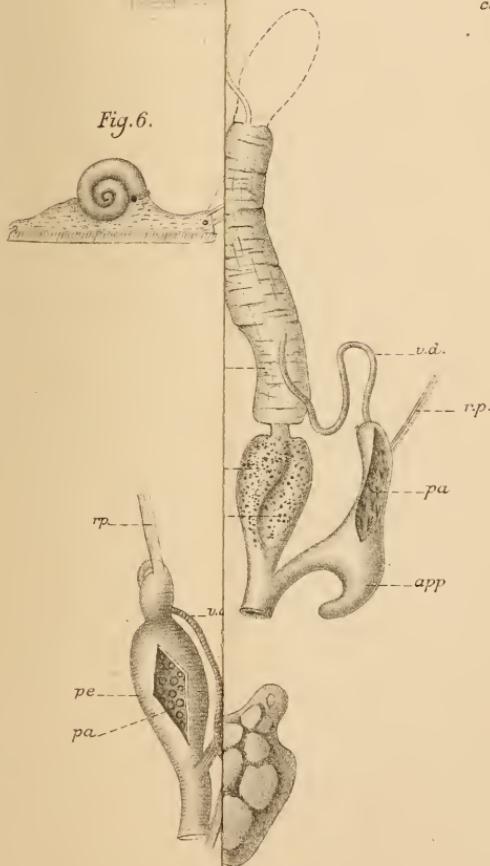


Fig. 4.





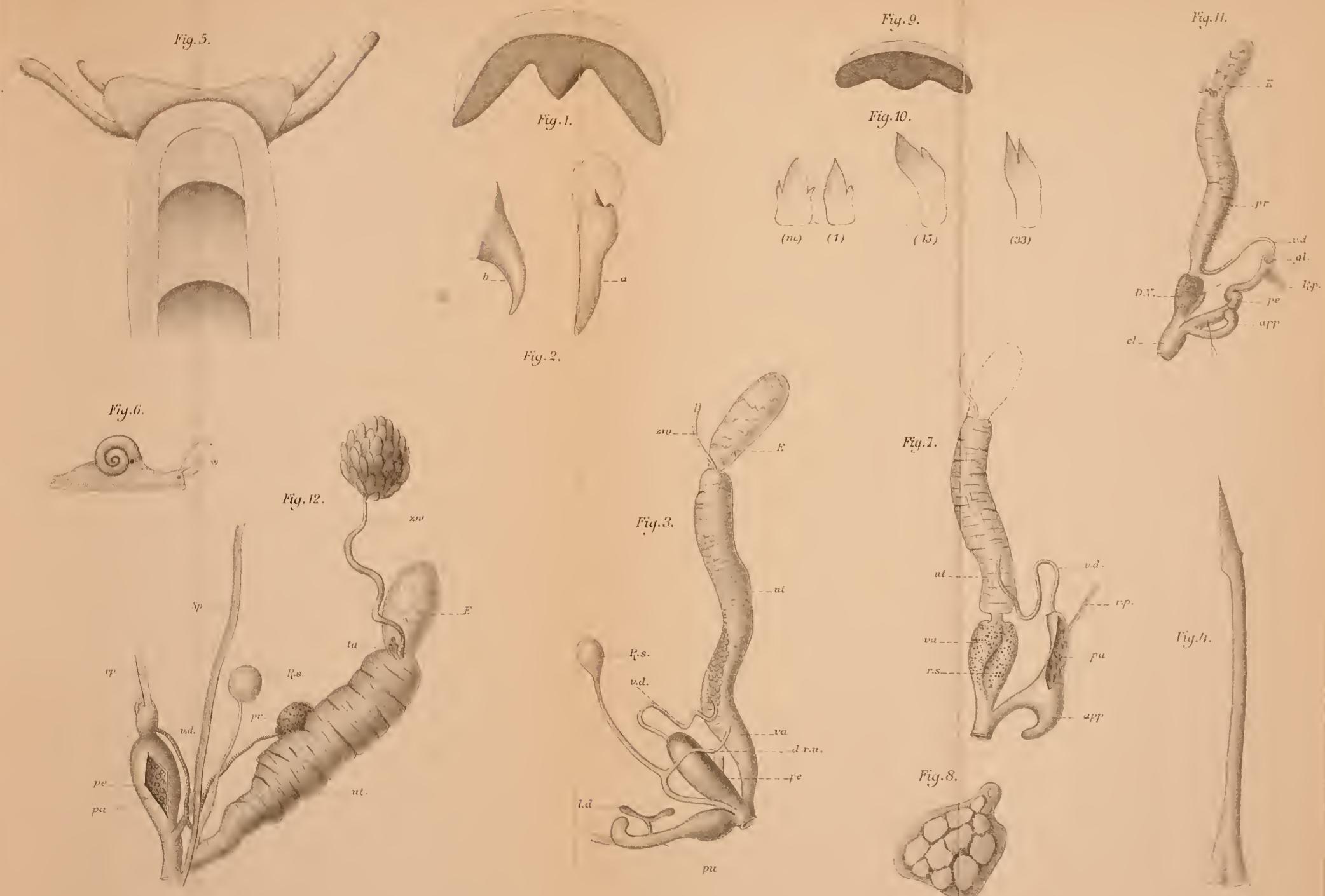




Fig. 18.



Fig. 21.

Fig. 14.

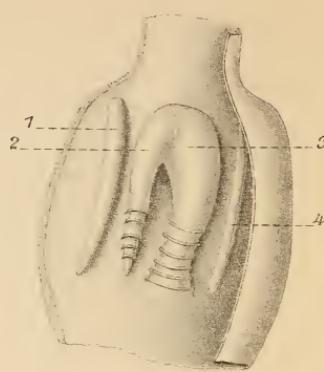


Fig. 16.

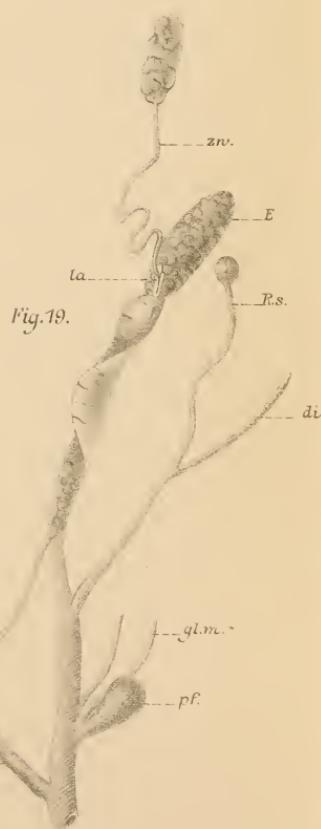


Fig. 19.



Fig. 18.

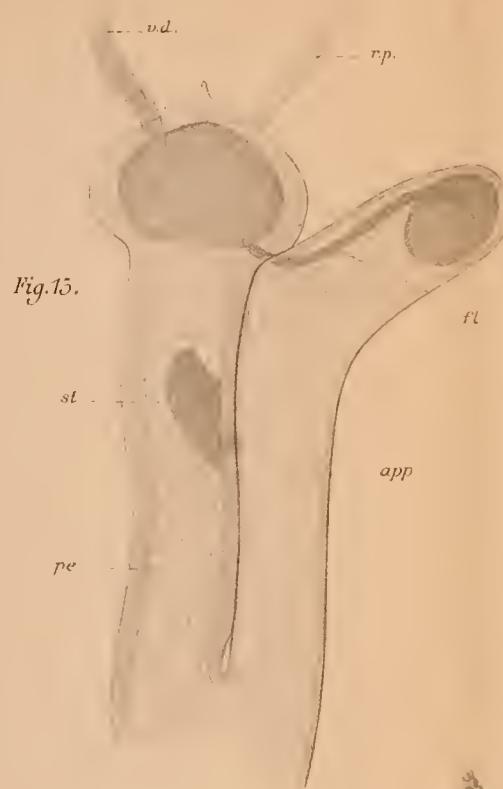


Fig. 20.

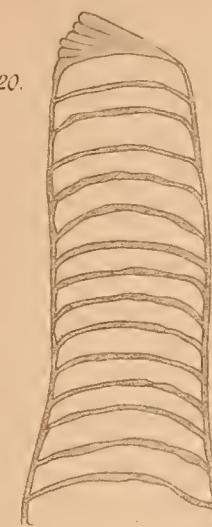


Fig. 22.



Fig. 14.

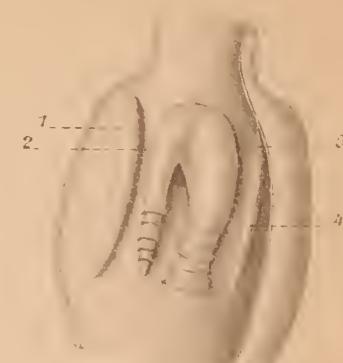


Fig. 21.



Fig. 16.

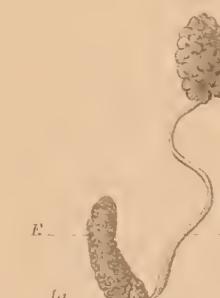


Fig. 17.

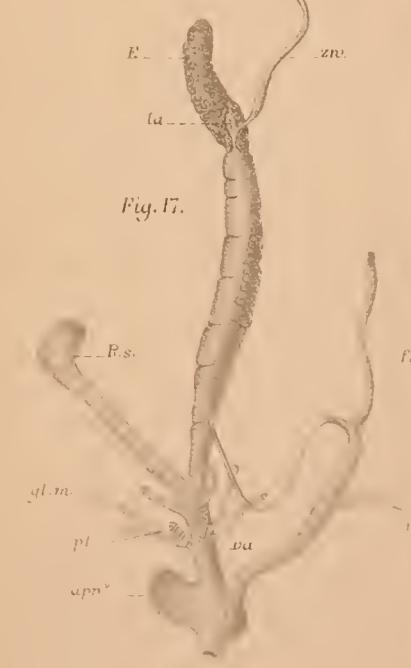


Fig. 19.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [54](#)

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

Artikel/Article: [Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. 386-423](#)