

# ANATOMIE VON PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE.

I. TEIL.

MIT EINSCHLUSS EINER KURZEN BESPRECHUNG DER  
WICHTIGSTEN LITERATUR ÜBER DIE AMPULLARIIDAE.

VON

*KARL HÄGLER,*

Zürich.

Mit 31 Figuren im Text.

(Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

## I. EINLEITUNG.

Durch die freundliche Vermittlung meines geschätzten Lehrers, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER, kam ich in die Lage, eine Anzahl Individuen eines altweltlichen Vertreters der *Ampullariidae*, die eine höchst interessante Familie der *Prosobranchier* sind, untersuchen zu können.

Das Material stammt aus dem Kandy-See auf Ceylon und ist von Herrn Prof. Dr. PLATE in Jena, der es in dankenswerter Weise abgegeben hat, gesammelt und als *Ampullaria cinerea Reeve* bezeichnet worden. Für dieses Material, wie auch für die beigelegten Individuen der neuweltlichen *Ampullaria gigas*, die den Angaben zufolge aus dem Zoologischen Garten in Frankfurt a. M. kommen, spreche ich hier Herrn Prof. PLATE meinen Dank aus.

Ausserdem hat mir Herr Prof. HESCHELER für meine Untersuchungen lebende, im Aquarium gehaltene Tiere von *Ampullaria gigas* zur Verfügung gestellt. Ich danke an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer aufrichtig für seine stete Bereitwilligkeit, durch die mein Arbeiten vertieft werden konnte.

Auch Fräulein Prof. Dr. M. DAIBER, der Prosektorin des Institutes, möchte ich für das meinen im Zoologischen Laboratorium gemachten Untersuchungen entgegengebrachte Interesse bestens danken.

Zu grossem Dank bin ich dem Direktor des hiesigen Anthropologischen Institutes, Herrn Prof. Dr. O. SCHLAGINHAUFEN, verpflichtet, dessen verständnisvolles Entgegenkommen mir neben meiner Assistententätigkeit an diesem Institut die Weiterführung und den Abschluss der vorliegenden Arbeit ermöglicht hat.

## I. AUFGABE, MATERIAL UND TECHNIK.

Die mir gestellte Aufgabe besteht in der monographischen Bearbeitung jener ceylonesischen *Ampullariide*, die ich im folgenden unter der Bezeichnung *Pachylabra cinerea* Reeve aufführe (s. Systematisches).

Verschiedene Umstände nötigen mich, die Arbeit in zwei Teilen erscheinen zu lassen. Der vorliegende erste Teil beschränkt sich auf die makroskopische Anatomie; der später folgende mikroskopisch-anatomische Teil soll die feineren Bauverhältnisse zur Darstellung bringen.

Da die Zahl der mir zur Verfügung stehenden erwachsenen Individuen von *Pachylabra cinerea* in Anbetracht dessen, dass auf die histologischen Untersuchungen Bedacht genommen werden musste, eine ziemlich beschränkte war und sich das in 80%igem Alkohol konservierte Material sehr brüchig erwies, hielt ich es für ratsam, die ersten Untersuchungen und Präparationen an der reichlicher vorhandenen *Ampullaria gigas* vorzunehmen, und zwar benützte ich anfänglich nur abgestorbene, in Formol aufbewahrte Aquariumtiere. Diese haben frischen Objekten gegenüber den Vorteil, dass sie einen gewissen Grad von Transparenz zeigen, den durch Alkohol gehärteten Tieren gegenüber, dass sie, da die Organe nicht in einer bestimmten Lage und unveränderlichen Form festgehalten werden, leichter zugänglich sind und ein weitgehendes Verschieben, Umlegen und Aufsuchen der einzelnen Teile ohne Schneiden gestatten. Aber auch das harte Alkoholmaterial hat seine Vorzüge, indem die Organe plastischer und damit ihre topographischen Beziehungen deutlicher in Erscheinung treten. So konnte ich an den von Prof. PLATE übergebenen, in Alkohol konservierten Individuen von *Ampullaria gigas* manches klarer erkennen als beim Formolmaterial dieser Spezies, ganz besonders die komplizierte Muskulatur des Pharynx.

Nachdem ich dann die makroskopische Anatomie der *A. gigas* studiert und das Wesentliche in der Zeichnung festgehalten, trat ich an mein eigentliches Untersuchungsobjekt, *Pachylabra cinerea*, heran. Die eben genannten, ziemlich umfangreichen und Zeit beanspruchenden Vorarbeiten ermöglichten mir eine rationellere Ausnützung des Expeditionsmaterials und in manchen Punkten eine eingehendere Untersuchung. So ist z. B. der Genitalapparat, der, was seine Massigkeit betrifft, erhebliche individuelle Unterschiede zeigt, nicht bloss bei einem einzigen, sondern bei einer Anzahl von ausgewachsenen Individuen untersucht worden, damit die Beschreibung ein möglichst allgemeines Bild gebe.

Die anatomischen Unterschiede zwischen *P. cinerea* und *A. gigas*, auf die ich im Verlauf meiner Untersuchungen gestossen bin, werden in den betr. Kapiteln angedeutet.

Bei der makroskopischen Untersuchung kam das Objekt in Wasser zu liegen. Für manche Präparationen wurde mit Vorteil das Operculum mit seiner

freien Fläche mittelst Nadeln auf dem schwarzgefärbten Wachsguss der Glasschale festgesteckt. Der Horndeckel von *A. gigas* lässt sich ohne weiteres durchstechen; der harte Kalkdeckel von *P. cinerea* dagegen muss zuerst durchlöchert werden (Laubsägebohrer). Sehr feine, aus sog. Insektennadeln selbst angefertigte Präparierhäkchen leisteten oft gute Dienste. Sie ermöglichen das Freilegen und Zeichnen gewisser Partien, ohne dass die Umgebung weggeschnitten zu werden brauchte. Zum Abtasten von Einsenkungen, Hohlräumen, komplizierten Bildungen, wie Lamellarabschnitt der Niere u. a. sind dünne, in der Bunsenflamme fein ausgezogene Glasstäbchen, deren Spitze zu einem kleinen Köpfchen umgeschmolzen ist, geeignet.

Sämtliche makroskopischen Präparationen wurden mit Hilfe von Lupen ausgeführt. Für bestimmte Untersuchungen genügte die binokulare Lupe mit Kopfband zum Anhängen von Zeiss mit dreifacher Vergrößerung. Im allgemeinen aber benötigte ich stärkere Vergrößerungen und benützte dann das sog. grosse „Lupenmikroskop“ von Leitz mit den drei aplanatischen Lupen nach Steinheil von 8-, 16- und 20facher Vergrößerung. Die Zeichnungen sind mit dem auf dieses Stativ aufgeschraubten grossen Zeichnungsapparat von Leitz angefertigt worden. Die für die makroskopischen Untersuchungen benützten, oft stundenlang in Wasser gelegten Tiere konnten natürlich nicht auch noch für mikroskopische Zwecke verwendet werden. Objekte, die für Mikrotomschnitte bestimmt waren, wurden in 70%igem Alkohol zergliedert. Angaben, welche die Mikrotechnik betreffen, mögen im zweiten Teil ihren Platz finden.

## 2. LITERATUR.

Die *Ampullariidae* treten als Forschungsobjekt schon seit hundert Jahren in der zoologischen Literatur auf, allerdings so, dass zuweilen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Publikationen eine grosse Zeitspanne liegt.

Ich sehe davon ab, Arbeiten ausschliesslich conchyliologischen Charakters zu erwähnen, wenn sie nicht ihres Umfanges wegen für die Systematik der *Ampullariidae* von besonderem Interesse sind und im folgenden Abschnitt angeführt werden, zumal die Schale von *P. cinerea* von mir gar nicht in den Kreis der Untersuchungen miteinbezogen worden ist. Da ich nur totes Material von der hier beschriebenen Spezies besitze, habe ich auch nicht auf die zahlreichen, meist nur kleinen, in neuerer Zeit erschienenen Mitteilungen über Beobachtungen an lebenden Tieren einzugehen. Immerhin möchte ich sie doch, soweit ich sie wenigstens eingesehen habe, kurz erwähnen und zwar deshalb, weil sie sich vorwiegend auf die in Aquarien gehaltene *A. gigas* beziehen, welche Form ich in der vorliegenden Arbeit oft vergleichsweise heranziehe. Mit *A. gigas* befassen sich u. a. BRÜNING (1904, 1905a, 1905b), HARTMANN (1908), KÖHLER (1905), NETZ (1910), ROTH (1906), SCHRÖDER

(1907), ZIEGLER (1905) und ZIMMERMANN (1905). Der Aufsatz des Tiermalers W. SCHRÖDER verdient besonders Erwähnung wegen der drei schönen ihm beigegebenen, nach dem Leben gemachten Abbildungen, von denen die eine (Nr. 3) in der Mitteilung von HARTMANN wiederkehrt. BOETTGER (1906) kennt den Speziesnamen seiner *Ampullaria* nicht. Die Veröffentlichung von RAMANAN (1903) über *A. globosa Swains.* führe ich in Kapitel V an, weil sie unter anderm die Respiration betreffende interessante Angaben enthält.

Was nun die Literatur über den Körperbau der *Ampullariidae* anbetrifft, so habe ich mich bemüht, sie nach Möglichkeit zusammenzutragen. Angesichts der Tatsache, dass neuere Publikationen auf frühere einschlägige Arbeiten meist nicht oder nur ungenügend Bezug nehmen, scheint mir das Sammeln der recht zerstreuten Ampullariidenliteratur angebracht zu sein. Eventuell noch aufzufindende Arbeiten können nachträglich im zweiten Teil berücksichtigt werden. Für allfällige Hinweise bin ich dankbar. Ich komme in den einzelnen Kapiteln auf die verschiedenen Arbeiten zu sprechen und zwar meist in chronologischer Folge, so dass an dieser Stelle eine Literaturübersicht nicht erforderlich ist.

### 3. SYSTEMATISCHES.

Über die systematische Stellung der heute unter der Familienbezeichnung *Ampullariidae* zusammengefassten Formen innerhalb der *Gastropoden* hat lange Zeit grosse Unklarheit geherrscht. So bringt sie LINNÉ (1766) bei *Helix* unter als *Helix ampullacea*, BRUGUIÈRE (s. PHILIPPI, 1851) hingegen bei *Bulimus*, während sie MÜLLER (s. PHILIPPI, 1851) zu *Nerita* gehörig betrachtet. LAMARCK (1799) stellt dann die Gattung *Ampullaria* auf und bringt sie neben das Genus *Planorbis*. Von CUVIER (1817) werden die fraglichen Formen mit den *Melanien*, *Phasianellen* und *Janthinen*, die nach LAMARCK alle selbständige Gattungen sind, zu dem einzigen Genus *Conchylium Cuv.* zusammengeschlossen, in dem jene die Untergattung *Ampullaires* repräsentieren. Von ihr sagt er:

„Leur animal n'a point encore été décrit; mais il est probable qu'il ressemble plus ou moins à celui des paludines" (p. 426).

Alle bisherigen Versuche bezüglich einer systematischen Einordnung gründen sich also sozusagen ausschliesslich auf die Beschaffenheit der Schale. Aus der Erkenntnis heraus, dass ein solches Vorgehen in dem vorliegenden Fall unzulänglich ist, was die verschiedenen, oft weit voneinander abweichenden Ansichten dartun, geht BLAINVILLE (1822) — meines Wissens als erster — an das Studium der Organisation der *Ampullariæ*. In dem die Beschreibung der Morphologie des untersuchten Tieres einleitenden Wort sagt BLAINVILLE u. a.:

„L'anatomie seule pouvait rectifier les idées erronées que l'on avait sur ce genre d'animaux et confirmer celles qui étaient près de la vérité" (p. 459).

Die systematische Nutzenanwendung dieser Untersuchung ist nach dem Autor folgende:

„Il résulte de cette note, que le genre Ampullaire, quand on considère l'animal et même la coquille, est si voisin des paludines, qu'il est douteux qu'on puisse l'en séparer."

Und ferner:

„Que ce genre a aussi certains rapports avec les natices" (p. 464).

Auch nach QUOY & GAIMARD (1830—1834) sind die Beziehungen zwischen diesen beiden Gastropodenformen grosse, so dass die Autoren schon im allgemeinen Teil ihres Werkes schreiben:

„Nous joignons les Paludines aux Ampullaires" (1832, II. Bd., p. 40).

Die beiden Genera beibehaltend, äussern sie sich über die Gattung *Paludina* in folgendem Sinne:

„Dans un ordre naturel les Paludines avoisinent les Ampullaires, avec lesquelles on pourrait quelquefois les confondre. On peut dire qu'en général ce sont des Ampullaires plus fragiles et de forme plus petites" (1834, III. Bd., p. 170).

Im Anschluss daran müssen aber die beiden Forscher doch auf einen Unterschied aufmerksam machen, nämlich auf das Fehlen der von ihnen bei *Ampullaria* festgestellten Lungentasche.

A. D'ORBIGNY (1835—1843) sagt, indem er dabei auf die durch GUILDING (1828) gegebenen Abbildungen von *Ampullarien* hinweist, dass die den *Ampullarien* zukommenden Buccalanhänge (Schnauzententakel, s. Kap. II), welche den *Paludinen* fehlen und ferner der lange Siphon schon zwei unterscheidende Merkmale darstellen, die eine Trennung in zwei Gattungen rechtfertigen. Was zwar das zweite Merkmal anbelangt, ist zu sagen, dass es nicht ein durchgehendes ist; denn der lange Siphon kommt nur den neuweltlichen *Ampullariidae* zu und selbst diesen nicht durchweg, welche letztere Tatsache gerade durch A. D'ORBIGNY bekanntgegeben wird. Dieser Autor teilt nämlich die Gattung *Ampullaria* in zwei Subgenera: *Ampullaria* und *Ampulloidea*. Das erste Subgenus umfasst sämtliche Formen mit langem Siphon, das zweite ist charakterisiert durch das Fehlen eines solchen, weshalb D'ORBIGNY anfänglich die Bezeichnung *Asolene* (p. 364) dafür vorschlägt. Die zweite Untergattung wird nur durch die Spezies *Ampulloidea Platae d'Orb.* repräsentiert, der dann später H. v. JHERING (s. KOBELT, 1914) eine zweite Form, *Asolene commissionis v. Jhg.* (= *Ampulloidea comm.*) beigesellt. Auf alle Fälle ist das von D'ORBIGNY zuerst genannte, die *Ampullarien* von den *Paludinen* unterscheidende Merkmal, die Buccalanhänge betreffend, ein durchgreifendes und als solches von systematischem Wert. Entgegen QUOY & GAIMARD misst A. D'ORBIGNY dem Vorkommen einer Lunge bei

den *Ampullarien* eine ungleich grössere systematische Bedeutung bei, wenn er sagt:

„... ainsi les caractères distinctifs entre les Ampullaires et les Paludines suffisent, non-seulement pour en former deux genres, mais encore pour ne pas les placer dans le même groupe; car il est évident que des animaux pourvus d'un double mode de respiration ne peuvent plus être placés avec ceux qui n'ont que des branchies" (p. 364).

So bringt er denn die Gattung *Ampullaria* bei den *Pulmonaten* unter und zwar speziell bei den „*Pulmonés operculés*“, zu denen ausserdem nur noch die Gattungen *Helicina Lam.* und *Cyclostoma Lam.* gerechnet sind. Bezüglich der Einordnung dieser Sondergruppe der *Pulmonaten* sagt der Autor folgendes:

„... en conséquence nous croyons devoir les placer ici comme achevant la série des Pulmonés et formant, avec les Ampullaires, la transition aux Paludines fluviatiles ou marines, qui commencent les Péctinibranches" (p. 357).

Während D'ORBIGNY die *Pulmonata operculata* immerhin noch zu den *Pulmonaten* rechnet, löst sie TROSCHER (1845) von diesen los und stellt sie als eigene systematische Gruppe zwischen *Pulmonaten* und *Pectinibranchier*. Er teilt nun die *Pulmonata operculata*, indem er noch die von QUOY & GAIMARD aufgestellte Gattung *Ampullacera* miteinbezieht, in die drei Familien *Cyclostomidae* (u. a. mit den Gattungen *Cyclostoma Lam.* und *Helicina Lam.*), *Ampullaceridae* und *Ampullariidae* ein. Diese letzte Familie umfasst zufolge der von TROSCHER gegebenen Charakteristik lediglich die echten *Ampullarien*. Sie ist darum nicht identisch mit der gleichnamigen, von GUILDING (1828) aufgestellten Familie, welche das Genus *Paludina* und das Genus *Ampullaria Lam.* in sich schliesst. PHILIPPI (1851) stimmt dem Vorgehen, die *Ampullarien* neben die *Cyclostomaceen* zu stellen, bei. Er schreibt in seinem conchyliologisch-systematischen Werk über "Die Gattung *Ampullaria*":

„Was die systematische Stellung anbetrifft, so machen die Ampullarien offenbar ein Verbindungsglied zwischen den luftathmenden Schnecken und den Kammkiemern, ähnlich wie die Onchidien, welche gleichfalls doppelte Athemwerkzeuge besitzen, und nach Bedürfniss Luft oder Wasser athmen können, die Limaceen mit den Nacktkiemern des Meeres verbinden" (p. 5).

Im ersten Band des umfangreichen Werkes über "Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification" von TROSCHER (1856—1893) finden wir die *Ampullariidae* oder wie der Autor hier sie nennt, *Ampullariacea* noch als Familie der *Pulmonata operculata Fér.*, welche letztere nun acht Familien umfassen. In der Einleitung des zweiten Bandes sagt dann aber TROSCHER betr. der *Pulmonata operculata*, dass er sich genötigt sehe, diese systematische Gruppe aufzulösen. Er scheidet nunmehr die Schnecken in zwei Hauptgruppen: *Gastropoda dioecia* und *Gastropoda monoecia*, welche letztere die *Pulmonaten* und *Opisthobranchier* sind. TROSCHER

teilt jetzt — nachträglich — die *Ampullariacea* und die *Cyclostomacea* den *Taenioglossa* zu, die eine der sechs Gruppen der *Gastropoda dioecia* darstellen. So sind also die *Ampullariacea*, die *Cyclostomacea* und die *Paludinae* in derselben systematischen Gruppe zu finden, sogar in derselben Untergruppe (I). Getrennt sind sie erst in den nächst unteren Abteilungen, die durch die Art der Respirationsorgane charakterisiert sind. Eine eigenartige Stellung weist v. JHERING (1877), durch den allgemein die *Gastropoden* eine von dem bestehenden System wesentlich abweichende Einteilung erfahren, den *Ampullariidae* zu. Da nach ihm die *Prosobranchier* und die *Pulmonaten* nicht gleichen Ursprungs sind, kann von Übergangsformen zwischen diesen beiden Gruppen, wie sie PHILIPPI (1851) in den *Ampullarien* zu sehen glaubt, überhaupt nicht die Rede sein. Trotzdem er die *Cyclostomaceen* und die *Ampullariacea* wie die *Paludinen* zu den *Arthrocochlides* (*Gastropoda prosobranchia* M. Edw. p.) rechnet, kommen die *Ampullariidae* weder in die Nähe der einen noch der andern dieser Familien zu stehen. Die *Cyclostomacea* und die *Paludinidae* sind als *chiastoneure Taenioglossa* (4. u. 8. Fam. der 3. U.-Ord. der 2. Ord. der I. Klasse der *Arthrocochlides*) aufgeführt, während die *Ampullariacea* als *orthoneure Taenioglossa* (1. Fam. der 3. U.-Ord. der I. Ord. der II. Klasse) ausgegeben werden. Das System von P. FISCHER (1887), das die *Pectinibranchiata* in *Toxoglossa*, *Rhachiglossa*, *Taenioglossa*, *Ptenoglossa* und *Gymnoglossa* gliedert, gibt eine weitgehende Einteilung der *Taenioglossen*, in der folgende systematische Analyse zu den *Ampullariidae* führt: *Taenioglossa*—*Holostomata*—*Gymnocochlides*—*Discopoda*—*Dipneusta*—*Ampullariidae*. Die *Paludinidae* finden wir unter den *Branchifera* der *Discopoda*, die *Cyclostomidae* dagegen unter den *Pulmonifera* derselben.

Durch BOUVIERS (1887a) Feststellungen, nach denen die *Ampullariidae* ein *chiastoneures* Nervensystem besitzen, erweist sich die systematische Einordnung von H. v. JHERING als unrichtig (s. Kap. VIII). BOUVIER, der sich am eingehendsten mit den *Ampullariidae* befasst hat, zeigt in seinem morphologisch-systematischen Werk über die *Prosobranchier*, dass es schwer hält, die natürliche Stellung dieser eigenartigen Familie innerhalb der *Taenioglossen* zu ermitteln. Er schliesst den Vergleich mit den *Paludiniden* und den *Naticiden* mit folgenden Worten:

„Dans l'impossibilité où je me trouve de donner actuellement une position systématique rationnelle aux Ampullaridés, je les laisse à côté des Paludinidés. Pour la plupart des malacologistes, les Ampullaires sont de grosses Paludines capables de vivre sur la terre et dans l'eau; quand on connaîtra mieux plus tard les autres Gastéropodes, on pourra sans doute leur attribuer une autre place, mais il serait téméraire actuellement de rapprocher les Natices des Ampullaires” (p. 105).

Ich verweise auf die am Schluss des Werkes befindliche Tabelle über die verwandtschaftlichen Beziehungen und die Klassifikation der *Proso-*

*branchier*, in der BOUVIER die *Ampullariidae* mit den *Cyclophoridae* von den *Paludinidae* ableitet. Sie gehören zu den *Rostrifera*.

Durch die genannte Publikation und die übrigen einschlägigen Arbeiten von BOUVIER ist aber mit Sicherheit die Zugehörigkeit der *Ampullariidae* zu den *Prosobranchia*, speziell zu den *Monotocardia* erwiesen. Es besteht kein Zweifel mehr darüber, dass sie innerhalb dieser Gruppe den *Taenioglossa* zuzurechnen sind. So findet denn die Familie der *Ampullariidae* im „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere“ von A. LANG (1892) ihren Platz bei den *Rostrifera* der *Taenioglossa*, den ihnen auch K. HESCHLER (1900) in der zweiten Auflage des genannten Lehrbuches zuweist.

Nach diesen Ausführungen über die systematische Stellung der *Ampullariidae* innerhalb der *Gastropoden*, wobei natürlich meist nur die nächstliegende Literatur berücksichtigt werden konnte, komme ich auf die Systematik der Familie selber zu sprechen.

Da hierüber bereits verschiedene zusammenfassende Arbeiten, allerdings fast ausschliesslich conchyliologischer Art, bestehen, sehe ich von einem historischen Gang durch die systematische Literatur der *Ampullariidae* ab und beschränke mich darauf, diese Publikationen zu nennen und kurz darauf einzugehen.

PHILIPPI (1851) führt am Anfang des schon genannten conchyliologischen Werkes aus, wie die *Ampullariidae* allmählich in verschiedene Genera geteilt worden sind. Der Verfasser redet einer Vervielfältigung der Gattungen, wie sie GRAY vorgenommen hat, gar nicht das Wort. Er sagt:

„Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntniss, scheint es mir, sind nur 4 Genera anzunehmen: *Ampullaria*, *Pachystoma*, *Lanistes*, *Asolene*“ (p. 7).

Und dazu fasst er erst noch sämtliche damals bekannten Spezies — es sind deren 99 — unter dem einzigen Genus *Ampullaria* Lam. zusammen. Die Gattungsbezeichnung *Pachystoma* von GUILDING für die Spezies mit Kalkdeckel ist, da dieser Name schon vergeben war, von SWAINSON (s. KOBELT, 1915, p. 45) durch die Bezeichnung *Pachylabra* ersetzt worden, welche wie die vorhingenannte die Beschaffenheit des Schalenmundsaumes zum Ausdruck bringt. PHILIPPI lehnt den hybriden Namen *Pachylabra* vom ethymologischen Standpunkt aus ab; korrekter scheint ihm *Pachychilus*. Er hätte diese Bezeichnung durchsetzen können, wenn er sie selber praktisch eingeführt hätte in seiner Publikation.

P. FISCHER (1887) bringt wie PHILIPPI alle Formen unter das eine Genus *Ampullaria*, teilt dieses aber in fünf Subgenera, wie folgt: *Ampullaria* s. str., *Pachylabra* Sw., *Asolene* d'Orb., *Lanistes* Montf. und *Meladomus* Sw. Die Einteilung gründet sich auf die Unterschiede in der Beschaffenheit des Operculums, in der Ausbildung des Siphos und in der Richtung der Spiral-

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

windungen. Diese Differenzkomplexe decken sich mit ganz bestimmten Verbreitungsgebieten.

KOBELT (1915), der im systematischen Conchylien-Kabinett v. Martini & Chemnitz eine Neubearbeitung der *Ampullariidae* gibt, gliedert die Familie in die folgenden drei Gattungen: *Lanistes*, *Pachylabra* und *Ampullaria*. Das Genus *Lanistes* Montf. (mit den drei Formengruppen *Lanistes* Montf. s. str., *Meladomus* Swains. und *Leroya Grandidier* als Untergattungen) umfasst die auf Afrika beschränkten linksgewundenen, mit einem Horndeckel versehenen *Ampullariidae*. Das Genus *Pachylabra* setzt sich zusammen aus den altweltlichen rechtsgewundenen, durch Kalkdeckel und rudimentären Siphon charakterisierten Formen, während das Genus *Ampullaria* Lam. die südamerikanischen rechtsgewundenen Arten umfasst, die sich von jenen durch ihren Horndeckel und den langen Siphon unterscheiden. KOBELT hält es für wahrscheinlich, dass die beiden rechtsgewundenen Gattungen, die altweltlichen *Pachylabren* und die neuweltlichen *Ampullarien*, phylogenetisch verschieden sind. Die Notwendigkeit der Trennung dieser Formen in die zwei Genera wird darum nach diesem Autor auch keinesfalls mehr in Frage gestellt.

Meine Untersuchungen an einem rechtsgewundenen neuweltlichen und einem rechtsgewundenen altweltlichen Vertreter der *Ampullariidae* zeigen, dass ausser den bereits bekannten Unterschieden bezüglich Operculum und Siphon zwischen den zwei von mir untersuchten Arten noch verschiedene, z. T. auffallende anatomische Abweichungen vorhanden sind. Diese fallen aber für eine weitergehende Untersuchung zwischen rechtsgewundenen altweltlichen und rechtsgewundenen neuweltlichen *Ampullariidae* nur dann in Betracht, wenn sie sich innerhalb der Formengruppen selber nicht, oder doch nicht in diesem Umfange vorfinden. Die Antwort auf die Frage, ob dies der Fall sei, kann erst gegeben werden, wenn weitere v e r g l e i c h e n d e Untersuchungen über mehrere Spezies der beiden geographisch auseinanderliegenden Formenkreise vorliegen. Wie dem aber auch sein möge, halte ich eine systematische Trennung derselben in Anbetracht der durchgehenden Unterschiede in Operculum und Siphon für vollständig berechtigt. Es kann sich meines Erachtens wohl bloss noch um den Rang der systematischen Einheiten handeln, ob Genera oder Subgenera. Ich halte mich hier an KOBELT und führe somit die ceylonische *Ampullariide* unter dem Gattungsnamen *Pachylabra* Swains. auf. Die Spezies *P. cinerea* ist von REEVE (s. KOBELT, 1915, p. 89) aufgestellt als *Ampullaria cinerea* Reeve. SOWERBY (1909—1916) führt 1910 diese Form in seiner Zusammenstellung der *Ampullariidae* als Varietät von *A. globosa* auf. KOBELT (1915) stellt das Vorkommen dieser Form im indischen Gebiet trotz einer vorhandenen bestimmten Angabe in Frage, da sie im Katalog des indischen Museums nicht zu finden sei. Unter der Voraussetzung, dass die Speziesbestimmung meines Untersuchungsmaterials zutreffend ist, was ich annehme, werden KOBELTS Bedenken hin-

fällig. PHILIPPI führt eine *A. gigas Spix*, KOBELT dagegen eine *A. gigas Reeve* an. Dieser Autor hält die Identität der REEVESchen Form mit der SPIXSchen für ausgeschlossen, indem er auf die Schalenunterschiede hinweist. SACHWATKIN (1920) betrachtet seine *A. gigas*, deren Urogenitalsystem er studiert hat, als die SPIXSche Form. Eine Untersuchung der Schale auf die beiden Diagnosen hin spricht mit grösserer Wahrscheinlichkeit für diese Annahme, als für die andere Möglichkeit. Ich führe daher die gleiche, von Herrn Prof. HESCHELER mir zur Verfügung gestellte, in meine Untersuchungen einbezogene Form ebenfalls als *A. gigas Spix* auf. Auch die als *A. gigas* bezeichneten Tiere von Herrn Prof. PLATE sind hier unterzubringen, da die Schalenmündung noch etwas breiter ist als bei der Serie der im hiesigen Institut lebend gehaltenen *Ampullariidae* (s. Kap. II, Transverso-sagittal-Index des Operculums). Ausser den bereits genannten systematischen Arbeiten über die *Ampullariidae* möchte ich noch auf die Zusammenstellung von DALL, Notes on the Genus Ampullaria (1904), hinweisen.

## II. ÄUSSERE ORGANISATION.

Der Kopf tritt durch die vorstehende Schnauze, die vorn in einen linken und rechten tentakelartigen Anhang, Schnauzententakel (Fig. 1 u. 2, *scht*), ausläuft, deutlich vor. Er trägt ausser den Schnauzententakeln ein Paar echte Tentakel (Fig. 1 u. 2, *t*), die seitlich am Grunde der Schnauze fixiert sind und jene Anhänge an Länge übertreffen, ferner die beiden lateral von den eigentlichen Tasttentakeln befindlichen Augen (Fig. 1 u. 2, *au*), welche auf je einem kurzen, dicken, halbkugelig abschliessenden Träger, Ommatophor (Fig. 1 u. 2, *o*), sitzen. Die Schnauzententakel, wie die Schnauze selber und die echten Tentakel sind kontraktile, was schon aus dem stark kontrahierten Zustand bei einigen Individuen des Alkoholmaterials geschlossen werden kann. Über die maximale Länge der echten Tentakel kann ich allerdings nichts aussagen, da mir von *P. cinerea* keine lebenden Tiere zur Verfügung stehen. Die Mundöffnung (Fig. 1 u. 2, *mdö*) von der Form eines senkrecht gestellten Spaltes befindet sich in der Mitte eines mehr oder weniger runden, die Schnauze nach vorn abgrenzenden, vertieften Mundfeldes (Fig. 1 u. 2, *mdfd*). Dieses hebt sich von der dunkel pigmentierten dorsalen und lateralen Fläche der Schnauze einmal durch seine hellere Färbung, namentlich der die Mundöffnung umgebenden Partie, und dann aber auch durch sein Relief ab. Das ganze Mundfeld ist nämlich von zahlreichen, ungleich tiefen Furchen durchzogen, die in der Hauptsache eine radiäre Anordnung zeigen und zumeist durch die Mundspalte in die Mundhöhle sich fortsetzen. Die als Mundfeld bezeichnete Fläche ist von der linken und rechten Seite

her nach dem Mundspalt hin vertieft (Fig. 1, *mfd*). Es kommt aber — wenigstens nach den Befunden an meinem Alkoholmaterial — nicht zur typischen Bildung einer sog. Vorhöhle, deren Auskleidung das Mundfeld entspricht. In seinem Relief stimmt es ganz überein mit dem, was E. SCHNEI-

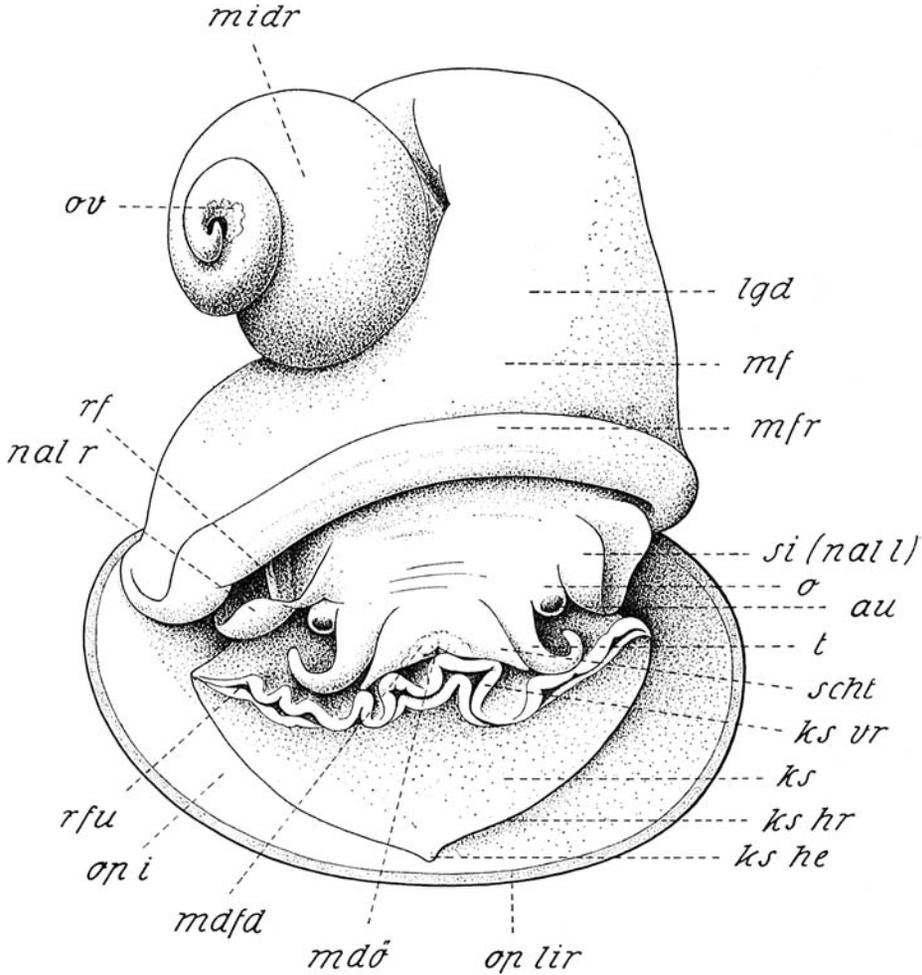


Fig. 1. Gesamtbild von *P. cinerea* (Weibchen). Dorsalansicht. Pigmentierung nicht berücksichtigt *au* Auge, *ks* Kriechsohle, *ks he* Hinterende d. Kriechs., *ks hr* Hiterrand d. Kriechs., *ks vr* Vorderrand d. Kriechs., *lqd* Lungendecke, *mfd* Mundfeld, *mdö* Mundöffnung, *mf* Mantelfalte, *mfr* Mantelfaltenrand, *midr* Mitteldarmdrüse, *nal r* rechter Nackenlappen, *o* Ommatophor, *op i* Innenfläche des Operculums, *op lir* Lippenrand d. Operc., *ov* Ovarium, *rf* Rückenfalte, *rfu* Randfurche, *scht* Schnauzententakel, *si (nal l)* Siphon (linker Nackenlappen), *t* echter Tentakel. 3: 1.

DER (1920, p. 7) über die Auskleidung der Vorhöhle von *Cyclophorus ceylanicus* sagt. Lateral von jedem Auge, etwas nach hinten, befindet sich ein kurzer, breiter, lappenartiger Anhang. Der linke wie der rechte ist zu einer seichten, nach oben offenen Rinne gebogen. Der linksseitige Lappen repräsentiert den Siphon (Fig. 1, *si = nal l*), der also kurz ist, ganz im Gegensatz

zum langen und schmalen Siphon von *A. gigas*. Der Unterschied in der Form des Siphonallappens wird, wie eingangs schon gesagt worden ist, als systematisches Merkmal benützt. Der rechte Lappen (Fig. 1, *nal r*) steht dem der linken Seite an Grösse nicht besonders viel nach. Mit ihm verbindet sich, und zwar in der Nähe des Auges, das vordere Ende der vom Hintergrund der Mantelhöhle kommenden, auf der rechten Seite des Nackens verlaufenden Rückenfalte (Fig. 1 u. 10, *rf*). Funktionell sind die beiden Nackenlappen (*nal l* und *nal r*) ganz verschieden. Während der Siphonallappen der Aufnahme und Abgabe von Luft dient, werden durch den rechtsseitigen Nackenanhang die Exkremeute der Niere und die Fäces des Darms ausgeführt. Morphologisch sind sie aber gleich zu deuten, was schon aus ihrer gleichartigen Lage, dann aber vor allem aus ihrer Innervierung hervorgeht. Diese ist von BOUVIER (1886, p. 164, 1887a) erstmals zutreffend beschrieben worden. Nachdem nun feststand, dass der linke Lappen von Nerven des linken Pleuralganglions, der rechte von solchen der rechten Ganglienmasse, entstanden durch die Verschmelzung des rechten Pleural- und des Subintestinalganglions, versorgt wird, erwies sich die bisherige Auffassung vom epipodialen Charakter der Nackenlappen der *Ampullariiden* als unrichtig. Wenn auch die Einschnürung zwischen den zusammengetretenen Pleural- und Pedalganglien einer jeden Seite bei weitem nicht immer so ausgesprochen zu finden ist, wie sie BOUVIER in seinen Tafelfig. 19 u. 20 (1887a) darstellt — bei meinem Material z. B. nicht —, so ist die Pleuralganglienmasse doch stets noch an ihrem vom Cerebralganglion kommenden *Connectiv* zu erkennen. Und damit sind natürlich auch ihre Nerven bestimmt. So kann also selbst in den Fällen einer sozusagen totalen Verschmelzung von Pleural- und Pedalganglion die Innervierung der beiden sog. Pseudepipodien (SIMROTH, 1896—1907, p. 148) durch die hintere, dem Pleuralganglion entsprechende Partie eines solch einheitlichen Ganglienkomplexes nachgewiesen werden. Für den linken Nackenlappen gilt dies ohne weiteres. Auf der rechten Seite sind die Verhältnisse etwas komplizierter, insofern jene hintere Partie ausser dem Pleuralganglion noch das Subintestinalganglion repräsentiert. Die Beschreibung der Innervierung der Nackenlappen im einzelnen kann ich mir ersparen, da meine Befunde an *P. cinerea* grundsätzlich mit denen von BOUVIER an *A. carinata* übereinstimmen. Für die morphologische Gleichwertigkeit der beiden Nackenlappen scheint mir, abgesehen von der Innervierung, ausser ihrer Lage auch noch die Tatsache zu sprechen, dass bei den *Paludinidae* der rechte die stärkere Ausbildung erfährt und als Siphon funktioniert, im Gegensatz zu den *Ampullariidae*, wo der linke entwickelter ist und den Siphon repräsentiert.

Die an der Vorderseite des Eingeweidetasches stark entwickelte *Mantelfalte* (Fig. 1, *mf*) bedeckt die vordere Rückenpartie des Tieres bis in den Bereich des Kopfes. Ihr vorderer, etwas nach aussen umgeschlagener Rand

(Fig. 1, *mfr*) verläuft transversal über den Nacken. Auf seinen beiden Seiten steht er in Verbindung mit der lateralen Partie des Nackenlappens. Obschon hier die seitliche Grenze der Mantelhöhle ist, zeigt sich die Mantelfalte auch weiterhin noch und zwar in Form einer schmalen, kragenförmig an der Basis des Eingeweidesackes hinziehenden Falte. Die äussere Fläche der Mantelfalte ist, soweit sie im Bereich der Mantelhöhle liegt, grösstenteils pigmentiert. Die Pigmentierung kann so stark sein, dass die ganze Decke ein tiefschwarzes, samtartiges Aussehen hat. Vollständig pigmentfrei ist stets der drüsige Saum der Mantelfalte. Ist die Pigmentierung eine geringere, so kann auf der Oberfläche der Mantelfalte der Verlauf der Kieme verfolgt werden. Nach hinten von dem sich verjüngenden Kiemenende tritt der Vorderlappen der Niere und anschliessend an diesen der grosse Hinterlappen derselben in Erscheinung. Auch vom Darmsystem sind bestimmte Teile an der äussern Körperbegrenzung beteiligt: so das unter dem hintern Nierenlappen hervortretende, anfänglich von ihm eingekeilte Darmstück, der Anfangsteil des Rectums und dann auch, je nach dem Grad der Ausbildung des Geschlechtsweges (namentlich bei Weibchen) weitere Partien des Enddarms, ferner z. T. der Magen und am augenfälligsten schliesslich die spiralgig aufgerollte, voluminöse Mitteldarmdrüse (Fig. 1, *midr*). Infolge seiner ausgesprochen peripheren Lage tritt auch der Genitalapparat beim unpräparierten Tier schon mehr oder weniger in Erscheinung, stärker (absolut und relativ) natürlich bei ausgewachsenen Individuen als bei noch kleinen und bei jenen am stärksten zur Zeit der Fortpflanzung. So kann namentlich der an der rechten Körperseite nach vorn ziehende Endabschnitt des Leitungsweges, vor allem bei Weibchen, solche Dimensionen annehmen, dass er von aussen schon stark in die Augen springt. Doch auch bei geringerer Massigkeit ist er festzustellen. Beim blossen Auseinanderheben der Windungen des Eingeweidesackes lässt sich der Geschlechtsweg sogar in seinem ganzen Verlauf verfolgen. Während die weibliche Gonade (Fig. 1, *ov*) meist erst an den auseinandergehobenen ersten Spiralwindungen gesehen werden kann, ist die grössere und massigere männliche Gonade ohne weiteres sichtbar, sofern das sie bedeckende Körperepithel (Epithel des Eingeweidesackes) nicht zu stark pigmentiert ist und dadurch das Durchscheinen verhindert.

Der Fuss ist mit Ausschluss seiner basalen Fläche, der Kriechsohle (Fig. 1, *ks*), die eine viel hellere und zwar in ein liches Gelbgrau gehende Färbung aufweist, allseitig dunkel pigmentiert. Diese, die Kriechfläche, ist sehr breit. Ihre genauen proportionalen Verhältnisse können am Alkoholmaterial nicht ermittelt werden, da die Kriechsohle nicht in ihrer physiologischen Stellung fixiert, sondern in der Transversalachse umgeschlagen ist, wie beim lebenden, in die Schale zurückgezogenen Tier. Der hintere Rand der Kriechfläche (Fig. 1, *ks hr*) besteht aus zwei nach hinten unter einem stumpfen Winkel zusammenlaufenden Linien oder auch nur aus

einer einzigen gebogenen Linie (Fig. 1, *ks he*). Der Vorderrand der Kriechsohle (Fig. 1, *ks vr*) ist durch eine ziemlich tiefe und relativ breite Furche in zwei dicke Lamellen oder „Lippen“ differenziert, eine obere und eine untere. Die Länge dieser *Randfurche* (Fig. 1, *rfu*) entspricht hier so ziemlich der Distanz von der lateralen Ansatzstelle des einen Nackenlappens zu der des andern, d. h. also der vordern transversalen Lichtweite der Mantelhöhle. Eine solche Gliederung des Vorderrandes des Fusses kommt bei *Prosobranchiern* häufig vor. Es handelt sich dabei nicht um die Bildung eines Propodiums. Die Erscheinung ist vielmehr in einem engen Zusammenhang mit der Lokalisierung einer Fussdrüse, der sog. *Lippendrüse*, die CARRIÈRE (1882) bei allen daraufhin untersuchten *Prosobranchiern* gefunden und beschrieben hat, ferner auch HOUSSAY (1884). SIMROTH (1896—1907) ersetzt die nicht ganz unzweideutige Bezeichnung Lippendrüse durch den bessern Ausdruck Vorderrand- oder einfach *Randdrüse* (p. 142). Die genetischen Beziehungen zwischen dieser Fussdrüse und der Differenzierung des Vorderrandes des Fusses drückt er wie folgt aus:

„Die Randdrüse entwickelt sich parallel mit der vordern Querfurche“ (p. 142).

Die ganze Kriechfläche zeigt infolge des kontrahierten Zustandes des Fusses eine Menge von zahlreichen kürzern oder längern, verschieden gerichteten Furchen, die ihr ein gefeldertes Aussehen geben. Die früher fälschlich als ein *Porus aquaticus* angesehene und dann von CARRIÈRE als die Mündung einer Drüse der Fussohle richtig erkannte Öffnung in der Mediansagittallinie der Kriechsohle unweit vom Vorderrand des Fusses habe ich weder bei *P. cinerea* noch bei *A. gigas* feststellen können, auch mittelst der Lupe nicht. Damit ist aber nach CARRIÈRE das Fehlen noch nicht erwiesen. Ich komme im histologischen Teil meiner kleinen Monographie darauf zurück.

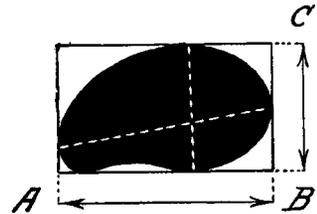
Die hintere Partie des Fussrückens trägt den *Deckel* (Fig. 1, *op i*). Rings um dessen Anheftungsfläche führt eine dünne Falte, die auf der konvexen Seite breit, auf der andern, leicht konkaven Seite erheblich schmaler ist und zwar so, dass sie fast nur noch die Breite ihres Drüsensaumes besitzt. Auf der dem Operculum zugewendeten Fläche zeigt nämlich die Falte einen flachen, sie umsäumenden drüsigen Wulst von ungefähr  $\frac{1}{2}$  mm Breite. Die grösste Breite der Falte, auf der vom Deckel abgekehrten Fläche gemessen, beträgt annähernd  $3\frac{1}{2}$  mm. Diese Fläche des konvexen Teils ist pigmentiert. Der Grad der Pigmentierung nimmt von der Peripherie nach der Abgangslinie der Falte vom Fussrücken hin ab, vor allem in der mittleren Partie, was natürlich damit zusammenhängt, dass in dieser Richtung der Lichtzutritt immer spärlicher wird. Die entsprechende Fläche des schmalen Faltenteils ist pigmentfrei, ebenso auch die ganze dem Deckel anliegende Fläche der Falte. Das Operculum besteht aus Kalk und ist daher im Gegensatz zum biegsamen Horndeckel, z. B. von *A. gigas*, hart und spröde. Dass

ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

der Deckel diesbezüglich ein Gattungsmerkmal repräsentiert, habe ich bereits gesagt. Was die Terminologie des Operculums anbelangt, schliesse ich mich dem Vorschlag von SIMROTH (1896—1907, p. 220) an, da seine Termini technici von der Stellung des Fusses unabhängig sind.

Der Deckel ist in der transversalen Richtung erheblich stärker entwickelt als in der sagittalen.

Um das metrisch auszudrücken, habe ich zwei nach dem Spindelrand orientierte, rechtwinklig zueinander stehende Masse, ein transversales (AB) und ein sagittales (BC) genommen. Infolge der genannten Orientierung entspricht das Transversalmaß nicht dem grössten Operculumdurchmesser, steht diesem jedoch meist nur wenig nach. Es gibt die projektivische Entfernung der bei dieser Einstellung am meisten lateral



reichenden Punkte des Lippenrandes. Der Deckel wird so in den Gleitzirkel gestellt, dass der Spindelrand, oder genauer gesagt, die an ihn gelegte Gerade, der Massschiene des Zirkels zuliegt und parallel zu ihr verläuft. Das Sagittalmaß ist die projektivische Entfernung des am weitesten ausgeladenen Punktes des Lippenrandes von dem linken wie rechten vorspringendsten Punkt des Spindelrandes. Es entspricht der längsten Senkrechten der Spindelrandgeraden. Für dieses Maß ist das Operculum mit seinem Spindelrand dem einen der Zirkelarme aufzulegen.

Das Verhältnis der beiden eben beschriebenen Masse variiert von Individuum zu Individuum. Zu Vergleichszwecken müssen die verschiedenen Verhältnisse in relative Werte umgesetzt werden, was dadurch geschieht, dass man das projektivische Sagittalmaß in % des projektivischen Transversalmaßes ausdrückt. Mit andern Worten: man ermittelt den Indexwert. Den betr. Index nenne ich Transverso-sagittal-Index und gebe ihm folgende Formel:

$$I = \frac{\text{proj. Sagittalmaß} \times 100}{\text{proj. Transversalmaß}}$$

T a b. A.

Operculum von *Pachylabra cinerea*.

Nr.	proj. Transversalmaß	proj. Sagittalmaß	Transverso-sagittal-Index
	mm	mm	
1	26,9	15,9	59,11
2	26,5	14,8	55,85
3	25,3	15,2	60,08
4	25,0	16,0	64,00
5	24,4	14,1	57,79
6	24,3	13,6	55,97
7	24,1	14,4	59,75
8	24,0	13,5	56,25
9	20,8	11,7	56,25
10	18,1	11,0	60,77
11	14,6	8,8	60,27

Mittel = 58,73

## KARL HÄGLER

T a b. B.

Operculum von *Ampullaria gigas*. Serie Institut Zürich.

Nr.	proj. Transversal- versal- mass	proj. Sagittal- mass	Transverso- sagittal-Index
	mm	mm	
1	36,0	26,1	72,50
2	35,6	24,3	68,26
3	35,0	22,8	65,14
4	26,0	16,7	64,23
5	24,0	15,8	65,83
6	22,5	14,5	64,44
7	22,0	14,1	64,09
8	20,9	13,5	64,59
9	20,8	13,5	64,90
10	17,0	10,7	62,94
11	15,7	10,8	68,79
12	15,7	10,2	64,97
13	15,3	10,8	70,59
14	15,1	10,1	66,89

Mittel=66,28

T a b. C.

Operculum von *Ampullaria gigas*. Serie PLATE.

Nr.	proj. Transversal- versal- mass	proj. Sagittal- mass	Transverso- sagittal-Index
	mm	mm	
1	29,1	20,6	70,79
2	28,8	20,7	71,87
3	26,1	18,5	70,88
4	26,0	18,6	71,54
5	24,3	17,2	70,78
6	23,4	17,4	74,36
7	21,5	16,1	74,88
8	18,5	13,0	70,27

Mittel=71,87

Aus Tabelle A ergibt sich die Variationsbreite für die mir zur Verfügung stehende kleine Serie von *P. cinerea* in bezug auf das Verhältnis der beiden genannten Deckelmasse. Sie liegt zwischen 55,85 und 64.

Bei *A. gigas* ist der Deckel in der sagittalen Ausdehnung fast durchweg mehr oder weniger relativ stärker entwickelt als bei *P. cinerea*, was deutlich aus den Tabellen B und C hervorgeht. Von den 22 gemessenen Opercula fällt ein einziges mit einem Index von 62,94 in die eben genannte Variationsbreite der Deckel von *P. cinerea*. Aufgefallen ist mir, dass alle Individuen von *A. gigas* der Serie PLATE, soweit sie für eine Deckelmessung in Betracht kommen konnten, einen hohen Indexwert aufweisen, der nie unter 70 geht. Die Variationsbreite dieser kleinen Serie ist zwischen 70,27 und 74,88. Von

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

den 14 gemessenen Individuen der *A. gigas* der Serie des Zoologischen Institutes Zürich fallen nur zwei in diese Variationsbreite, das eine mit 70,59, das andere mit 72,50; die übrigen zwölf haben einen unter 70 liegenden Indexwert. Wären die Serien grösser, so dürfte man aus den metrischen Feststellungen auf zwei Varietäten schliessen. Es scheint immerhin angezeigt, die beiden Serien in der tabellarischen Zusammenstellung gesondert aufzuführen.

Die genannten, auf die Flächenentwicklung des Operculums sich beziehenden Unterschiede kommen deutlich durch einen Vergleich der mittleren Indexwerte zum Ausdruck:

I. <i>P. cinerea</i> .....	M. = 58,73
II. <i>A. gigas</i> . Serie Inst. Zürich .....	M. = 66,28
<i>A. gigas</i> . Serie PLATE .....	M. = 71,87

Der Lippenrand (Fig. 1, *op lir*) des Deckels ist stark konvex gebogen; der Spindelrand dagegen zeigt nur eine schwache Konvexität in seinem siphonalwärts gelegenen Teil; in seinem der Suturalecke zuliegenden dagegen eine leichte Konkavität, so dass er — von der Innenfläche betrachtet — S-förmig ist. Infolgedessen erreicht der Deckel seine grösste sagittale Ausdehnung in der siphonalwärts gerichteten Partie. Der Spindelrand kann aber auch zuweilen annähernd gerade erscheinen. Die Innenfläche des Kalkdeckels (Fig. 1, *op i*) von *P. cinerea* zeigt mit Ausnahme der Ansatzstelle des Spindelmuskels einen hellvioletten Perlmutterglanz. Die dem Spindelrand genäherte Muskelanheftungsfläche, die sog. Deckelfacette, die ein ringförmig geschlossenes Band darstellt und in ihrem äusseren Kontur verkleinert die Form des Deckels wiedergibt, ist mehr oder weniger in dem relativ dicken Kalkdeckel vertieft, vor allem auf der dem Spindelrand genäherten Seite. Hier bietet sie zudem noch ein besonders starkes Ansatzrelief, bestehend aus gebogenen, gleichlaufenden Leisten. Weniger ausgesprochen können solche auch im Lippenteil der Insertionsfläche in Erscheinung treten. Der von dem Muskelansatzring eingeschlossene und darin inselartig erhabene Bezirk zeigt denselben Perlmutterglanz, wie die ausserhalb von ihm befindlichen Partien der Innenfläche des Operculums. Bei dem dünneren Horndeckel von *A. gigas* ist das Insertionsrelief kein so ausgeprägtes wie hier. Die Aussenfläche des Deckels von *P. cinerea* ist mit einer gelbbraunen Decke, einer Chitinschicht, bekleidet, die stets etwas über den Deckelrand hinausragt. Auf ihr ist ein System von im Sinne des Lippenrandes gebogenen Linien zu sehen, die am Spindelrand, wo sie ausserordentlich zusammengedrängt sind, sich schliessen. Dasselbe Liniensystem zeigt auch die von der Chitinschicht bedeckte Kalkfläche. Beim Alkoholmaterial lässt sich die dünne Chitinbekleidung leicht ablösen. Die Linien sind die Anwachsflächen und veranschaulichen somit die Art des Wachstums.

HOUSSAY (1884) hat die verschiedenen Opercula in vier Kategorien untergebracht, denen SIMROTH (1896—1907, p. 223) noch eine fünfte bei-

gegeben. Gestützt auf das eben genannte, bei *Ampullariidae* allgemein vorkommende Liniensystem ist der Deckel der Vertreter dieser Familie zusammen mit dem der *Paludinen*, *Bythinien* u. a. der Kategorie der konzentrisch gestreiften Deckel, wie sie SIMROTH (1896—1907) nennt, oder nach HOUSSAY der Kategorie der „opercules à nucléus central“ zugeteilt worden. Dieser Autor beschreibt das Operculum von *A. polita* (= *P. polita*). Den Ausdruck konzentrisch habe ich bis dahin absichtlich vermieden, da die Linien streng genommen exzentrisch und nicht konzentrisch angeordnet sind. SIMROTH (1896—1907) charakterisiert diese Gruppe wie folgt:

„Der Mittelpunkt, nicht immer streng central, wird von einem System concentrischer Anwachslinien umgeben“ (p. 223).

Durch die den Mittelpunkt betreffende Beifügung wird der Begriff konzentrisch allerdings erweitert, so dass er auch auf die *Ampullariidae* Anwendung finden mag.

Der Deckel von *P. cinerea* ist von seiner Aussenfläche her leicht schalenartig vertieft. Die Konkavität dieser Fläche wird dadurch noch erhöht, dass die Deckelpartie des Spindelrandes von dem ihr anliegenden Teil der Insertionsfläche stark abgeknickt ist und damit zu beiden Seiten mehr oder weniger auch von der breiten Lippenrandpartie des Deckels. Diese ist weniger massiv als jene. Indem sie meist randwärts allmählich dünner wird, kann sie einer scharfen Schneide gleich sehen.

In Anbetracht der grossen Übereinstimmung des Operculums von *Pachylabra cinerea* mit demjenigen von *Pachylabra celebensis*, einer ebenfalls altweltlichen *Ampullariide*), für das von QUOY & GAIMARD (1830—1834, Atlas 1833, Mollusques, pl. 57, Fig. 3 u. 4) zwei gute Abbildungen vorliegen, kann ich davon absehen, eine Zeichnung des Deckels von *P. cinerea* zu geben.

### III. DARMSYSTEM.

#### LITERATUR.

BLAINVILLE (1822) gibt in seiner Studie „Sur l'organisation de l'animal de l'Ampullaire“ auch eine Beschreibung des Darmsystems, die als die älteste in dem einen und andern Punkt verhältnismässig ziemlich ausführlich erscheint. So wird z. B. angegeben, dass die Buccalmasse, worunter der Pharynx zu verstehen ist, sich aus Zirkulär- und Längsmuskeln zusammensetzt. QUOY & GAIMARD (1830—1834) beschreiben ebenfalls den Darmtractus des von ihnen untersuchten Vertreters der *Ampullariidae*. Die Ausführungen über den Pharynx, für den diese Autoren die nicht zutreffende Bezeichnung „bouche“ (III. Bd., p. 165) gebrauchen, erwähnen drei Paar knorpelige oder hornige Platten. Das dritte Paar wird bereits als Stützapparat

erkannt. Mit dem zum „Zungenband“ gehörigen Paar sind natürlich die beiden Seitenplatten der Radula gemeint; das vor dem „Zungenband“ liegende Paar entspricht dem Kiefer. Die Bemerkung von TROSCHER (1845), dass QUOY & GAIMARD von keinem Kiefer sprechen, ist also nur insoweit zutreffend, als die Platten nicht mit dem Namen Kiefer belegt werden. TROSCHER'S Annahme, es komme dieser Form (*A. celebensis* = *P. cel.*) wahrscheinlich kein Kiefer zu (p. 207), ergibt sich aber nicht aus der Publikation der beiden genannten Autoren. Später stellt übrigens TROSCHER (1856—1893) fest, dass auch die *Pachystomen* (= *Pachylabren*) einen Kiefer besitzen (p. 87). In seiner „Anatomie von Ampullaria urceus...“ schenkt dieser Forscher dem Kiefer und der Zunge besondere Aufmerksamkeit. Was er — CUVIER entsprechend — als fleischige Mundmasse bezeichnet, ist der Pharynx. Die kleinen Fehler in der Beschreibung und Abbildung der Radula werden dann in dem grundlegenden Werk über „Das Gebiss der Schnecken...“ von TROSCHER (1856—1893) berichtigt (p. 87—88). Nach den allgemeinen Ausführungen über Kiefer und Radula der Familie der „*Ampullariacea*“, die hier weitgehende Beachtung findet, beschreibt der Autor das Gebiss von 13 den verschiedenen Gattungen angehörigen Spezies. Das Ergebnis fasst er wie folgt zusammen:

„Aus dem Vorhergehenden ergibt sich zur Genüge, dass in der Familie der Ampullariaceen eine grosse Übereinstimmung des Gebisses herrscht, und dass durch das Gebiss die Familie wohl charakterisiert ist, so dass man es sogleich als dieser Familie angehörig erkennen würde; dass dagegen zur Unterscheidung von Gattungen und Arten das Gebiss in dieser Familie keine Anleitung giebt“ (p. 90).

Bouvier (1889) beschreibt, indem er Bezug nimmt auf die Arbeit von QUOY & GAIMARD (1830—1834) und auf die erstgenannte von TROSCHER (1845), den Verdauungsapparat von *A. polita* (= *P. pol.*) und stellt ihn in seiner Gesamtheit recht anschaulich in Figur 1, Taf. IX dar. Ausserdem wird der Pharynx, oder wie BOUVIER sagt, die Buccalmasse, von ihrer Ventralfläche gesehen, in einer besonderen Zeichnung (Fig. 12) festgehalten, ebenso der Magen und zwar in seiner Längsrichtung eröffnet (Fig. 4). Die wichtigsten von der Buccalmasse an die Körperwände ziehenden Muskeln werden angeführt und abgebildet. Auf die Pharynxmuskulatur selber geht BOUVIER nicht ein. AMAUDRUT (1898) befasst sich in seiner vergleichend-anatomischen Studie über „La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes“ in eingehender Weise auch mit zwei Vertretern der *Ampullariidae*, mit *A. insularum* und der linksgewundenen „*Lanistes bolteniana*“ (p. 200), hauptsächlich aber mit der ersten Form. Der genannte Forscher bezeichnet den muskulösen, die Radula und deren Stützapparat enthaltenden Anfangsteil des Darmtractus bei den *Gastropoden* allgemein als Bulbus. Die von verschiedenen Autoren dafür gebrauchte Bezeichnung Pharynx lehnt er ab:

„Je pense qu'il n'y a pas lieu de l'employer chez les Mollusques, car il n'existe nulle part une région rappelant le pharynx des Vertébrés" (p. 35).

Der Name Pharynx für das Anfangsstück des Molluskendarms hat sich aber trotzdem eingebürgert. So finden wir ihn z. B. in den zusammenfassenden Werken von HESCHELER (1900), SIMROTH (1896—1907), auch in der Spezialarbeit von E. SCHNEIDER (1920). Da er in gewisser Hinsicht doch mehr besagt als der blosse Ausdruck Bulbus, es sei denn, dass man mit WEGMANN (1884) von einem Buccalbulbus, „bulbe buccal" (p. 296) redet, so gebrauche auch ich die Bezeichnung Pharynx. AMAUDRUT stellt für die *Ampullariidae* die Existenz von einem Paar Oesophageal- und einem Paar Buccaltaschen fest. Wenn sogar die grossen Oesophagealtaschen von den Autoren, die sich mit der Anatomie der *Ampullariidae* befasst haben, übersehen worden sind, ist das wohl darauf zurückzuführen, dass die Speicheldrüsen, die schon BLAINVILLE (1822) erwähnt, sich ihnen eng anschliessen und sie z. T. bedecken. AMAUDRUT konnten sie nicht entgehen, da er, dem Wesen der vergleichend-anatomischen Forschungsmethode gemäss, planmässig darnach gesucht hat.

#### EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

Der Verdauungsapparat beansprucht einen erheblich grösseren Teil des Körpervolumens als jedes andere Organsystem des Tieres. Selbst der Genitalapparat im Stadium seiner maximalen Massigkeit reicht bezüglich Volumen nicht an ihn heran.

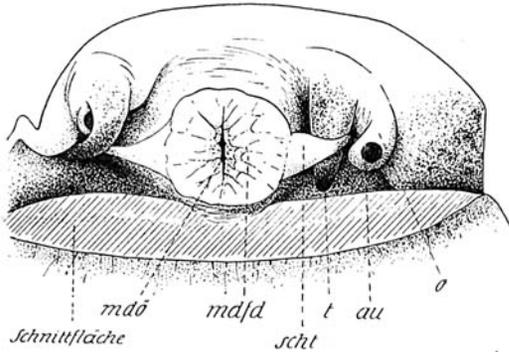


Fig. 2. Kopf von vorn. *au* Auge, *mdfd* Mundfeld, *mdö* Mundöffnung, *o* Ommatophor, *scht* Schnauzententakel, *t* echter Tentakel. 4: 1.

Der gesamte Tractus lässt sich in drei Hauptabschnitte gliedern: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm.

Der Vorderdarm beginnt mit der spaltförmigen, senkrecht gestellten Mundöffnung (Fig. 2, *mdö*), die in den vor den Kiefern befindlichen, von AMAUDRUT (1898) als „vestibule buccal" (p. 34), von HESCHELER (1900) als Mundhöhle (p. 282) und von SIMROTH (1896—1907) als äussere Mundhöhle (p. 449) bezeichneten Raum führt, der mit der eigentlichen Höhle des Pharynx, der Pharyngeal- oder Buccalhöhle, in Verbindung steht.

Der Vorderdarm ist in zwei baulich stark voneinander abweichende Ab-

schnitte differenziert, in den muskulösen Pharynx oder Schlundkopf und den Oesophagus oder Vorderdarm i. e. S. (s. HESCHELER, p. 275).

Der Mitteldarm setzt sich aus dem Magen und dem langen Dünn darm zusammen. Er ist in seinem Anfangsteil, dem Magen, charakterisiert durch die Einmündung der ihm aufgelagerten, grossen Drüse, der Mitteldarmdrüse oder der sog. „Leber“ und dadurch vom Vorderdarm abgegrenzt, abgesehen von dem grösseren Querdurchmesser, den der Magen gegenüber dem Oesophagus aufweist.

Der Enddarm oder das Rectum läuft in einen freien Darmteil (Fig. 17 u. 27, *ed fr*) aus, dessen Mündung der After ist, der sich in der rechten vorderen Partie der Mantelhöhle befindet.

### I. VORDERDARM.

Er liegt mit Ausnahme des an den Magen anschliessenden Stückes des Oesophagus in der vorderen Körperhöhle.

Diese wird, nachdem die Mantelfalte entfernt ist, dorsal eröffnet, indem man durch die obere, den Boden der Mantelhöhle darstellende Körperwand einen medianen Längsschnitt führt und die beiden Hautlappen nach den Seiten umschlägt oder wegschneidet, wobei auf die vom Pharynx an die Wände des Körpers abgehenden grösseren Muskeln, die leicht zerrissen werden, Bedacht zu nehmen ist. Dadurch werden der Pharynx und der Anfangsteil des Oesophagus in ihrer dorsalen Fläche sichtbar (Fig. 3).

In der vordern Partie sieht man die transversal über den Pharynx ziehende Cerebralcommissur (Fig. 3, *cc*, s. Kap. VIII), in der hintern die ebenfalls quer, meist etwas schräg über den Oesophagus verlaufende Arteria cephalica (Fig. 3, *a ceph*, s. Kap. VIII). Unmittelbar vor diesem Stück der Kopfarterie bemerkt man zwei grosse Drüsen, die sog. Speicheldrüsen, die wohl besser bloss als Buccal- oder Pharyngealdrüsen (Fig. 3, *phdr*) bezeichnet werden. Diese treten nicht in ihrem ganzen Umfange in Erscheinung. Sie reichen weiter nach hinten und auch weit nach unten, werden jedoch hier vom Gefäss, hauptsächlich aber vom Oesophagus verdeckt. Bei einem Individuum ging die Arteria cephalica sozusagen über die Mitte der Drüsen. Vom Vorderrand einer jeden Drüse geht ein Ausführungsgang, der Pharyngealdrüsen gang (Fig. 3, *phdrg*) ab, der sich in geradem Laufe nach vorn zieht, wobei er sich etwas der Medianlinie nähern kann. In der Nähe des Buccalganglions (Fig. 3, *bgl*), medial von ihm, versenkt sich dann der Pharyngealdrüsen gang in die Decke des Pharynx und mündet auf dem noch zu besprechenden Deckenwulst, der sich jederseits von der Medianlinie befindet, in den Pharyngeal- oder Buccalraum.

Vor den Speicheldrüsen sehen wir die Oesophagealtaschen (Fig. 3, *oesta*) und zwar meist nur in ihrer vorderen Partie, da sie durch jene

von hinten her mehr oder weniger überlagert werden. Bei einem Individuum war die Überlagerung durch die Pharyngealdrüsen so, dass von den Oesophagealtaschen fast nichts mehr zu sehen war. Im Gegensatz dazu legte sich bei einem andern Tier die Pharyngealdrüse sozusagen nur an den Hinterrand der Oesophagealtasche, welche letztere somit fast ganz in Erscheinung trat.

Der Pharynx mit dem anschliessenden Oesophagusstück wird zum

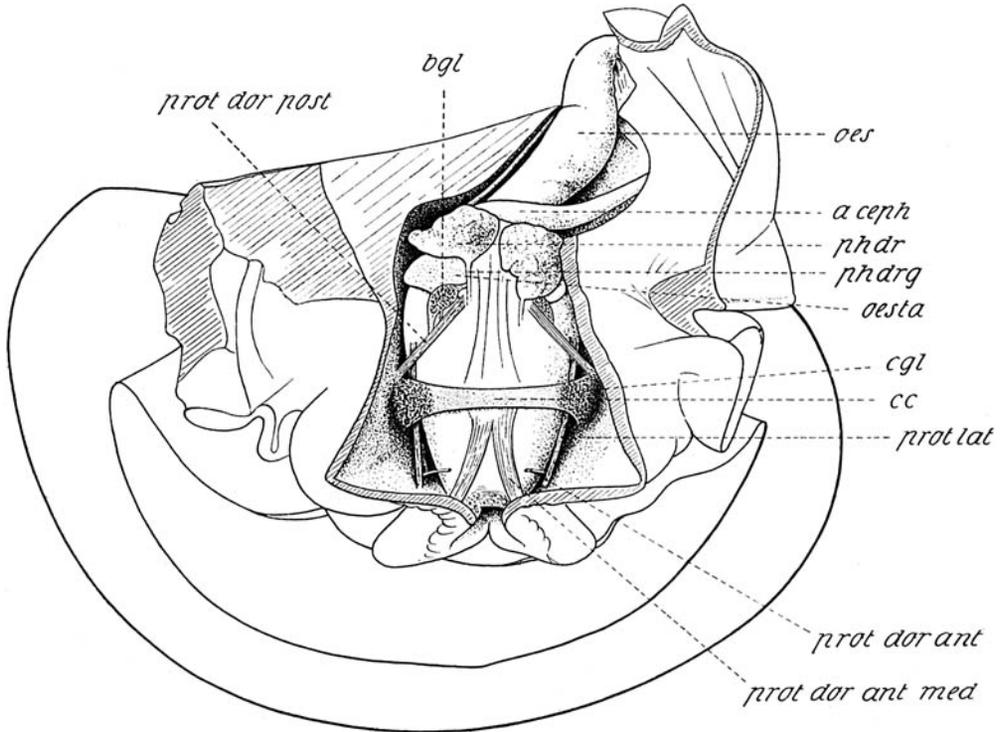


Fig. 3. Pharynx und Oesophagus bei eröffneter Kopfhöhle. *a ceph* Arteria cephalica, *bgl* Buccalgangl., *cc* Cerebralcomm., *cgl* Cerebralgangl., *oes* Oesophagus, *oesta* Oesophagealtasche, *phdr* Pharyngealdrüse (Speicheldrüse), *phdrg* Pharyngealdrüsengang, *prot dor ant* Protractor dorsalis anterior, *prot dor ant med* Protr. dorsalis antero-medialis, *prot dor post* Protr. dorsalis posterior, *prot lat* Protr. lateralis. 4:1.

Zwecke des Studiums seines Baues herauspräpariert. Das geschieht, indem man zunächst die Cerebralcommissur (Fig. 3, *cc*) quer halbiert und nach links und rechts umlegt, dann den Pharynx im Gebiet der Mundöffnung von der Schnauze abtrennt und die ihn mit der Körperwand verbindenden Muskeln durchschneidet. Beim Herausheben ist schliesslich noch mit den Buccalconnectiven und mit der Verbindung mittelst der Arteria cephalica, speziell der Arteria pedalis zu rechnen. Bezüglich dieses letzteren Punktes verweise ich auf die Tafelfigur 54 von AMAUDRUT (1898).

## A. PHARYNX.

Dieser stark muskulöse Abschnitt des Verdauungstractus zeigt einen äusserst komplizierten Bau, der natürlich durch seine hauptsächlich mechanische Funktion bedingt ist. Wesentliche Teile des Pharynx sind nämlich die Kiefer und der Zungenapparat, welch letzterem eine kräftige und weitgehend modifizierte Muskulatur und eine Stützeinrichtung zukommt.

## a. Muskulatur.

Die gesamte Pharynxmuskulatur setzt sich zusammen aus den vom Pharynx an die Wände der Leibeshöhle abgehenden und aus den die muskulösen Pharyngealwände selbst darstellenden Muskeln.

## a) Muskeln vom Pharynx an die Wände der Leibeshöhle.

Diesem kommt die Aufgabe zu, den Pharynx, z. T. auch bloss den Zungenapparat zu bewegen.

Von der **dorsalen** und **lateralen** Fläche des Pharynx (Fig. 3 u. 4) gehen folgende direkt oder schräg nach vorn ziehende Muskeln, die somit als Protractoren zu bezeichnen sind, ab:

Unmittelbar neben der Medianlinie, etwa da, wo die Cerebralcommissur den Pharynx traversiert, hat jederseits ein ziemlich breiter, aber dünner Muskel, den ich den *Protractor dorsalis antero-medialis* (*prot dor ant med*) nenne, seinen Ursprung. Die beiden Muskeln verlaufen direkt nach vorn und fixieren sich, die Enden nebeneinander, im Bereich der Lippen. Figur 4 zeigt sie in ihrer natürlichen Lage, während sie in Figur 3 auseinandergezogen sind.

Neben dem Buccalganglion, einwärts von ihm, ist die Abgangsstelle eines bandförmigen Muskels, mit dem sich nach vorn feine Fasern verbinden, die lateral vom Buccalganglion kommen. Der Muskel ist als *Protractor dorsalis posterior* (Fig. 3 u. 4, *prot dor post*) zu bezeichnen. Der linke und der rechte Muskel divergieren miteinander. Der *Protractor dorsalis posterior* reicht nicht bis vorn; in der Nähe der Cerebralcommissur (Fig. 3, *cc*) heftet er sich an der Decke der Kopfhöhle fest.

Als *Protractores laterales* (Fig. 3 u. 4, *prot lat*) können die beiden der lateralen Fläche des Pharynx zugehörigen, langen, ebenfalls bandförmigen Muskeln betrachtet werden. Und zwar hat man, der Lage ihrer Abgangsstelle an der hinteren Pharynxhälfte entsprechend — die Distanz ist nicht gross —, einen *Protractor lateralis anterior* (Fig. 4, *prot lat ant*) und einen *Protractor lateralis posterior* (Fig. 4, *prot lat post*) zu unterscheiden.

Zu erwähnen sind noch die von der vorderen dorsalen Partie des Pharynx jederseits abgegebenen, kurzen Muskeln, die sich in der Nähe der Insertionsstellen der ebengenannten Protractores laterales an der Leibeshöhle fixieren und zwar drei davon zwischen diesen. Da der Ansatz eines jeden dieser kurzen Muskeln etwas weiter nach vorn liegt als der Abgang vom Pharynx, so sind sie ebenfalls als Protractoren zu betrachten und können Protractores dorsales anteriores (*prot dor ant*) genannt werden. Ihrer Lage zufolge können in Figur 3 nicht alle zur Darstellung kommen; es ist hier bloss einer eingetragen.

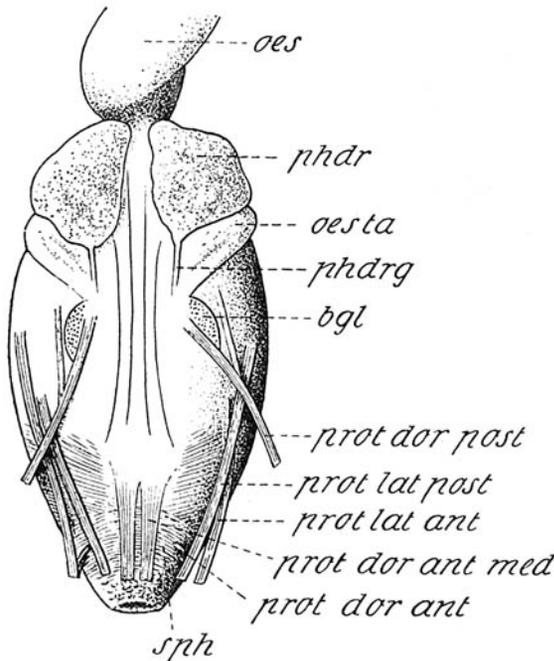


Fig. 4. Pharynx isoliert. Dorsalansicht. *bgl* Buccalgangl., *oes* Oesophagus, *oesta* Oesophagealtasche, *phdr* Pharyngealdrüse (Speicheldrüse), *phdrg* Pharyngealdrüsengang, *prot dor ant* Protractor dorsalis anterior, *prot dor ant med* Protr. dorsalis antero-medialis, *prot dor post* Protr. dorsalis posterior, *prot lat ant* Protr. lateralis anterior, *prot lat post* Protr. lateralis posterior, *sph* Sphincter. 6: 1.

bezeichnet werden. Nach vorn zu nimmt der auf seinem ganzen Verlauf dünne Muskel allmählich an Breite zu. Dabei lockert er sich gegen das Insertionsende etwas auf, so dass hier zuweilen mehr oder weniger deutlich einzelne, meist aber noch zusammenhängende Stränge wahrzunehmen sind. Der Ursprung des Protractor ventralis posterior ist ebenfalls breiter, als der Muskel unmittelbar nach dem Verlassen des Pharynx ist. Der Zusammenhang mit dem Pharynx ist in Figur 5 nicht zu sehen, da er von einer dünnen, kragenartig über das hintere Pharynxende und damit über den oberen Teil der Radulascheide gelegten Muskelhaut verdeckt wird. Der Muskel besteht aus Bündeln, die zur Hauptsache von dem medialen, z. T. auch vom lateralen Muskel der hinteren unteren Partie der Pharynxwand

tores dorsales anteriores (*prot dor ant*) genannt werden. Ihrer Lage zufolge können in Figur 3 nicht alle zur Darstellung kommen; es ist hier bloss einer eingetragen.

Die **ventrale** Pharynxfläche entsendet drei paarige Muskeln an die Leibeshöhle:

Der im hinteren Teil abgehende Muskel übertrifft an Länge die übrigen Pharynxmuskeln; denn selbst die beiden langen Protractores laterales stehen ihm etwas nach. Der Muskel zieht direkt nach vorn und inseriert hier an der vorderen ventralen Partie der Wand der Kopfhöhle, in nächster Nähe der Mundöffnung. Er mag als Protractor ventralis posterior (Fig. 5, *prot vent post*)

abgehen. Der Protractor ventralis posterior verläuft annähernd parallel zur Medianlinie.

Von der vorderen Partie der ventralen Pharynxfläche zieht jederseits ein im Gegensatz zum vorhin genannten, langen und dünnen, bandförmigen Protractor ventralis posterior ein kurzer und dicker zylindrischer Muskel an die Wand der Kopfhöhle, wo er unmittelbar vor dem Cerebro-pedalconnectiv inseriert. Die Insertionsstelle kommt etwas mehr nach vorn zu liegen als die Ursprungsstelle. Ich nenne den Muskel Protractor ventralis anterior (Fig. 5, *prot vent ant*). Charakteristisch für ihn ist, dass an der Stelle, wo er den Pharynx verlässt, das Cerebro-buccalconnectiv (Fig. 5, *cbc*) in die Pharynxwand eintritt (s. Kap. VIII). In der von AMAUDRUT (1898) gegebenen Zeichnung des Pharynx in der Ventralansicht (Taf. 7, Fig. 54, „*A. insularium*“) ist dieser Muskel nicht eingetragen. Da er *A. gigas* so gut wie *P. cinerea* zukommt, ist viel eher anzunehmen, AMAUDRUT habe ihn übersehen, als dass er *A. insularum* fehle. Trotzdem er ziemlich dick ist, kann er dem Auge doch entgehen, wenn er beim Herauspräparieren des Pharynx zufällig an seinem Abgang von diesem reisst.

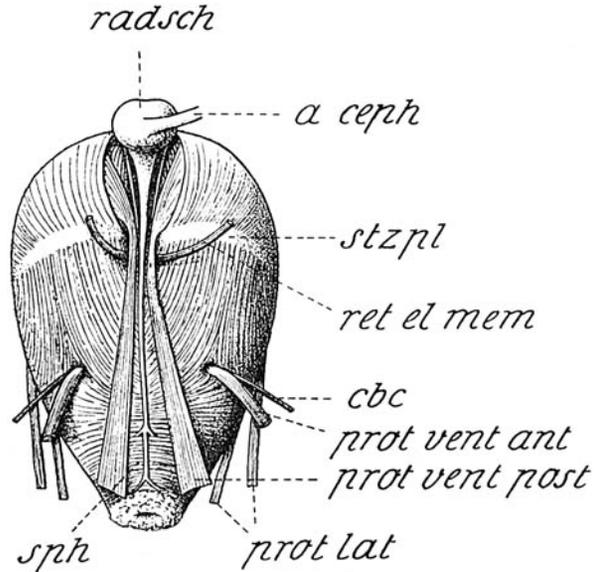


Fig. 5. Pharynx isoliert. Ventralansicht. *a ceph* Arteria cephalica, *cbc* Cerebro-buccalconnectiv, *prot lat* Protractores laterales, *prot vent ant* Protractor ventralis anterior, *prot vent post* Protr. ventralis posterior, *radsch* Radulascheide, *ret el mem* Retractor der elast. Membr., *sph* Sphincter, *stzpl* Stützplatte des Zungenapparates. 6: 1.

Der dritte paarige Muskel der Ventralfläche tritt direkt neben der Medianlinie, annähernd in der Mitte der Fläche, aus dem Pharynx heraus und heftet sich vor der hinteren, unechten Querverbindung der basalen zusammengesetzten Zentren, dem Pleuro-subintestinalconnectiv (s. Kap. VIII) am Boden der vorderen Körperhöhle fest. Nach AMAUDRUT (1898) befindet sich die Insertion dieses Muskels bei *A. insularum* erheblich weiter hinten (Taf. 7, Fig. 54), als ich sie für *P. cinerea* und *A. gigas* festgestellt habe. Eine Nachprüfung des AMAUDRUTSchen Befundes müsste zeigen, ob tatsächlich ein solcher Unterschied vorliegt. Ich bezeichne den Muskel nach AMAUDRUT (1898, p. 112—113) als Retractor der elastischen Membran (Fig. 5, *ret el mem*); denn er kommt von der über dem Subradularwulst befindlichen

Membran. Über den Verlauf des Anfangsstückes innerhalb der Wand des Pharynx s. unter  $\beta$ ), pag. 342.

$\beta$ ) *Muskeln der Pharynxwand selber.*

Die stärkste Ausbildung zeigt die Muskulatur der Pharyngealwand im Bereich der Radula, d. h. also in der ventralen und lateralen Partie. Sie ist derart entwickelt, dass dadurch die Bulbusform des Pharynx zustande kommt.

Im Hinblick auf die ektodermale Herkunft des Pharynx muss die seine Wand darstellende komplizierte Muskulatur auf die viel einfachere, in zwei Schichten angeordnete Muskulatur der Kopfwand zurückzuführen sein. Die äussere Ring- und die innere Längsmuskelschicht dieser letzteren müssen natürlich infolge des Einstülpungsprozesses in der Pharynxwand die umgekehrte Reihenfolge aufweisen. Durch ihre spezifische Ausbildung und ihre Beziehungen zu den Adnexen des Pharynx und zum Oesophagus hat die Pharynxmuskulatur in einzelnen Partien eine solche Veränderung im Verlauf der Muskelbündel erfahren, dass die beiden ursprünglichen Lagen, die Längs- und die Ringmuskelschicht, sich nicht mehr leicht erkennen lassen.

AMAUDRUT (1898) versucht mit Geschick die kompliziert angeordnete Pharyngealwandmuskulatur der *Gastropoden* auf die zwei genannten Schichten zurückzuführen, wobei er *A. insularum* ziemlich eingehend in seine vergleichend-anatomische Betrachtung miteinbezieht. So einfach sind aber die Verhältnisse bei *P. cinerea* und *A. gigas* nicht, wie sie AMAUDRUT für die von ihm untersuchte *A. insularum* in den beiden Tafelfiguren 54 (Taf. 7) und 68 (Taf. 9) darstellt. Aus der auffallend grossen Übereinstimmung in der Pharynxmuskulatur zwischen *P. cinerea* und *A. gigas* glaube ich auf ein annähernd gleiches Verhalten von *A. insularum* schliessen zu dürfen. Die genannten Abbildungen von AMAUDRUT geben jedenfalls die Verhältnisse im Sinne der theoretischen Deutung stark schematisiert wieder, vor allem was den vorderen Teil des Pharynx betrifft. Hier ist grösstenteils bis zuvorderst Längsmuskulatur eingezeichnet, während ich bei *P. cinerea* und *A. gigas* konstant den in den Figuren 4 und 5 dargestellten Muskelbündelverlauf gefunden habe. Die in der Nähe der Mundöffnung ausgesprochen zirkulär angeordneten Bündel (Fig. 4 u. 5, *sph*) sind ohne Zweifel der Ringmuskelschicht zuzuweisen und entsprechen dem von AMAUDRUT (1897) schon in einer früheren, kurzen Publikation über den Bulbus der Mollusken erwähnten *Sphincter* (p. 243).

In der ventralen und unteren lateralen Fläche des Pharynx, im Gebiet seiner grössten Dicke, kommt z. T. die *Stützeinrichtung* des Zungenapparates zum Vorschein. Die histologische Bezeichnung Zungenknorpel hat sich nicht sehr zutreffend erwiesen, weshalb ich wie E. SCHNEIDER (1920) von *Stützplatten* des Zungenapparates rede.

Der innigen Beziehungen wegen, die zwischen der Muskulatur und den Stützplatten der Zunge bestehen, lasse ich den Ausführungen über die Muskeln einige die **Stützplatten** betreffenden Angaben vorausgehen:

Was man schon am unpräparierten Pharynx von der Stützeinrichtung sehen kann, ist der hintere untere und laterale Rand der grossen, der Radula ein festes Widerlager bietenden Stützplatten (Fig. 5, *stzpl*). Figur 5 zeigt deutlich die von vorn und von hinten auf diesen Rand zukommenden und an ihm sich anheftenden Muskeln. Die Radulastützplatten sind so angeordnet, dass ihre Längsachse von dem genannten Rand nach vorn oben gerichtet ist. In ihrer vorderen medialen Partie liegen die Stützplatten übereinander. Hier ist die Stützplatte dünn und nach dem medialen Rand scharf auslaufend, während sie in ihrer lateralen Partie äusserst kräftig ist. Diese weist dorsal sozusagen in ihrer ganzen Länge eine gratartige Erhebung auf. So kommt dann durch die beiden Platten zusammen eine median gelegene, weite Rinne zustande, welcher der mittlere, zahntragende Teil der Radula eingepasst ist. Nach AMAUDRUTS vergleichend-anatomischen Ausführungen ist diese paarige Stützplatte als das Verschmelzungsprodukt des vorderen („cartilage antérieur“) und des unteren lateralen Knorpels („cartilage latéral inférieur“) zu betrachten. Der von AMAUDRUT (1898) für *A. insularum* angegebene und in seiner Textfigur 37 eingezeichnete hintere Knorpel („cartilage postérieur“) kommt weder *P. cinerea* noch *A. gigas* zu, keinesfalls wenigstens in der Form eines selbständigen Teils des Stützapparates. Ob er gänzlich verschwunden oder aber mit der grossen, bis an die Oberfläche des Pharynx reichenden Stützplatte verschmolzen ist, kann ich hier nicht entscheiden. Der sog. „cartilage latéral supérieur“ hingegen ist bei *P. cinerea* und *A. gigas* vorhanden. Diese Stützplatte ist ebenfalls paarig und legt sich vorn der grossen Stützplatte, speziell der vorderen Partie ihrer lateralen Erhebung an. Im Gegensatz zu jener grossen nenne ich sie die kleine Stützplatte. Der Stützapparat der beiden von mir untersuchten Formen setzt sich also aus vier Stützplatten zusammen, die symmetrisch angeordnet sind.

Und nun die an den Stützplatten ansetzenden Muskeln:

Bei der Besprechung des Protractor ventralis posterior ist gesagt worden, dass seine Abgangsstelle von einer kragenartig über das Hinterende und den oberen Teil der Radulascheide gelegten muskulösen Haut verdeckt ist. Diese ist hinten an der in der ventralen und lateralen Fläche des Pharynx sichtbaren Randpartie der grossen Radulastützplatten fixiert. Sie wird davon losgetrennt und nach hinten oben umgeschlagen, wobei sich zeigt, dass auch der andere Rand der Muskelhaut, der mit der Buccalcommissur zusammen in dem von der Radulascheide und dem Oesophagus gebildeten Winkel liegt, frei ist. Beiläufig erwähne ich zwei paarige, an der Hinterfläche der Radulascheide angeheftete, bandförmige, schmale Muskeln. Der eine hat seinen Ursprung medial vom Buccalganglion, beim Abgang der Oesophagealtasche

und zieht über die Buccalcommissur hinweg an die Scheide. Der andere, erheblich kürzere, kommt von dem lateralen der beiden nun zu besprechenden massigen, hinten an den aussen sichtbaren Stützplattenrand tretenden Muskeln und fixiert sich in unmittelbarer Nähe des längeren Muskels an der Radulascheide (Fig. 5 u. 6).

Nach dem Abtrennen und Umlegen jenes dünnen, muskulösen Kragens der Radulascheide lassen sich in der hinteren ventralen Pharynxfläche jederseits die zwei soeben angedeuteten voluminösen Muskeln unterscheiden, von denen der mediale (Fig. 6, *tens sup med*) den kräftigeren lateralen in dessen einwärts liegenden, an die Stützplatte ansetzenden Partie überlagert. Sie

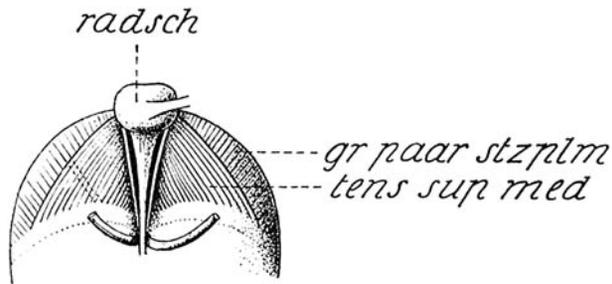


Fig. 6. Hintere ventrale Partie des Pharynx. *gr paar stzplm* grosser paariger Stützplattenmuskel, *radsch* Radulascheide, *tens sup med* Tensor superior medialis. 6: 1.

laufen hier so auf den Rand der Stützplatte zu, dass die Bündel des einen Muskels die des andern kreuzen (Fig. 6). Der mediale Muskel (Fig. 6, *tens sup med*) steht in Verbindung mit der Radulascheide (Fig. 6, *radsch*). Löst man den linken und rechten Muskel von dem Stützplattenrand los, so kann jene in die Richtung der Längsachse zurückgelegt werden, und die beiden Muskeln treten in ihrer ganzen Ausdehnung und ihrem Zusammenhang mit der Radulascheide zu Gesicht. Die Bündel ziehen vom Rand der Stützplatte nach oben vorn an die ventrale Fläche der Radulascheide und an die elastische Membran, und zwar treffen die inneren des linken und rechten Muskels bei der Insertion in der Medianlinie zusammen, so dass die Insertionsfläche der sonst selbständigen Muskeln eine einheitliche ist. Der eben beschriebene, paarige Muskel entspricht dem von AMAUDRUT (1898) als *Tensor superior medialis* bezeichneten, welche Benennung ich übernehme. Nun kann auch der laterale Muskel, nachdem der ihn z. T. bedeckende mediale von dem nach aussen freien Rand der grossen Stützplatte abgetrennt ist, hievon losgelöst werden. Zum Unterschied von diesem erstreckt sich der Zusammenhang des lateralen Muskels mit der grossen Stützplatte auf deren ganzen nach aussen freien Rand und zudem noch auf die hintere Hälfte der medialen Randpartie der Platte. Die Lage und Form des lateralen Muskels lässt sich am besten erkennen, wenn der Muskel dorsal freigelegt ist, so dass er nach vorn umgeschlagen werden kann. Zu diesem Zwecke führt man einen medianen Längsschnitt durch die Decke des Pharynx, legt die beiden Hälften

nach den Seiten um und entfernt die Kiefer und die Radula. Hierauf trennt man jederseits die von der dorsalen Fläche der Radulascheide fast quer, etwas nach vorn über den lateralen Muskel ziehenden Muskelbündel von ihrer Anheftungsstelle am obersten Punkt des aussen sichtbaren Randes der grossen Stützplatte ab. Nun ist der laterale Muskel freigelegt. Löst man noch seinen Zusammenhang mit der medialen Randpartie der grossen Platte, so kann man den ganzen Muskel nach vorn umlegen. Dabei sieht man seine Verbindung mit der kleinen Stützplatte, ausserdem, wie er kappenartig über die dorsale Fläche der grossen Stützplatte mit der gratartigen Erhebung gelegt ist. Die von der medialen Randpartie abgehenden Bündel bilden bloss eine dünne Muskelhaut; die Hauptmasse des kräftigen Muskels wird somit durch diejenigen Bündel repräsentiert, die von dem an die Aussenfläche des Pharynx reichenden Teil der grossen Stützplatte kommen. Ihr Ansatzgebiet ist wegen der Massigkeit nicht ein lineares, sondern ein flächenhaftes wie beim Tensor superior medialis. Der laterale Muskel verbindet nach dem Gesagten die grosse Stützplatte mit der kleinen der gleichen Seite. Er ist darum ein paariger Stützplattenmuskel und, wie wir noch sehen werden, weitaus der grösste, weshalb ich ihn den grossen paarigen Stützplattenmuskel (Fig. 6, *gr paar stzplm*) nenne. Einige Bündel dieses Muskels fixieren sich in der Nähe des vorderen Endes der Tensoren.

Sind die beiden grossen Stützplattenmuskeln nach vorn umgeschlagen, so lassen sich die grossen Stützplatten leicht auseinander heben, vor allem nach der Seite, und man sieht den gesamten Stützapparat in seinen Zusammenhängen.

Von der vorderen medialen Partie der grossen Platte, und zwar von ihrer Ventralfläche, zieht ein dünner Muskel von der Form eines ziemlich breiten Bandes zur Innenfläche der kleinen Platte. Es ist dies der zweite, nämlich der vordere paarige Stützplattenmuskel.

Die linke und rechte grosse Stützplatte sind durch einen sehr breiten und kräftigen, ventralliegenden Quermuskel miteinander verbunden, durch den transversalen Stützplattenmuskel. Seine Bündel befestigen sich an dem unteren lateralen Teil der Platte, und zwar werden sie unmittelbar vor ihrer Insertion durch einen unten am seitlichen Stützplattenrand vorhandenen, längsziehenden, flachen Muskel in zwei Gruppen geteilt, in eine obere grosse und eine untere kleine. Die über dem trennenden Muskel befindlichen, den Grossteil des Transversalmuskels ausmachenden Bündel heften sich lateral in einer der dorsalen Erhebung entsprechenden Längsvertiefung an. Der Muskel ist vorn in der Mitte an einem Punkt mit der die beiden kleinen Stützplatten verbindenden, über dem Subradularwulst befindlichen Membran verwachsen. Durchschneidet man den Transversalmuskel mediansagittal und legt die Hälften nach den Seiten um, so tritt jederseits ein bandförmiger Muskel in Erscheinung, der von der hinteren,

medialen Ecke der grossen Stützplatte zu jener Membran führt. Er heisst nach AMAUDRUT *Tensor inferior*.

Da nun auch das in der Pharynxwand verlaufende Anfangsstück des Retractors der elastischen Membran freiliegt, so mag es an dieser Stelle beiläufig kurz beschrieben werden:

Der Zusammenhang mit der elastischen Membran liegt in unmittelbarer Nähe desjenigen des *Tensor inferior*, einwärts von diesem und ganz wenig weiter hinten. So verläuft denn der Retractor medial vom *Tensor* und zwar bis zum Austritt aus dem Pharynx neben der Arterie, die, von der Ventralfläche der Rädulascheide kommend, auf ihrem Wege zum Subradularwulst das Lumen vergrössert und schliesslich in diesem in Sinuse übergeht. Beim Verlassen der Pharyngealwand sind also, da hier die erwähnte Arterie noch schmal ist, der rechte und linke Retractor einander sehr genähert. Jeder ist an dieser Stelle auf eine kurze Strecke eng mit dem Gefäss verbunden.

Verfolgen wir nun die Muskelzüge, die vorn am aussen sichtbaren Rand der grossen Stützplatte inserieren: Ventral verlaufen die oberflächlich liegenden Bündel jederseits einwärts nach vorn, wobei sich die der einen Seite mit denen der andern in der Medianlinie oder in ihrer Nähe kreuzen (Fig. 5). Infolge dieses Verlaufes sind sie vorn nicht scharf gegen den Sphincter abgegrenzt. Hinten lateral hingegen heben sie sich deutlich von der Umgebung ab, was mit dem Austritt des dicken *Protractor ventralis anterior* zusammenhängt. Die genannten Bündel stellen eine flache ventrale Muskellage dar. Die lateral davon sichtbaren Bündel, die nach vorn und oben ausstrahlen in den Bereich der dorsalen Partie des Kiefers, gehören der Muskellage an, deren kräftiger medialer Teil von jenen einwärtsgerichteten Bündeln verdeckt ist. Ihre Bündel erstrecken sich auf den ganzen nach aussen freien Stützplattenrand. Trennt man die ventrale äussere Muskellage von der Stützplatte ab, so sieht man, dass die medialen Bündel der andern Lage nach vorn zur hinteren unteren Partie des Kiefers führen. Zwischen den beiden Muskellagen befinden sich, der Austrittsstelle des *Protractor ventralis anterior* zugehend, quere Muskelbündel. Auf die zweite der beiden am aussen freien Stützplattenrand befestigten Muskellage folgt die transversale Schicht, die vorn den Subradularwulst darstellt und ihre Bündel mit den lateralen der zweiten Lage zusammen nach oben schiebt. Auf diesen Muskelbündeln liegt der bereits genannte linke und rechte *Tensor inferior* und darüber der ebenfalls besprochene transversale Stützplattenmuskel. Nach AMAUDRUT (1898, Textfig. 38) repräsentiert die untere transversale Lage bei *A. insularum* wie die obere einen die Stützplatten verbindenden Transversalmuskel, so dass er einen oberen (*mlis*) und einen unteren (*mlii*) Muskel unterscheidet.

Im Gegensatz zu der äusserst muskulösen ventralen und lateralen Pharynxwand weist die Decke, abgesehen vom Anteil des Sphincters, eine schwach entwickelte Muskulatur auf.

## b. Buccalhöhle, Kiefer, Radula.

Die Buccal- oder Pharyngealhöhle ist vornehmlich durch die beiden Kiefer, die Radula und die Decke des Pharynx begrenzt. Die Kiefer trennen sie nach vorn von der sog. Mundhöhle, während die Radula den Hauptteil der ventralen Begrenzung, also den Boden darstellt, ausgenommen die vordere, abwärts gebogene, am Subradularhöcker anschließende Radulapartie. Die Buccalhöhle zerfällt nämlich in einen v o r und einen ü b e r dem Zungenwulst befindlichen Teil. Jenes vordere, nach unten gerichtete Stück der Reibplatte einschliesslich des entsprechenden Anteils ihrer Seitenplatten bildet demnach den Grossteil der hinteren Wand des ersten Buccalhöhlenabschnittes, dessen vordere und teilweise auch untere Wand durch die Kiefer repräsentiert wird. Unten greift dieser Abschnitt der Pharyngealhöhle ziemlich weit unter dem Subradularhöcker nach hinten, der somit frei in den Raum ragt. Das Vorkommen der bereits erwähnten Blut-sinuse im muskulösen Subradularhöcker lässt vermuten, dass beim Fressakt durch vermehrte Blutzufuhr Schwellungen stattfinden, die dabei neben der Funktion der Muskulatur eine gewisse Rolle spielen mögen. Die Erweiterungsfähigkeit des Subradularhöckers ergibt sich deutlich aus den zahlreichen, z. T. ziemlich tiefen Falten seiner Oberfläche. Eine solche Schwellfunktion schreibt E. SCHNEIDER (1920) auch dem Subradularhöcker von *Cyclophorus ceylanicus* zu, indem sie dabei ebenfalls auf die Bluträume, ausserdem noch auf die diesbezüglichen experimentellen Untersuchungen von BOUTAN (1885) an *Nassa reticulata* und auf seine Annahme für *Fissurella* hinweist. SCHNEIDER bringt sogar die Entstehung des Subradularhöckers in Zusammenhang mit den engen Beziehungen zu der Radula, während B. HALLER (1888—1893) den Subradularhöcker auf das Subradularorgan der *Chitoniden* zurückführt.

Von der Innenfläche der dorsalen Wand des Pharynx ragen zwei reichgefaltete Längswülste mit freien Enden in die Buccalhöhle, hauptsächlich in deren über der Radula befindlichen Teil. Das vordere, breitere Ende eines jeden Deckenwulstes legt sich der oberen Partie der entsprechenden Kieferplatte an. Während hinten der Deckenwulst in seiner medialen Partie ebenfalls in ein freies Ende ausläuft, setzt er sich mit seiner lateralen Partie in die Oesophagealtasche seiner Seite fort. Die Einsenkung am Deckenwulst, die durch die Mündung des Oesophagealdrüsenganges charakterisiert ist, wird von AMAUDRUT (1898) als das Homologon der Buccaltasche der *Diotocardier* bezeichnet. Da im allgemeinen den *Monotocardiern* keine Buccaltaschen zukommen, zeigen die *Ampullariidae* in dieser Beziehung ein primitives Verhalten. Infolge des kontrahierten Zustandes des Alkoholmaterials sind die dorsalen Buccaltaschen oft schwer zu sehen und dies um so mehr, als es

nicht zur Ausbildung von typischen Taschen kommt, wie Untersuchungen an frischem Material (*A. gigas*) zeigen.

Die Kiefer werden durch zwei kräftige, dorsal miteinander verbundene Platten von annähernd dreieckiger Form dargestellt. Die der Buccalhöhle zugewendete Fläche zeigt eine dunkelgelbe bis gelbbraune Färbung. Die Platten sind der Wölbung der vorderen Partie der Radula entsprechend gebogen. Unten stehen sie voneinander ab. Der freie Vorderrand der Platte erfährt in seinem untern Abschnitt die stärkste Ausbildung. Während derjenige des rechten Kiefers hier scharf ausläuft und gezähnt ist, besitzt der des linken Kiefers dank der unten aussen angebrachten Verstärkung eine Art Rinne, welcher der gezähnte Rand der Gegenplatte einpasst. Aus dieser Beschaffenheit der Vorderränder geht deutlich die mechanische Funktion der Kiefer beim Fressakt hervor. Sehr schön habe ich bei *A. gigas* die Aufgabe der Kiefer am lebenden Tier studieren können. Wenn die *Ampullaria* nämlich ihre Nahrung, z. B. ein Salatblatt, an der Blattfläche statt am Blattrand anzupacken genötigt ist, so schiebt sie die Kiefer derart vor, dass sie deutlich zu sehen sind.

Die Radula besteht aus dem bezahnten Mittelstück, der eigentlichen Reibplatte, sowie aus den beiden Seitenplatten. Diese letzteren erstrecken sich natürlich nicht auf das in der Radulatasche befindliche Stück der Radula. Sie bedecken den Zungenwulst. Die Radula ist in ihrer vorderen Partie gelb, oft rötlichgelb gefärbt. Die Intensität der Färbung nimmt nach hinten ab, so dass der hinterste, jüngste, in der Scheide eingeschlossene Teil der Radula sozusagen farblos ist. In Anbetracht dessen, dass die Radula der *Ampullariidae* von TROSCHEL (1856—1893) genau untersucht worden ist und sie kein Speziesmerkmal bietet, sehe ich von einer eingehenden Beschreibung ab. Die Radula ist die typische Taenioglossenradula von der Formel: 2—1—R—1—2. Die Zahl der ausgebildeten Zahnreihen beträgt bei *P. cinerea* 30—35. Über die Radulascheide stülpt sich von hinten unten die Arteria cephalica. So ist also die ganze Scheide von Blut umspült.

Die Pharyngeal- oder Speicheldrüsen sind schon in den allgemeinen Ausführungen über den Vorderdarm kurz beschrieben worden.

## B. OESOPHAGUS.

Die Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus ist durch die sog. Oesophagealtaschen markiert. Ob diese Anhänge wirklich dem Oesophagus zuzurechnen sind, wie es der Bezeichnung nach geschieht, oder ob sie eventuell noch dem Pharynx angehören, ist nicht festgestellt. Für diese letztere Möglichkeit spricht vielleicht die Tatsache, dass die Taschen innen sich nach vorn fortsetzen und zwar lateral vom Deckenwulst. E. SCHNEIDER nennt die fraglichen Darmausstülpungen Schlundtaschen. In die linke und rechte Oeso-

phagealtasche tritt ein vom Oesophagus kommender Längswulst. Das in der Tasche befindliche Stück desselben steht in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem entsprechenden Stück des Deckenwulstes. Mit andern Worten heisst das, dass in die Ausstülpung der Darmwand auch die Längsfalte miteinbezogen worden ist. Schwerer noch ist der dorsale Übergang der beiden Darmabschnitte genau zu bestimmen; denn was E. SCHNEIDER (1920) von *Cyclophorus ceylanicus* sagt, trifft auch für *P. cinerea* und *A. gigas* zu:

„Schneidet man Pharynx und Oesophagus längs auf, so sieht man, dass makroskopisch eine Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist. An der Decke des Pharynx könnte als Anfang des Oesophagus der Mittelstreifen angesehen werden, der zu beiden Seiten von den dicken, in die Buccalhöhle vorspringenden Bindegewebspolstern (Textfig. 8, *dr cp*) begrenzt wird, die äusserlich als helle Linien sichtbar waren“ (p. 40).

Was hier als Bindegewebspolster bezeichnet wird, sind die Deckenwülste der Buccalhöhle. Die ventrale Abgrenzung des Oesophagus gegen den Pharynx hingegen ist deutlich ausgesprochen, indem hier der Oesophagus mit einem hinten quer über die Radula, genauer über die ihr aufliegende, vorwärtsgerichtete, zugespitzte Klappe ziehenden Wulst beginnt, der sich jederseits nach vorn fortsetzt. Dadurch wird das Lumen des Oesophagus von dem der Radulascheide getrennt. Auf das kurze, dünne Anfangsstück des Oesophagus folgt unvermittelt eine starke Erweiterung des Lumens. Allmählich nimmt dann der Durchmesser wieder ab, so dass das Hauptstück des Oesophagus wesentlich dünner ist als jene Anschwellung, die AMAUDRUT (1898) als „Jabot“ bezeichnet. Auf die Drehung, die der Oesophagus erfahren hat, komme ich im histologischen Teil zu sprechen. Der Oesophagus befindet sich z. T. in der vorderen, z. T. in der hinteren Leibeshöhle. Er durchbricht also die die beiden Räume voneinander scheidende Wand.

## 2. MITTELDARM.

### A. MAGEN UND MITTELDARMDRÜSE.

Der Magen ist der am meisten erweiterte Abschnitt des Darmtractus. Ausser dem Pharynx zeigt er auch die stärkste muskulöse Entwicklung, ganz besonders im Magenfundus. Der Magen ist derart von der Mitteldarmdrüse umgeben, dass nur seine obere Fläche zu sehen ist. Präpariert man behutsam die Mitteldarmdrüse weg, so findet man auf der der freien Magenfläche entgegengesetzten Seite den eigentlichen Zusammenhang der Drüse mit dem Magen. Wir sehen zwei einander genäherte Mündungen (Fig. 7, *midrmdg*). Näheres über den Bau des Magens kommt an Hand von Querschnitten im zweiten Teil zur Darstellung.

Die Mitteldarmdrüse ist ein überaus voluminöses Organ. Beim weiblichen Tier bildet sie sozusagen die ganze Eingeweidespirale, beim männ-

lichen hingegen kann, wie in Kapitel VII, A gezeigt wird, auch die Hodenmasse stark an deren Zusammensetzung beteiligt sein. Die Mitteldarmdrüse als Leber zu bezeichnen, ist nicht zutreffend, was aus verschiedenen Arbeiten, z. B. von BARFURTH (1883) und BIEDERMANN & MORITZ (1899) deutlich hervorgeht. Das drüsige Organ hebt sich durch seine graubraune Färbung scharf von der Umgebung ab. Bezüglich der Beziehungen zur Gonade und zum Anfangsstück des Genitalweges verweise ich auf Kapitel VII, A u. B.

### B. DÜNNDARM.

Der Dünndarm besitzt eine grosse Länge, was natürlich mit der phytophagen Ernährungsweise des Tieres zusammenhängt. Infolge seiner Länge

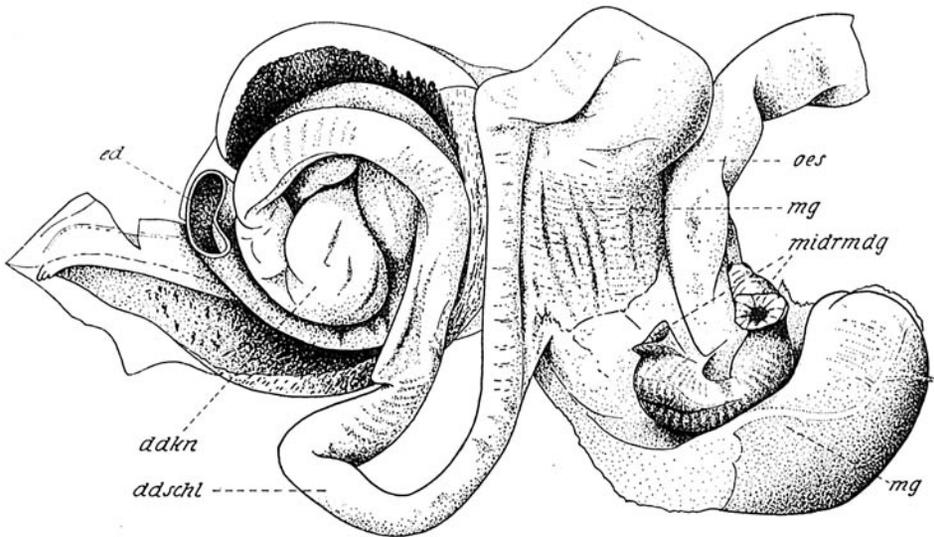


Fig. 7. Magen und Dünndarm. *ddkn* Dünndarmknäuel, *ddschl* Dünndarmschlinge, *ed* Enddarm. *mg* Magen, *midrmdg* Mündung d. Mitteldarmdrüse, *oes* Oesophagus. 4: 1.

zeigt er einen ziemlich komplizierten Verlauf. Das vom Magen (Fig. 7, *mg*) abgehende Stück führt genau dem Rand des Hinterlappens der Niere entlang bis dahin, wo dieser eingeschnitten ist. Hier verschwindet der Dünndarm unter der Niere und bildet unmittelbar darauf eine Schlinge (Fig. 7, *ddschl*). Nach einem kurzen Stück mehr oder weniger gestreckten Verlaufes folgt der ebenfalls vom Hinterlappen bedeckte Dünndarmknäuel (Fig. 7, *ddkn*). Dieser, wie auch jene einfache Schlinge liegen auf der der Innenseite des Hinterlappens zugewendeten Fläche der Mitteldarmdrüse.

### 3. ENDDARM.

Er beginnt da, wo das vom Darmknäuel abgehende Stück in dem Einschnitt des Hinterlappens der Niere zum Vorschein kommt. Da er vollständig

gestreckt verläuft, kann er zutreffend als Rectum bezeichnet werden. Dieses zieht sich dann der rechten Körperseite entlang und zwar auf seiner ganzen Strecke in Begleitung des Endabschnittes des Geschlechtsweges (s. Kap. VII, A u. B). Der Enddarm läuft rechts vorn an der Innenfläche der Mantelfalte in ein kurzes freies Darmstück aus (Fig. 17, 18, 19 u. 27, *ed fr*), an dem vorn die Afteröffnung (*aft*) sich befindet.

#### IV. ZIRKULATIONSSYSTEM.

Da ich an dem harten Alkoholmaterial der Spezies *P. cinerea* keine Blutgefäßinjektionen mit Erfolg durchführen konnte, bin ich nicht in der Lage, das Zirkulationssystem in allen seinen Zusammenhängen darstellen zu können. Am ehesten wäre die Beschreibung des Arteriensystems möglich. Da ich aber auf keinen Fall eine ausführlichere Darstellung, vor allem was das Venensystem anbetrifft, geben könnte, als es bereits von BOUVIER, JOURDAIN, SABATIER u. a. geschehen ist, so sehe ich von einer Beschreibung des Zirkulationssystems der ceylonesischen Ampullariiden-Spezies ab. Die dadurch entstehende Lücke in der anatomischen Studie über diese Form soll durch eine später erscheinende Publikation über das Blutgefäßsystem der *A. gigas* Spix, welche mit *P. cinerea* grosse Übereinstimmung zeigt, ausgefüllt werden.

#### V. RESPIRATIONSSYSTEM.

##### LITERATUR.

Ihrer Eigenschaft zufolge, nicht nur im Wasser, sondern auch längere Zeit ausserhalb desselben leben zu können, haben die *Ampullariidae* frühe die Aufmerksamkeit mancher Forscher auf sich zu lenken vermocht. So war CALLIAUD nicht wenig erstaunt, von den in einer Kiste transportierten *Mollusken* aus dem Nil nach einer Reise von mehr als vier Monaten die *Ampullariidae* noch lebend zu finden (LAMARCK-DESHAYES, 1835—1845).

A. D'ORBIGNY (1835—1843) schreibt:

„... nous renfermâmes des Ampullaires vivantes dans une caisse, afin de nous assurer si elles vivraient encore à notre retour. Nous en emportâmes aussi dans notre voyage: ces dernières ne vécutent que huit mois; mais celles que nous avions laissées à Buenos-Ayres, vivaient encore après treize mois de séjour dans la caisse, et se développèrent, dès que nous les plaçâmes dans l'eau" (p. 364).

Das Ergebnis dieses Versuches konnte D'ORBIGNY, der den extremen Wechsel des natürlichen Milieu, dem die Tiere ausgesetzt sind, gekannt hatte, vom biologischen Gesichtspunkt aus nicht mehr so sehr überraschen. Die Fähigkeit der *Ampullariidae* zu solch einer amphibischen Lebensweise ist,

bevor genaue anatomische Untersuchungen vorgelegen haben, verschieden erklärt worden:

Nach DESHAYES besitzen die *Ampullariidae* ein durch Verdoppelung der Decke der Mantelhöhle entstandenes Wasserreservoir, dessen Inhalt während der Trockenperiode die Atmung ermöglichen soll. Im Gegensatz dazu hält GUILDING (1828) die *Ampullariidae* für ausschliessliche Luftatmer, indem er auf die Tatsache hinweist, dass die im Wasser lebenden Tiere von Zeit zu Zeit zwecks Aufnahme von Luft an die Oberfläche kommen. QUOY & GAIMARD (1830—1834) aber nehmen, gestützt auf ihre Befunde an *A. celebensis*, einen doppelten Respirationsmodus an. Sie betrachten die über der Mantelhöhle befindliche Tasche wegen der zahlreichen Gefässverzweigungen als eine neben der Kieme vorhandene Lunge. In einer Fussnotiz bemerken die beiden Autoren:

„C'est sans doute à l'aide de cet organe que ces animaux peuvent vivre longtemps dans l'air, et supporter de longues traversées" (III. Bd., p. 164).

Ausser der respiratorischen Funktion schreiben QUOY & GAIMARD der Lungentasche wegen ihres zeitweiligen Luftgehaltes auch bei den im Wasser befindlichen Tieren noch eine weitere und zwar eine die Bewegung in diesem Medium unterstützende Aufgabe zu. Ausschliesslich in diesem letzteren Sinne hat BLAINVILLE (1822) schon die fragliche Mantelfaltentasche gedeutet. A. D'ORBIGNY (1835—1843), in Übereinstimmung mit QUOY & GAIMARD, spricht von zwei verschiedenen Respirationsmöglichkeiten. TROSCHEL (1845) hat dann zwecks Abklärung der Frage über die Respirationsverhältnisse einen Vertreter dieser biologisch interessanten Familie, *A. urceus* Müll., einer etwas eingehenderen anatomischen Untersuchung unterzogen, als es bis dahin durch die Autoren geschehen. Seine Befunde tun dar, dass es sich tatsächlich, wie QUOY & GAIMARD und A. D'ORBIGNY gesagt haben, um zwei verschiedene Atmungsorgane, um Kieme und Lunge, handelt. Das von diesem Autor als Klappe zum Verschluss der Lungenhöhle angesehene Organ ist das Osphradium (s. Kap. IX). Es ist das Verdienst von BOUVIER (1886, 1887a, 1887b, 1888b u. 1889), gezeigt zu haben, dass die *Ampullariidae* nur eine einzige Kieme besitzen, und dass diese eine, wiewohl sie so weit nach rechts liegt, ihrer Innervierung zufolge die linke ist. Das bis anhin von den meisten Autoren fälschlich als die linke, rudimentäre Kieme ausgegebene Organ bezeichnet BOUVIER als „fausse branchie", worunter das SPENGLSche Organ zu verstehen ist.

Speziell mit dem Respirationsorgan und zwar hauptsächlich mit dessen Blutzirkulation befassen sich die vor BOUVIERs Publikationen erschienenen Arbeiten von S. JOURDAIN (1879) und von A. SABATIER (1879). Beide Forscher begehen den Fehler, das an der Decke der Mantelhöhle befindliche und als Osphradium sich erweisende Organ als eine rudimentäre Kieme zu

betrachten. SABATIER'S Ausführungen gelten ausschliesslich den Zirkulationsverhältnissen des Atmungssystems, die eine umfassendere Darstellung erfahren als durch die Beschreibung von JOURDAIN, mit welcher sich SABATIER auseinandersetzt. Nach JOURDAIN fliesst das die Kieme und auch das gesamte die Lunge passierende Blut in das zwischen diesen beiden verschiedenen Respirationsapparaten verlaufende, in den Vorhof mündende Gefäss. Wohl ist auch nach SABATIER dieses Gefäss eine Vena efferens branchialis et pulmonalis, doch mit der Einschränkung, dass sie nur das Blut der Lungen- decke aufnimmt, während das Blut des Lungenbodens durch ein besonderes Gefäss dem Vorhof zugeführt wird. Dazu bemerkt SABATIER:

„C'est là une particularité remarquable de l'anatomic des Ampullaires, qui est en relation avec la double respiration de ces animaux et avec les alternatives de fonctionnement du double appareil respiratoire" (p. 1326).

SEMPER (1880) bezeichnet in seinem Buch über „Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere" (p. 233) die *Ampullarien* mit Hinsicht auf ihre Atmungsweise als echte Amphibien. Seine kurzen Ausführungen, den doppelten Respirationsapparat und dessen Funktion betreffend, sind von zwei Abbildungen (p. 234, Fig. 55, a u. b) begleitet. Figur b, die einen schrägen Schnitt durch *A. insularum d'Orb.* darstellt und im Lehrbuch von HESCHELER (1900), ferner auch in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Bd. III von SIMROTH (1896—1907) Eingang gefunden hat, zeigt die Gliederung der Pallialhöhle in Lungen- und Kiemenhöhle. Die angeblich linke Kieme ist das Osphradium.

In der Publikation über die „Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères" gibt PELSENEER (1896, p. 379) eine tabellarische Zusammenstellung der verschiedenen Fälle von Luftatmung bei *Prosobranchiern* und von Wasseratmung bei *Pulmonaten*, in der auch „*Ampullaria*" aufgeführt ist, ohne jedoch in der Arbeit selber behandelt zu werden (s. Fussnotiz p. 364). Für *Ampullaria* finden wir: „Respiration aérienne — par un poumon équivalent à la partie gauche de la cavité palléale."

An dieser Stelle mögen auch die Autoren genannt werden, deren Ausführungen ihre an *Ampullariidae* gemachten Beobachtungen über die äusseren Vorgänge des Atmungsprozesses wiedergeben: SAULCY (1851), CAZENAVETTE (1852), BAVAY (1875), FISCHER & BOUVIER (1890) und RAMANAN (1903). Die Publikation von RAMANAN registriert ausserdem auch noch Beobachtungen über die Fortbewegungsarten, die der Autor an im Aquarium gehaltenen und auch im Freien lebenden Vertretern der Spezies *A. globosa Swains.* (= *P. glob.*) gemacht hat. Er stellt drei Respirationsmodi fest: ausschliessliche Wasseratmung beim Aufenthalt im Wasser, ausschliessliche Luftatmung beim Aufenthalt auf dem Lande und endlich in rhythmischem Wechsel Wasser- und Luftatmung, wenn das Tier direkt unter der Wasseroberfläche sich befindet.

Mit der Anatomie des Respirationsapparates einer *Ampullaria* befasst sich W. ROTH (1905) in seiner vergleichend-anatomischen Skizze über die „Doppelatmer“. Den Ausführungen ist eine schematische Darstellung der Atmungsorgane beigegeben. Die Mitteilungen von BROOKS & MACGLONE (1906, 1907 u. 1908) stellen in groben Zügen an Hand einer Anzahl Zeichnungen von Mikrotomschnitten die Entwicklung der Lunge von *A. depressa* Say dar. Kieme, Lunge und Osphradium entstehen darnach sozusagen gleichzeitig. Die erste Anlage der Kieme und des Osphradiums ist je eine leistenartig vortretende Verdickung des Mantelepithels. Die zwischen diesen beiden gleichlaufenden Mantelleisten befindliche Furche repräsentiert die erste Anlage der Lunge. Das Osphradium wird mit Hinsicht auf diesen Anlagekomplex zu den Respirationsorganen gezählt. Dies ist aber, da der Begriff Respirationsorgan ein physiologischer und die Funktion des Osphradiums eine andere als die von Ctenidium und Lunge ist, unrichtig.

#### EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

Im Folgenden stelle ich meine Befunde an *P. cinerea* dar.

Das Respirationssystem, das dem Tiere den Aufenthalt im Wasser und in der Luft ermöglicht, setzt sich dementsprechend aus zwei verschiedenen Atmungsapparaten zusammen, aus einer Kieme und einer Lunge. Ihre benachbarte Lage zueinander am Dach der Mantelhöhle ist bedingt durch die Blutzirkulationsverhältnisse. Durch diese stehen Kieme und Lunge in einem indirekten Zusammenhang miteinander.

#### I. KIEME.

Das vordere Ende des Ctenidiums (Fig. 18 u. 27, *ct ve*) befindet sich medial von der freien Rectumpartie (*ed fr*), in einiger Entfernung von ihr und grenzt beim Männchen an den Kopulationsapparat (Fig. 18), beim Weibchen an das ihm homologe Organ (Fig. 27, s. auch Kap. VII, C). Von hier aus erstreckt sich die Kieme, ein Stück weit die Richtung des Enddarms und des Endabschnittes des Geschlechtsweges einhaltend, nach hinten, wo sie sich in einem Bogen nach der linken Körperseite wendet und im Bereich des Pericards endet (Fig. 8 u. 10, *ct, peric*). Dabei läuft ihr medialer Längsrand dem rechten und hinteren Lungenrand entlang, von diesem bloss durch ein zwischen Kieme und Lunge hinziehendes Gefäß getrennt. Die Lage und der Verlauf des Ctenidiums stehen in einem Abhängigkeitsverhältnis zu der Ausdehnung der Lunge nach rechts und hinten. Der Innervierung durch das Supraintestinalganglion zufolge entspricht die Kieme durchaus derjenigen der übrigen *Monotocardier* und dem linken Ctenidium der *Diotocardier*, so dass es sich also hier um eine Verlagerung nach der rechten Körperseite

handelt, die zweifelsohne als eine Folgeerscheinung der Ausbildung der geräumigen Lungentasche zu betrachten ist.

Im hinteren, bogenförmigen Abschnitt verjüngt sich die Kieme zusehends, so dass der Endteil zugespitzt ist. Auch der laterale Längsrand der Kieme ist von einem grossen Gefäss begleitet, an welches — in seinem hinteren Teil — der Vorderlappen der Niere sich anschliesst.

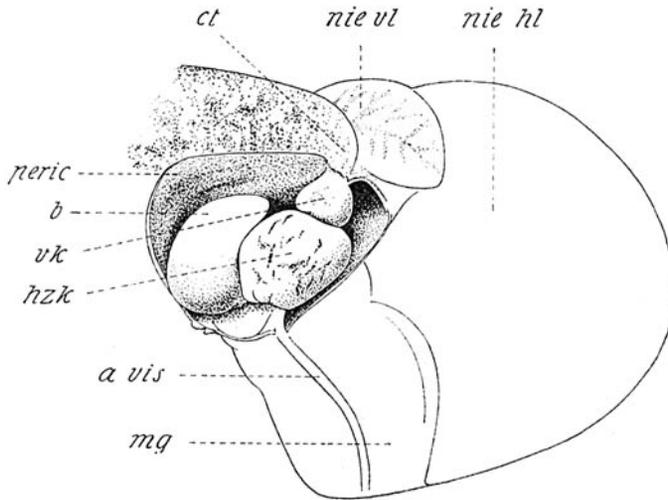


Fig. 8. Pericard und Umgebung. *a vis* Arteria visceralis, *b* Bulbus, *ct* Ctenidium, *hzk* Herzkammer, *mg* Magen, *nie hl* Hinterlappen d. Niere, *nie vl* Vorderlappen d. Niere, *vk* Vorkammer. 4: 1.

Die Kieme besteht aus zahlreichen, quer zu ihrer Länge gestellten, annähernd dreieckigen Lamellen, die, mit ihrer Basis an der Innenfläche der Mantelfalte fixiert, frei in die Mantelhöhle hineinragen. Der einwärts-schauende Rand der Kiemenblättchen zeigt eine leichte Konvexität, der nach aussen gerichtete ist schwach konkav. Die ausgebreiteten Lamellenflächen bieten sogar bei schwacher Lupenvergrösserung zuweilen ein deutliches, durch prall gefüllte, quer ziehende Gefässe bewirktes Relief.

## 2. LUNGE.

Die Lungenhöhle, die sich über der Kiemenhöhle befindet, wird von der Lungendecke und dem Lungenboden (Fig. 9, *lgbo*) begrenzt. Dieser letztere trennt den Pulmonalraum vom Branchialraum. Die Trennung ist aber keine vollständige, insofern eine im Lungenboden vorhandene Öffnung (Fig. 9, *lgö*) die Kommunikation zwischen den beiden Räumen ermöglicht. Die Tafelfiguren 14, 17, 16, 18 und 15 der Publikation von BROOKS & MACGLONE (1908) zeigen, wie die mit der Kiemenhöhle noch einen einheitlichen Raum bildende Lungenhöhle sich allmählich absondert infolge der von der Mantel-

falte ausgehenden, fortschreitenden Bildung des trennenden Lungenbodens. Die definitive Lungenhöhle ist demnach als ein Teil der Mantelhöhle im weiteren Sinne zu betrachten. Der unter der Lungentasche liegende, weite

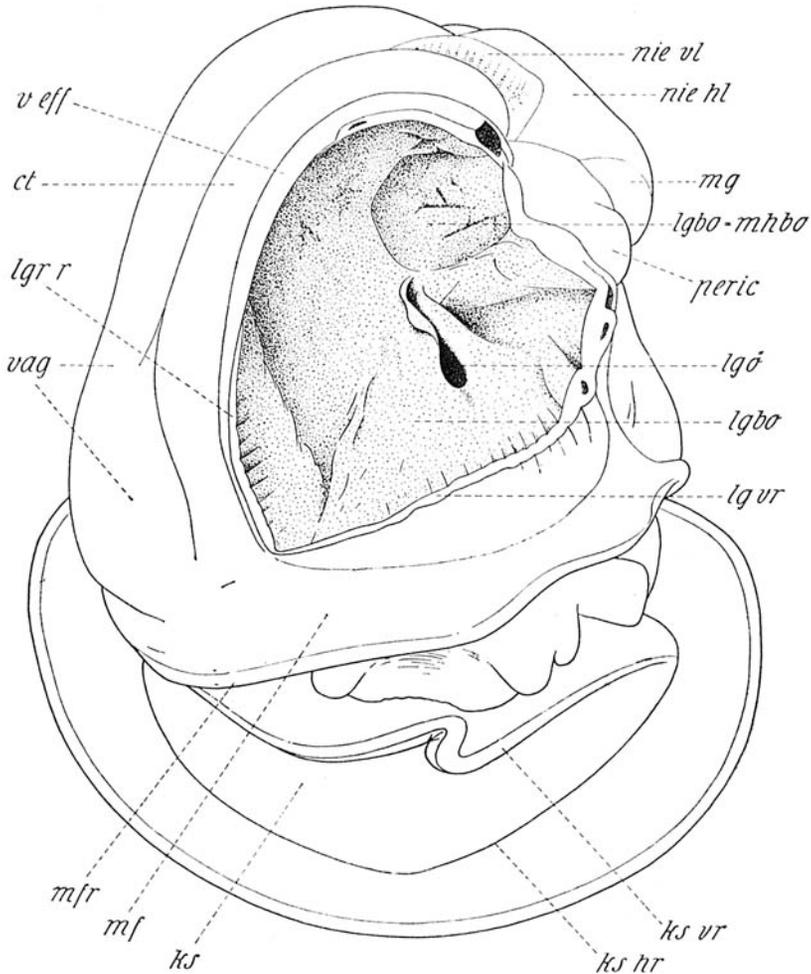


Fig. 9. Dorsalansicht des Tieres bei wegpräparierter Lungendecke. Darstellung des Lungenbodens. *ct* Ctenidium, *ks* Kriechsohle, *ks hr* Hinterrand d. Kriechsohle, *ks vr* Vorderrand d. Kriechsohle, *lgbo* Lungenboden, *lgbo-mhbo* mit dem Mantelhöhlenboden zusammenfallende Partie des Lungenbodens, *lgr r* rechter Lungenrand, *lgö* Lungenöffnung (Atemloch), *lg vr* Vorderrand d. Lunge, *mf* Mantelfalte, *mfr* Mantelfaltenrand, *mg* Magen, *nie hl* Hinterlappen d. Niere, *nie vl* Vorderlappen d. Niere, *peric* Pericard, *vag* Vagina, *v eff* Vas efferens. 3<sup>1</sup>/<sub>s</sub>: 1.

Raum ist dann die Mantelhöhle i. e. S., resp. die Kiemenhöhle. Auf sie bezieht sich lediglich auch der in dieser Arbeit und der Ampullariidenliteratur überhaupt gebrauchte Begriff Mantelhöhle.

Die Lungendecke (Fig. 1, *lgd*) zeigt eine membranöse Beschaffenheit. Ihre Aussenfläche ist infolge des starken Pigmentbelages braunschwarz oder blauschwarz gefärbt wie ihre Umgebung, von der sie sich daher nicht

abhebt. Ist aber das Pigment entfernt, was durch Abpinseln erreicht wird und zwar am leichtesten, wenn das Tier vorher eine gewisse Zeit im Wasser gelegen hat, so lässt sich die Lungendecke von den übrigen Partien der dorsalen Mantelfalte nicht bloss durch ihre geringere Dicke, sondern ganz besonders durch den nun in Erscheinung tretenden Gefässreichtum unterscheiden. Bei abgestorbenen, in Formol vor weiterer Mazeration geschützten Aquarium-exemplaren von *A. gigas* sind die Deckengefässe oft so deutlich zu sehen, dass sie sogar grossenteils zeichnerisch wiedergegeben werden können. Von meinem Alkoholmaterial lässt sich das nicht sagen. Da es ausserdem des kontrahierten, harten Zustandes wegen für eine Gefässinjektion unzugänglich ist, kann das Lungengefässsystem des dieser Arbeit zugrunde liegenden Expeditionsmaterials der Spezies *P. cinerea* nur an Hand einer mikroskopischen Schnittserie ermittelt werden. Dies ist erst recht beim erheblich dickeren *Lungenboden* (Fig. 9, *lgbo*) der Fall. Er ist natürlich nicht pigmentiert, sondern zeigt dieselbe helle Färbung wie die in der Mantelhöhle befindlichen Organe. Die bereits erwähnte, im Lungenhöhlenboden (Fig. 9, *lgbo*) etwas nach vorn und nach der linken Seite liegende, verschliessbare Öffnung (Fig. 9, *lgö*) ist das *Atemloch*, durch welches die vom Siphon aufgenommene atmosphärische Luft in die Lungentasche gelangt. Es ist nach rechts hinten gerichtet. Die beiden Längsränder, die vorn bogenförmig ineinander übergehen, stossen hinten nicht zusammen, was mit dem eigenartigen Verhalten des Lungenbodens, auf das ich bald zu sprechen komme, zusammenhängt. Der rechte Öffnungsrand reicht etwas weiter nach hinten als der linke. Die linke wie die rechte hintere Randpartie ist leicht lappenartig erweitert. Jene wird z. T. von dieser bedeckt, d. h. also, der rechte Längsrand überkreuzt den linken. Bei *A. gigas* stellt dagegen der Rand des Atemloches eine in sich geschlossene Linie dar. Bei dem einer Messung unterzogenen erwachsenen Individuum von *P. cinerea* beträgt die Länge der Lungenöffnung 4 mm. Das vordere Ende ist  $3\frac{1}{2}$  mm vom Vorderrand der Lunge entfernt. Die Distanz vom hinteren Ende der Atemöffnung bis in den Winkel, wo Kieme und Pericard (Fig. 9, *peric*) zusammenstossen, misst 6 mm. Die rechtsseitige (Fig. 9, *lgr r*) und hintere Grenze der Lunge wird durch die Kieme oder genauer durch das zwischen dieser und der Lunge sich hinziehende Gefäss (Fig. 9, *v eff*) deutlich gekennzeichnet. Der vordere Rand der Lunge (Fig. 9, *lg vr*) verläuft fast in derselben Richtung wie der quer gestellte dorsale Rand der Mantelfalte (Fig. 9, *mfr*);  $4\frac{1}{2}$  mm von diesem entfernt bei dem Individuum, auf das sich die vorigen Masse beziehen. Hinten links, im Bereich der Kiemen spitze, grenzt die Lungentasche an das Pericard (Fig. 9, *peric*).

Bei *A. gigas* kann die Lunge als Ganzes herauspräpariert werden und zwar durch einen Schnitt der ganzen Kieme entlang und einen Längsschnitt auf der linken Körperseite, lateral vom Siphon beginnend und sich fortsetzend bis zum Pericard, wo die Enden der beiden Schnitte zusammentreffen. Die

dadurch losgetrennte Lungentasche trägt vorn noch die vordere Partie der dorsalen Mantelfalte mit dem Osphradium und dem Kopulationsapparat, sofern es sich um ein männliches Tier handelt. Mittelst eines Transversalschnittes dem vorderen Lungenrand entlang erhalten wir den Lungensack ganz für sich allein. Bei *P. cinerea* ist dieses totale Herauspräparieren nicht möglich, da der Lungenboden nicht wie bei *A. gigas* in seiner ganzen Ausdehnung frei ausgespannt ist über dem Boden der Mantelhöhle. Hinter dem Atemloch, in der direkten Fortsetzung seines rechten Randes, ist der Lungenboden am Boden der Mantelhöhle fixiert. Die andere Partie des Lungenbodens, welcher der linke Rand der Atemöffnung angehört, ist ebenfalls direkt dahinter am Boden der Mantelhöhle angewachsen, aber quer nach links, ungefähr rechtwinklig zu der nach hinten gerichteten Anheftungsstelle. Somit ist an der Bildung des Lungenhöhlenbodens in einem gewissen Mass auch der Boden der Mantelhöhle beteiligt (Fig. 9, *lgbo* = *mhbo*). Bei der herauspräparierten Lunge zeigt sich dieser Anteil infolge Abtrennens des freien Lungenbodens von den Ansatzstellen am Mantelhöhlenboden als Ausschnitt, der unmittelbar hinter der Atemöffnung sich befindet.

## VI. EXKRETIONSSYSTEM.

### LITERATUR UND THEORETISCHES.

Der Exkretionsapparat der *Ampullariidae* setzt sich, abgesehen von dem in engem Zusammenhang mit ihm stehenden und gewissermassen dazugehörigen Pericard aus zwei getrennten und bezüglich Farbe, äusserer Form, Grösse und anatomischem Bau verschiedenen Teilen zusammen. Dadurch stellen sich die Vertreter dieser Familie in einen Gegensatz zu denjenigen *Monotocardiern*, deren Ausscheidungsapparat ein einheitliches Ganzes darstellt; sie unterscheiden sich aber auch von denen, bei welchen das Exkretionsorgan in zwei Lappen differenziert ist und zwar selbst dann noch, wenn diese Lappen unter sich ebenfalls eine ungleiche Struktur aufweisen, was bei *Stenoglossen* der Fall ist. Der Unterschied besteht eben darin, dass hier die Lappen einen innigeren und ausgedehnteren Zusammenhang haben als die beiden Teile des Ampullariiden-Exkretionsapparates, wo die Verbindung auf eine kleine Kommunikationsstelle beschränkt ist.

Wegen dieser Eigenart, die vergleichend-anatomisch interessant ist, haben denn auch mehrere Autoren dem Exkretionssystem der *Ampullariidae* ihre Aufmerksamkeit zugewendet und eine morphologische Deutung der beiden verschiedenen Abschnitte gegeben. Wenn die Ansichten stark auseinander gehen, so ist dies nicht zuletzt auf Unterschiede in der Kenntnis vom anatomischen Bau des gedeuteten Organs zurückzuführen.

Dass die älteren Publikationen über die Anatomie eines Vertreters der

Familie der *Ampullariidae* den Exkretionsapparat nicht in vollem Umfange als solchen kennen, ist in Anbetracht seiner ausgesprochenen Zweiteilung und der totalen Verschiedenartigkeit der Teile gar nicht verwunderlich. Etwas sonderbar hingegen mutet es an, in den Arbeiten von BLAINVILLE (1822) und QUOY & GAIMARD (1830—1834), die sonst alle Organsysteme berühren, keine Angaben über ein Ausscheidungssystem zu finden. Die beiden letztgenannten Autoren kommen allerdings nicht um das ausgedehnte Organ, speziell den hinteren Abschnitt herum; sie sehen in ihm aber eine besonders modifizierte Wand der Leibeshöhle:

„Ses parois (Abdominalhöhle — d. V.) sont tapissées de cryptes et de vaisseaux qui en font comme un organe de sécrétion” (p. 166).

TROSCHER (1845) beschreibt als erster einen Exkretionsapparat und zwar ist das von ihm als Niere bezeichnete Organ der vordere, kleinere Abschnitt des ganzen Ampullariiden-Exkretionssystems. Der hintere, wesentlich grössere Abschnitt wird weder hier, noch in einem andern Zusammenhang erwähnt, woraus zu schliessen ist, dass TROSCHER ihn einfach als Teil der Körperwand angesehen hat. Die Deutung des Endabschnittes des Geschlechtsweges als angeblichen Ausführungsgang der Niere ist nur möglich, weil TROSCHER den Genitalapparat, abgesehen vom Kopulationsorgan, nicht studiert hat. Auch das in den beiden Arbeiten von S. JOURDAIN (1879) und A. SABATIER (1879) „Sur l'appareil respiratoire des Ampullaires” als Niere bezeichnete Organ entspricht bloss dem vorderen, lamellären Abschnitt. Der hintere Abschnitt des Ausscheidungssystems ist nach JOURDAIN „la glande dite de la pourpre” (1879, p. 983), nach SABATIER „la grosse glande” (1879, p. 1325). Die beiden Abschnitte werden aber nicht anatomisch beschrieben, sondern finden nur inbezug auf die Blutgefässe im Zusammenhang mit dem Respirationssystem Beachtung. BOUVIER erst hat den Exkretionsapparat, den er einer eingehenden makroskopischen Untersuchung unterzogen hat, in seinem ganzen Umfang erkannt (1888 a u. b, 1889). Die kleine Publikation „Sur l'anatomie de l'Ampullaire” (1888a) befasst sich fast ausschliesslich mit dem Exkretions- und Genitalapparat. Eine ausführlichere Beschreibung gibt BOUVIER dann 1889 in seiner „Etude sur l'organisation des Ampullaires” (p. 63—67). Ausserdem befasst sich das Kapitel über das Venensystem zur Hauptsache mit dem Exkretionsapparat, d. h. mit den Blutgefässen des hinteren Abschnittes (p. 69—71). Nach BOUVIER'S Auffassung repräsentiert jeder Abschnitt eine Niere. Den vorderen Abschnitt bezeichnet er als vordere oder rechte Niere, den hinteren als hintere oder linke Niere. Darnach besteht also das Ampullariiden-Ausscheidungssystem wie bei den *Diotocardiern* aus zwei Nieren. BOUVIER stellt es denn auch, gestützt auf die Zirkulationsverhältnisse, neben das der *Halotidae*, die von WEGMANN (1884) studiert worden sind. Angenommen, es sei dem so, dann muss das Exkretionsorgan der

*Monotocardier* den beiden Diotocardiernieren homolog gesetzt werden, wenn nicht das diesbezügliche Verhalten der *Ampullariidae* innerhalb der U.-Ord. der *Monotocardier* isoliert und vergleichend-anatomisch unverständlich sein soll. BOUVIERS Deutung des zweiteiligen Ampullariiden-Exkretionsapparates hat somit die engsten Beziehungen zu der viel allgemeiner interessierenden Frage nach der morphologischen Bedeutung des einzigen Exkretionsorgans der *Monotocardier*. Eine dieses Organ in obiger Weise deutende Hypothese besteht tatsächlich auch und zwar schon vor BOUVIERS Feststellungen an *Ampullariiden*. Durch diese als zwei Nieren betrachteten Befunde aber erhält nun die genannte von PERRIER (1889) vertretene Hypothese eine wichtige Stütze; denn in völliger Übereinstimmung mit der Deutung von BOUVIER sieht PERRIER im Ausscheidungsapparat der *Ampullariidae* eine sprechende Übergangsform von den beiden voneinander unabhängigen, mit je einer Nierenöffnung versehenen Nieren der *Diotocardier*, speziell der *Patellidae* zu dem Exkretionsorgan der *Monotocardier*. Das Überleitende wird darin erblickt, dass der hintere Abschnitt des Ampullariiden-Exkretionssystems keine eigene direkte Öffnung nach aussen aufweist, sondern mit dem vorderen Abschnitt kommuniziert. Wenn die Prämisse, nach welcher die beiden Abschnitte den beiden Diotocardiernieren homolog sind, zutrifft, dann besitzt diese Tatsache wirklich die ihr beigemessene Beweiskraft für den von der Hypothese postulierten Verschmelzungsprozess der zwei Nieren der *Diotocardier* zu der einzigen Niere der *Monotocardier*. R. v. ERLANGERS (1891) Befunde über die Entwicklung des Exkretionsorgans von *Paludina vivipara* sprechen aber gegen eine solche Deutung der Monotocardierniere. Gestützt auf die an dem genannten *Prosobranchier* festgestellten embryologischen Tatsachen, deren Richtigkeit von verschiedenen Autoren bestätigt ist, kommt R. v. ERLANGER (1892) dazu, das Exkretionsorgan aller *Prosobranchier*, bei denen es nicht paarig vorhanden ist, als das Homologon der linken Niere derjenigen *Prosobranchier*, die zwei Nieren besitzen, zu betrachten. Wiewohl weitere diesbezügliche ontogenetische Untersuchungen an andern *Monotocardiern* unerlässlich sind, so ist R. v. ERLANGERS Ansicht doch die bestfundierte Hypothese über die morphologische Bedeutung der Monotocardierniere. In diesem Falle ist aber der Ampullariiden-Exkretionsapparat, wie er auch gedeutet werden mag, nicht von der grossen vergleichend-anatomischen Wichtigkeit, die ihm PERRIER beigemessen hat und von seinem Standpunkt aus auch hat beemessen dürfen. BOUVIERS Deutung der beiden Teile des Ausscheidungssystems der *Ampullariidae* als zwei Nieren wird von R. v. ERLANGER akzeptiert. Während aber der lamellare Teil durch BOUVIER dem rechten Diotocardiernephridium homolog gesetzt wird, hält R. v. ERLANGER diesen Abschnitt im Hinblick auf seine Übereinstimmung in Lage und Gestalt mit der einzigen Niere von *Paludina*, die morphologisch dem linken Diotocardiernephridium entspricht, für das Homologon dieses letz-

teren. Umgekehrt ist der hintere, grosse Abschnitt des Exkretionsapparates der *Ampullariidae*, von BOUVIER als l i n k e Niere bezeichnet, nach R. v. ERLANGER dem r e c h t e n Nephridium der *Diotocardier* homolog. BURNE (1898) hat als erster den von R. v. ERLANGER für die *Ampullariiden* angenommenen Renopericardialgang gefunden und zwar bei *A. urceus* Müll. Da dieser sich aber nicht, wie R. v. ERLANGER vermutet — gestützt auf die Tatsache, dass, wo bei den *Diotocardiern* und *Heterocardiern* ein Renopericardialgang vorkommt, er stets das linke Nephridium mit dem Pericard verbindet —, in das „Lamellarrenalorgan“, die angebliche linke Niere, öffnet, hält BURNE an der BOUVIERSchen Deutung fest. In Anbetracht der Eigenart des von ihm aufgefundenen Renopericardialkanals scheint ihm aber die Deutung von R. v. ERLANGER doch nicht ausgeschlossen zu sein. SIMROTH (1896—1907) wirft am Schluss seiner kurzen Erörterung über den Exkretionsapparat der *Ampullariidae* u. a. auch die Frage auf:

„Soll man wirklich beide Nierenabschnitte als rechtes und linkes Nephridium betrachten?“ (p. 579).

Anfänglich hat sich BOUVIER diese Frage auch vorgelegt. In seinem Werk über das Nervensystem der *Prosobranchier*, das seinen Spezialpublikationen über die Ampullariidenanatomie vorausgeht, fragt er bezüglich des lamellaren Teils, den er seiner Struktur zufolge dem Exkretionssystem zuweist:

„Est-ce un second rein ou une dépendance du grand organe rénal? je n'ai pu le savoir“ (p. 83).

Wenn man den Exkretionsapparat der *Ampullariidae* vom Standpunkt der Theorie betrachtet, nach welcher die *Monotocardierniere* nur der einen und zwar der linken Niere der *Diotocardier* homolog ist, so hat man sich meines Dafürhaltens tatsächlich mit der Frage auseinanderzusetzen, ob wohl die beiden verschiedenen, aber miteinander kommunizierenden Abschnitte, in die er zerfällt, ebenfalls nur eine einzige Niere repräsentieren, die einfach eine weitgehende Differenzierung erfahren hat. Ich wundere mich, dass R. v. ERLANGER in erster Linie, anlässlich seiner theoretischen Erwägungen über das Exkretionssystem der *Ampullariidae*, es nicht getan hat.

Die ausführliche Arbeit von V. SACHWATKIN (1920) über „Das Urogenitalsystem von *Ampullaria gigas* Spix“, in der erstmals die histologischen Bauverhältnisse Berücksichtigung finden, bejaht jene Frage. SACHWATKIN spricht von einem Vorder- und einem Hinterlappen der Niere. Seine Ansicht bezüglich der Deutung des Exkretionsorgans von *A. gigas* begründet er in seinem Schlusskapitel: „Vergleichend-Morphologisches über die Niere.“ Er verweist auf das Verhalten derjenigen *Monotocardierniere*, deren Niere auch nicht ein einheitliches Organ darstellt, sondern mehr oder weniger ausgesprochen in zwei Lappen differenziert ist, die in ihrer Struktur ebenfalls erheblich ver-

schieden sein können, eine Tatsache, die von PERRIER festgestellt worden ist. Im Hinblick auf die Übereinstimmung der Zirkulationsverhältnisse des Exkretionsorgans zwischen *A. gigas* und solchen Formen identifiziert SACHWATKIN die beiden Abschnitte der Ampullarianiere mit den beiden Nierenlappen jener *Monotocardier* und sagt:

„Die Differenzierung der Niere ist bei *Ampullaria gigas* aber viel weiter gegangen: beide Nierenteile sind ganz getrennt voneinander, mit Ausnahme einer Stelle, der innern Nierenöffnung, mittelst derer sie in Verbindung miteinander stehen“ (p. 54).

Demnach bilden die *Ampullariidae* das Endglied der vergleichend-anatomischen Reihe, welche den innerhalb der *Monotocardier* sich geltend machenden Teilungsprozess der Niere dartut und an deren Anfang die *Naticidae*, zunächst mit *Cassidaria* und dann mit *Natica*, stehen. Abgesehen davon, dass PERRIERS Hypothese über die morphologische Bedeutung der Monotocardierniere sich neben der durch embryologische Tatsachen gestützten von R. v. ERLANGER nicht halten kann, spricht nach SACHWATKIN die hohe Differenzierung des Nierenepithels von *A. gigas* dagegen, die *Ampullariidae* an den Anfang der *Monotocardia* zu stellen und als Bindeglied zwischen den *Patellidae* und jenen zu betrachten.

Meine eigenen Untersuchungen an *A. gigas* vor dem Erscheinen der SACHWATKINSchen Arbeit und die an *P. cinerea* führten mich bezüglich der Deutung des Exkretionsapparates der *Ampullariidae* zu derselben Ansicht, die SACHWATKIN vertritt. Das Studium der embryologischen Tatsachen hat zu zeigen, ob sie richtig ist. Von dieser Seite wollte eigentlich SACHWATKIN nach dem Vorschlag von Prof. HESCHELER die Frage in Angriff nehmen, was aber infolge Mangels an embryologischem Material verunmöglicht wurde (1920, p. 1). Differenzieren sich die beiden Abschnitte des Ampullariiden-Ausscheidungssystems im Lauf der Ontogenie aus einer gemeinsamen Anlage heraus, dann ist bewiesen, dass die zwei Teile nicht im Sinne PERRIERS einen ursprünglichen, sondern einen abgeleiteten Zustand repräsentieren.

Die kurzen Angaben, die C. SEMPER (1862) in seiner Studie über die „Entwicklungsgeschichte der *Ampullaria polita* Deshayes . . .“ bezüglich der ersten Anlage der Niere macht (p. 10), können zur Abklärung dieser Angelegenheit nicht herbeigezogen werden, einmal der nach heutigen Begriffen unzulänglichen Untersuchungsmethoden wegen, dann aber vor allem deshalb, weil die Publikation vor BOUVIERS Feststellung, den Umfang des Ampullariiden-Exkretionsapparates betreffend, erschienen ist. Die in neuerer Zeit publizierte Arbeit von BROOKS & MACGLONE (1908) über „The origin of the lung of *Ampullaria*“ berührt im Abschnitt über die allgemeine Anatomie des Embryos auch kurz den Ausscheidungsapparat (p. 100). Selbst diese Angabe kann nicht ausgenützt werden, da aus den Ausführungen nicht hervorgeht, wie die Autoren den Begriff rechte, funktionierende Niere

fassen. Da sie BOUVIER, ferner auch R. v. ERLANGER: „On the paired . . .“ in ihrem Literaturverzeichnis nicht anführen, ist kaum anzunehmen, dass ihnen der Exkretionsapparat in seinem ganzen Umfang (r. und l. Niere oder Vorder- und Hinterlappen) bekannt ist.

Nach der SACHWATKINSchen Deutung kann dem Exkretionssystem der *Ampullariidae* doch noch ein besonderes Interesse zukommen, insofern es innerhalb der *Monotocardier* den höchsten Grad der Differenzierung in zwei Abschnitte erreicht hat. Bemerken möchte ich noch, dass durch die Deutung des Ausscheidungsapparates als eine zweigeteilte Niere die Unstimmigkeit zwischen BOUVIER und R. v. ERLANGER bezüglich links und rechts hinfällig wird. Ferner verliert die Tatsache, dass der Hinterlappen und nicht, wie R. v. ERLANGER vermutet, der lamellare Vorderlappen, d. h. die angebliche linke Niere, mit dem Pericard kommuniziert, den dem allgemeinen Verhalten des Renopericardialganges widersprechenden Charakter. Diese beiden Momente scheinen mir, wenn auch nur indirekt, zugunsten der von SACHWATKIN und der vorliegenden Arbeit vertretenen Ansicht zu sprechen.

#### EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

Nach den historischen und theoretischen Ausführungen über das Exkretionssystem der *Ampullariidae* im allgemeinen gebe ich eine deskriptive Darstellung meiner Befunde. Die Übereinstimmung zwischen der Niere von *P. cinerea* und *A. gigas* ist eine grosse, so dass das Ausscheidungssystem für die Systematik dieser beiden Formen keine besonders auffallenden unterscheidenden Merkmale bietet. Zu erwähnen ist vielleicht, dass bei *P. cinerea* die beiden Nierenlappen bezüglich ihrer Farbe sich nicht derart voneinander abheben wie bei *A. gigas*, wo der Hinterlappen dunkler gefärbt ist. Ausserdem bestehen kleinere Unterschiede in den Proportionsverhältnissen. So ist z. B. der Hinterlappen von *P. cinerea* etwas schlanker als der von *A. gigas*, während der Vorderlappen in seiner rechten Partie gespreizter ist. Dass selbst feine Unterschiede in den Proportionsverhältnissen eines Organsystems zwischen den zu systematischen Zwecken untersuchten Tieren dem Systematiker dienen können, sofern sie sich konstant erweisen, tun die biometrischen Befunde von KLÖTI (1920) an einigen Trichiaarten dar. Wo aber andere und zwar tiefgreifende Unterschiede sich zeigen, wie zwischen *P. cinerea* und *A. gigas* (Genitalsystem, Siphon u. a.) kommen kleinere, proportionale Differenzen nicht in Betracht.

Eine weitgehende Gleichförmigkeit der Niere scheint überhaupt eine für die *Ampullariidae* allgemein zutreffende Tatsache zu sein. SACHWATKIN findet eine grosse Übereinstimmung zwischen seiner *A. gigas* und der von BOUVIER (1889) beschriebenen *A. polita* (= *P. polita*), abgesehen vom Renopericardialgang, den BOUVIER übersehen haben muss, und einigen andern Punkten.

Ferner besteht eine grundsätzliche Übereinstimmung, aus einer Bemerkung von BURNE (1898, p. 49) zu schliessen, auch zwischen *A. urceus* Müll. und *A. polita* (= *P. polita*). In Anbetracht dessen habe ich denn auch die theoretischen Erörterungen der speziellen Beschreibung der Niere von *P. cinerea* vorausschicken und kurz von dem Ampullariiden-Exkretionsapparat sprechen dürfen.

Unter Hinweis auf die makroskopische Beschreibung des Ausscheidungssystems von *A. gigas* durch SACHWATKIN (1920) kann ich meine deskriptiven Ausführungen über die Niere von *P. cinerea* in manchen Punkten kurz fassen.

Der peripher gelegene Exkretionsapparat ist ohne Präparation schon sichtbar, da das Körperepithel, in diesem Fall das Eingeweidessackepithel, welches die nach aussen gewendete Fläche bedeckt, durchsichtig ist, wenigstens im Bereich des Hinterlappens, wo kein Pigment das Durchscheinen verunmöglicht. Der Vorderlappen tritt wegen des in seinem Bereich stellenweise vorkommenden Körperepithelpigmentes nicht ganz oder doch nicht so deutlich in Erscheinung. Der Pigmentbelag lässt sich zwar mittelst eines Pinselchens leicht entfernen.

Der **Vorderlappen** der Niere (Fig. 8, 9, 10 u. 11, *nie vl*) ist, von der dorsalen Körperseite betrachtet, in drei Teile differenziert und zwar in einen mit breitem Ende abschliessenden Teil, den ich als Stamm bezeichne und in zwei flügelartig zugespitzte Teile, kurzweg Flügel genannt (Fig. 11). Seine Form mag daher wohl als dreilappig, nicht aber als dreieckig bezeichnet werden. Weder bei *P. cinerea* noch bei *A. gigas* lässt sich der Vorderlappen, soweit meine Beobachtungen reichen, einem Dreieck einordnen. Jedenfalls ist der Versuch, es zu tun, ein etwas erzwungener. Der hintere Flügel ist erheblich kleiner als der vordere. Bei *A. gigas* tritt ein Grössenunterschied in diesem Sinne noch in höherem Masse zutage. Der Vorderlappen ist in seiner Längsrichtung quer zur Körperachse gestellt. Der Kontur, wie er sich von der Rückenseite des Tieres zeigt, setzt sich aus vier Seiten zusammen. Die vordere Seite (Fig. 11, *AD*) geht vom Pericard schräg nach rechts vorn zum Rectum, wobei sie genau die Richtung der Kieme einhält, indem sie an den Anfangsteil des Vas afferens des Ctenidiums grenzt, der zwischen dem vorderen Nierenlappen und der Kieme verläuft. Die linke, das breite Ende des Stammes begrenzende Seite (*AB*) stösst teils an das Pericard und teils an den hinteren Nierenlappen. Hier ist denn auch die eigentliche Verbindungsstelle zwischen den beiden Lappen der Niere zu finden. Die hintere Seite des Vorderlappens (*BC*) grenzt ebenfalls an den Hinterlappen. Die rechte Seite (*CD*), als laterale Begrenzung der beiden Flügel des Vorderlappens einen medial gerichteten Winkel bildend, reicht an das Rectum oder genauer an das zwischen diesem und der Niere hinziehende Blutgefäss.

Bei im Aquarium abgestorbenen Individuen von *A. gigas* ist sogar schon der lamellare Bau des Vorderlappens deutlich zu erkennen.

Der **Hinterlappen** ist wesentlich umfangreicher als der vordere Nierenlappen. Seine Ausdehnung ist eine ausgesprochen flächenhafte und daher die Bezeichnung Lappen eine sehr zutreffende. Weniger sachlich ist dagegen die Anwendung dieses Begriffes auf den vorderen, relativ viel massigeren Nierenabschnitt (Fig. 16, *nie vl*). Die Längsachse steht fast recht-

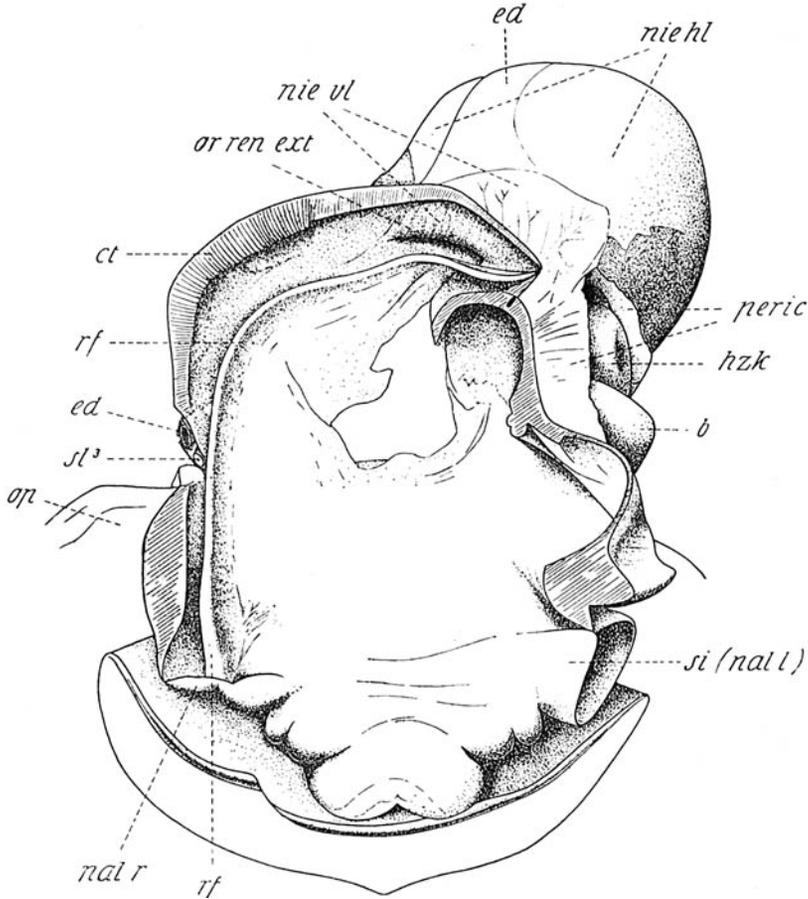


Fig. 10. Dorsalansicht des Tieres bei wegpräparierter Mantelfalte. Darstellung der äusseren Nierenöffnung u. der Rückenfalte. *b* Bulbus, *ct* Ctenidium, *ed* Enddarm, *hzk* Herzkammer, *nal r* rechter Nackenlappen, *nie hl* Hinterlappen d. Niere, *nie vl* Vorderlappen d. Niere, *op* Operculum, *or ren ext* Orificium renale externum (Nierenmündung), *peric* Pericard, *rf* Rückenfalte, *si (nal l)* Siphon (linker Nackenlappen), *st<sup>3</sup>* 3. Teil des Samenleiters (Prostata). 3<sup>1/3</sup>: 1.

winklig zu der des Vorderlappens. Der Hinterlappen ist viel weniger gegliedert als der Vorderlappen. Auf seiner der Eingeweidespirale zuliegenden Seite zeigt er einen tiefen Einschnitt, in welchem das Anfangsstück des Enddarms liegt (Fig. 10, *nie hl* u. *ed*). Die beiden Längsränder gehen distal in einem Bogen ineinander über. Dem linken Längsrand und dem verbindenden Bogenstück legt sich der vom Magen abgehende Teil des Mitteldarms an.

Soviel über die Niere am unpräparierten Tier.

Legt man die Mantelfalte nach hinten oder nach links um oder präpariert sie ganz weg (Fig. 10), so sieht man im Hintergrund der Kiemenhöhle eine schlitzförmige Öffnung, vermittelt welcher der Vorderlappen mit der Branchialhöhle kommuniziert. Sie ist die *äussere Nierenöffnung*, das *Orificium renale externum* (Fig. 10, *or ren ext*) im Gegensatz zu der noch zu nennenden innern Nierenöffnung. Man sieht zuweilen auch deutlich die der Mantelhöhle zugekehrte Fläche des betr. Nierenabschnittes in ihrem Relief vortreten.

Der **innere Bau des Vorderlappens** (Fig. 11) ist im Vergleich zu dem des Hinterlappens recht kompliziert. Charakteristisch für ihn sind die

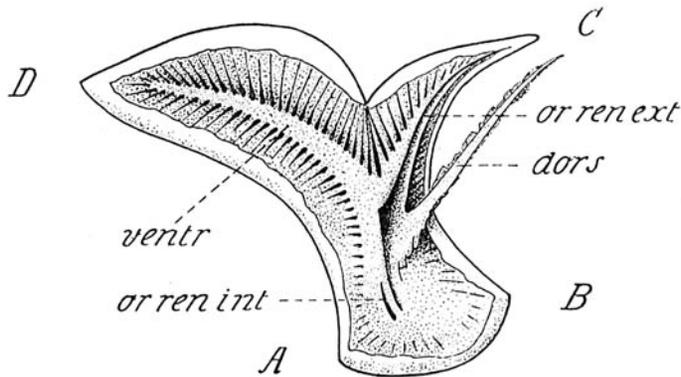


Fig. 11. Vorderlappen der Niere; dorsal eröffnet zur Darstellung des Lamellensystems. *dors* dorsale Achse, *or ren ext* Orificium renale externum (Nierenmündung), *or ren int* Orificium renale interlobularöffnung, *ventr* ventrale Achse. 6: 1.

Lamellen. Der von BURNE (1898, p. 49) gebrauchte Ausdruck „lamellar renal organ“ ist daher sehr bezeichnend und kann nur deshalb nicht übernommen werden, weil es sich gemäss der von SACHWATKIN und mir vertretenen Deutung des Exkretionsapparates nicht um ein Organ, sondern bloss um einen Organteil handelt. Wir können aber von einem Lamellarabschnitt der Niere reden. Die Lamellen bilden anatomisch und, wie wir bald sehen werden, auch physiologisch den wesentlichen Bestandteil des Vorderlappens. Sie sind in bestimmter Anordnung auf den ganzen vorderen Nierenabschnitt verteilt. Zur Untersuchung dieses Lamellensystems ist hartes Alkoholmaterial besser geeignet als frisches oder in Formol konserviertes, da bei jenem die einzelnen Lamellen in ihrer Lage fixiert und daher deutlicher voneinander abgehoben sind als beim weichen Material. Durch den Stamm des Vorderlappens zieht eine Längsachse, die an seinem distalen Ende sich teilt und auf die Flügel übergeht. Da die Achse des vorderen Flügels in der direkten Fortsetzung der Stammachse verläuft, bildet sie mit dieser zusammen anscheinend die Hauptachse des Vorderlappens. Sie hält in ihrem Verlauf durch den Stamm und den vorderen Flügel ungefähr die Mediane dieser Partien ein. Von dem auf den vorderen Flügel fallenden Stück gehen

beiderseits quer gestellte Lamellen ab. Im Gebiet des Stammes ist die Lamellarachse nicht wie im vorderen Flügel zweireihig gefiedert. Lamellen befinden sich hier nur an der vorderen, der Kieme zugekehrten Längsseite, sowie am breiten, basalen Ende der Achse. Die hintere Längsseite dagegen ist wie die dorsale Fläche der ganzen Lamellarachse frei im Raum der vorderen Nierenkammer. Der breite Endteil der Achse zeigt oben einen dieser freien Achsenseite genäherten Längsspalt (Fig. 11, *or ren int*). Durch ihn wird gewissermassen die proximale Partie der Achse längs geteilt. Die spaltförmige Öffnung führt in einen entsprechend weiten, flachen, taschenförmigen Raum, der unter dem proximalen Teil des Stammes des Vorderlappens liegt. Bringt man ein Haar durch die Öffnung und tastet damit behutsam den Raum ab, so zeigt sich, dass man es nicht mit einer blind geschlossenen Tasche zu tun hat; denn nach dem Umschlagen des Hinterlappens sieht man das Haar in dessen Bereich zum Vorschein kommen. Der eben beschriebene Raum ist der Endabschnitt der hinteren Nierenkammer, der also mittelst der genannten spaltförmigen Öffnung mit der vorderen Nierenkammer in Kommunikation steht. Aus dem Gesagten geht hervor, dass die beiden Nierenkammern nicht bloss aneinander stossen, wie man bei einer Betrachtung der beiden Nierenabschnitte von aussen, der dorsalen Fläche, etwa leicht annehmen möchte, sondern dass sie im Bereich ihres Berührungsbezirks übereinander zu liegen kommen und zwar so, dass der Endabschnitt der hinteren Nierenkammer unter den dem Pericard angrenzenden Teil der vorderen Nierenkammer geschoben ist. Wir haben also hier gewissermassen zwei Etagen. Die in der sie trennenden, horizontalen Wand vorhandene, spaltförmige Öffnung ist die *innere Nierenöffnung*, das Orificium renale internum (*or ren int*). Um durch den Namen schon bestimmte Beziehungen zum Ausdruck bringen zu können, nenne ich sie die *Interlobularöffnung* oder das Orificium renale interlobulare. Die Exkrete der hinteren Nierenkammer gelangen durch die Interlobularöffnung in die vordere Nierenkammer und werden dann mit deren Exkreten zusammen durch die äussere Nierenöffnung in die Mantelhöhle entleert. Die von der Hauptachse in den kleineren, hinteren Flügel sich erstreckende Achse trägt bloss auf ihrer vorderen Längsseite Lamellen. Der nach hinten liegende Rand der Achse ist frei. Ein in der Richtung nach vorn darunter geschobenes Haar tritt im Hintergrund der Mantelhöhle in Erscheinung. Der freie Rand der Achse des hinteren Flügels bildet nämlich mit dem entsprechenden Rand eines kleinen Teils der Stammachse zusammen die vordere Begrenzung der äusseren Nierenöffnung.

Die im Vorausgegangenen beschriebenen Achsen des Vorderlappens, die Stammachse und die Flügelachsen, haben nun aber ein Doppel. Neben der genannten breiten Stammachse befindet sich eine zweite, mehr auf den distalen Stammteil beschränkte, lamellentragende Achse, die sich ebenfalls auf die

beiden Flügel fortsetzt. Der auf den vorderen Flügel fallende Zweig ist kräftig entwickelt. Er liegt in seiner ganzen Länge über der lamellenfreien, dorsalen Längsfläche der bereits erwähnten Flügelachse. Im vorderen Flügel gibt es somit eine ventrale (Fig. 11, *ventr*) oder untere und eine dorsale (*dors*) oder obere Achse. Diese dient wie jene den Lamellen als Träger. Die nach unten gewendete Fläche und die Seitenfläche der dorsalen Achse sind frei. Die Lamellen sind also an der oberen Achsenfläche fixiert. Die zweite Achse des hinteren Flügels verläuft neben der ersten und zwar der nach hinten gekehrten Seite derselben entlang. Sie grenzt die Nierenmündung nach hinten ab. Die eine Partie des hinteren, kleinen Flügels des Vorderlappens liegt also vor der äusseren Nierenöffnung, die andere Partie hinter derselben. Die Lamellen hängen nicht bloss mit den verschiedenen Achsen zusammen; sie heften sich auch an den Wänden und an der Decke des Vorderlappens fest. Die zwischen den einzelnen Lamellen vorhandenen Räume, ferner die zwischen diesen und den Achsen befindlichen und schliesslich die Räume zwischen den doppelten Achsen selber bilden zusammen die vordere Nierenkammer. Diese für *F. cinerea* gegebene makroskopische Beschreibung über den innern Bau des vorderen Nierenabschnittes ist nach meinen Befunden auch für *A. gigas* zutreffend. Sie kann also die diesbezüglichen SACHWATKINSCHEN Ausführungen etwas ergänzen und in einigem präzisieren. SACHWATKIN hat auf dem Wege der mikroskopischen Untersuchung die Bedeutung der Lamellen erkannt. Die Wände der Lamellen, die sich aus dem exkretorischen Epithel und einem nach innen folgenden dünnen, bindegewebigen Belag zusammensetzen, schliessen weite Hohlräume ein, die der Blutzirkulation dienen. Durch das komplizierte Lamellensystem wird also das Blut des vorderen Nierenabschnittes nach dem Prinzip der Oberflächenvergrösserung mit einer möglichst grossen exkretorischen Fläche in Berührung gebracht. Die der Niere das Blut aus dem vorderen Abdominalsinus zuführende Vene, die Vena renalis afferens, teilt sich in ein Vas afferens des Vorderlappens und ein Vas afferens des Hinterlappens. Das zuführende Gefäss des vorderen Nierenabschnittes wird repräsentiert durch die doppelte Lamellarachse. Von da geht das Blut in die Lamellen. Diese führen es in den Deckensinus, von wo es schliesslich durch zahlreiche kurze Vasa efferentia an das zuführende Kiemengefäss abgegeben wird.

Der Hauptbestandteil des **Hinterlappens** wird repräsentiert durch die gefässreiche Decke der hinteren Nierenkammer. Der Boden ist so dünn, dass er bei der makroskopischen Betrachtung geradezu übersehen werden kann. Es wird der Anschein erweckt, als ob die Mitteldarmwindungen, denen der Hinterlappen aufliegt, mit der ventralen Fläche der Decke in direkter Berührung stehen. Das spricht deutlich dafür, dass der Boden und damit auch die ventrale Partie der hinteren Nierenkammer keine Eigenform besitzt, sondern vollständig die Form der Unterlage wiederholt. Selbst noch die untere

Fläche des Daches des Vorderlappens, welche die Nierenkammer nach oben begrenzt, zeigt ein mehr oder weniger deutliches Negativ vom Relief der mittelbaren Unterlage. Diese Innenfläche bietet zwei auf ihre ganze Ausdehnung sich erstreckende, reich verzweigte Gefässsysteme, die in ihren peripheren Partien nicht mehr auseinandergehalten werden können. Bei keinem der von mir untersuchten Individuen von *P. cinerea* habe ich aber die Deckengefässe in solch plastischer Form abgehoben sehen können wie bei *A. gigas*, wo bei manchen Tieren, namentlich bei den im Alkohol konservierten, die grösseren Gefässe prall gefüllt in die Nierenkammer vorragen. Ob diese Unterschiede auf die Art der Tötung zurückzuführen sind oder ob sie Speziesunterschiede darstellen, kann ich hier nicht entscheiden. Selbst die Gefässstämme treten bei *P. cinerea* nicht sonderlich deutlich in Erscheinung. Die beiden Hauptstämme gehen in einiger Entfernung nebeneinander her. Der dem eingebuchteten Längsrand zuliegende Stamm ist die Vena afferens des Hinterlappens, also einer der beiden Äste, in welche die Vena renalis afferens sich teilt. Der andere, nach dem entgegengesetzten ganzen Längsrand orientierte Stamm stellt die Vena efferens dieses Nierenlappens dar. Sie mündet, zwischen dem Vorderlappen und dem Pericard sich fortsetzend, in den Vorhof des Herzens. Die feinsten Verzweigungen der Vena afferens führen das Blut in dorsal gelegene lakunäre Erweiterungen, aus denen es in das Sammel-system der Vena efferens gelangt, das wie das System der Vena afferens eine baumartige Verzweigung des Stammgefässes repräsentiert. Das schwammige Aussehen des Daches der hinteren Nierenkammer mit der eigenartigen Struktur wird hauptsächlich durch die Gefässsysteme der Innenfläche bewirkt. Darauf komme ich im histologischen Teil zu sprechen. Die Kommunikation zwischen dem Pericard und der Niere, speziell der hinteren Nierenkammer, die BURNE (1898) erstmals bei *A. urceus* Müll. gefunden hat und die SACHWATKIN (1920) für *A. gigas* beschreibt, habe ich auch bei *P. cinerea* feststellen können. In der an den Hinterlappen grenzenden Wand des Pericards befindet sich eine schon bei schwacher Lupenvergrößerung (achtfach) deutlich wahrnehmbare Öffnung. Sie führt in eine relativ lange, in die hintere Nierenkammer hineinragende Ausstülpung dieser Pericardwand, in den sog. *Renopericardialgang*. Dieser Pericardfortsatz kommuniziert nämlich mittelst einer dorsalen, nicht terminalen Öffnung mit dem Innenraum des Hinterlappens. Näheres hierüber ebenfalls erst im zweiten Teil dieser Arbeit. Im übrigen verweise ich auf die einschlägigen Ausführungen von BURNE (1898) und von SACHWATKIN (1920).

## VII. GENITALSYSTEM.

## LITERATUR.

In der Arbeit von BLAINVILLE (1822), der ersten Studie über die Organisation einer *Ampullarie*, finden wir eine kurze, aber richtige Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparates. BLAINVILLE hatte nämlich für seine Untersuchungen nur ein einziges Individuum, ein Weibchen, zur Verfügung. Bezüglich der Lage der Gonade sagt er zutreffend:

„... l'appareil ne consistait qu'en un ovaire assez considérable, qui était comme de coutume logé dans les circonvolutions postérieures du foie;...” (p. 463).

Diese Feststellung verdient angesichts der Tatsache, dass spätere Autoren dem Ovarium eine hievon und damit auch von der Norm abweichende Lage zuweisen, hervorgehoben zu werden. So äussern sich QUOY & GAIMARD (1830—1834) nach vorausgehenden Angaben über den männlichen Genitalapparat über das Ovarium wie folgt:

„Dans la femelle, l'ovaire consiste dans une assez grosse boule portant un petit appendice spiré. Il est placé en avant de la masse intestinale, et s'abouche directement avec l'utérus...” (p. 166—167).

Das von TROSCHER (1845) untersuchte Individuum von *A. urceus* ist ein Männchen, von dessen Geschlechtssystem nur der Kopulationsapparat erwähnt wird mit der Bemerkung, dass „die innern Theile der Geschlechtsorgane wenig entwickelt“ seien. TROSCHER erklärt sich diese Erscheinung so, „die Thiere seien in einer Jahreszeit gesammelt, welche nicht für die Fortpflanzung bestimmt ist“. H. v. JHERING (1887) erscheint der männliche Genitalapparat der von ihm untersuchten *A. canaliculata* wegen der Lage des Kopulationsorgans am Dach der Mantelhöhle „ganz eigenthümlich“. Er findet beim Weibchen an der Stelle, wo beim männlichen Tier der Hoden plaziert ist, keine Geschlechtsdrüse und glaubt, sie „in einer in die Eiweissdrüse eingelagerten Drüse mit weisslichem Follikelinhalt zu erkennen“ (p. 509). Eine viel ausführlichere Darstellung des Genitalsystems, als die bisherigen Autoren sie geboten haben, gibt BOUVIER (1889) und zwar für *A. polita* Desh. (= *P. polita*). Wenn auch er dem Ovarium dieselbe unzutreffende Lage zuweist wie QUOY & GAIMARD und wie v. JHERING, auf deren Arbeiten er hinweist, so zeigt dies einerseits, wie wenig augenfällig die weibliche Gonade sein kann und im Vergleich zur männlichen auch ist, andererseits aber auch, dass selbst eine mehrfach bestätigte angebliche Tatsache, die von dem gewöhnlichen Verhalten abweicht, nicht ohne strenge Kritik übernommen werden darf. Auf BOUVIER'S Arbeiten brauche ich mich nicht einzulassen, da sich SACHWATKIN (1920) des näheren mit diesem Autor auseinandersetzt. Auf die SACHWATKIN-

sche Arbeit über „Das Urogenitalsystem von *Ampullaria gigas* Spix“, in der auch die histologischen Verhältnisse dargestellt werden, komme ich wiederholt zu sprechen, vor allem im zweiten Teil meiner Publikation.

### EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

#### A. MÄNNLICHER GESCHLECHTSAPPARAT.

Der männliche Geschlechtsapparat wird auf folgende Weise herauspräpariert. Auf der linken Körperseite wird ein Längsschnitt gemacht, der lateral vom Siphon beginnt und bis zum Pericard reicht. Ein zweiter Schnitt auf der entgegengesetzten Seite beginnt rechts vorn, möglichst weit lateral und führt nach hinten einwärts, der Rückenfalte (Fig. 1 u. 10, *rf*) entlang, bis er schliesslich, nachdem er den Oesophagus entzweigeschnitten, beim Pericard mit dem Ende des linksseitigen Schnittes zusammentrifft. Durch diese beiden Schnitte wird die Mantelfalte (Fig. 1, *mf*) mit dem Kopulationsorgan, dem Samenleiter, dem Enddarm, der Kieme, der Lunge und dem Osphradium in Verbindung mit dem Eingeweidekomplex (Niere, Darm, Magen, Mitteldarmdrüse, Hoden) und dem Pericard vom übrigen Körper (Fuss mit Operculum, Kopf mit Anhängen, Siphon, Pharynx, Oesophagus etc.) abgetrennt.

Der männliche Geschlechtsapparat setzt sich aus der Gonade (Hoden), dem Leitungsweg (Samenleiter) und dem Begattungsorgan (Penis mit Penis-scheide) zusammen.

##### a. Die Gonade: Hoden.

Der Hoden ist beim geschlechtsreifen Tier zum Unterschied vom flächenhaften Ovarium ein sehr massiges Organ, das sich etwa auf die ersten  $2\frac{1}{2}$  Windungen des Eingeweidesackes erstreckt und einen wesentlichen Bestandteil derselben ausmacht. Während beim Weibchen der Spitzenende der Spirale keinen Gonadenbelag mehr aufweist, sondern vollständig aus „Lebermasse“ besteht, makroskopisch wenigstens, wird er beim männlichen Tier auf eine halbe, ja sogar ganze Windung ausschliesslich von Hodensubstanz gebildet, so dass also die Mitteldarmdrüse, die sogenannte „Leber“, nicht bis zur Spiralspitze geht. Der proximale Teil des Hodens dringt bis in den Bereich des Magens vor; an einer Stelle tritt er sogar in direkte Berührung mit der Magenwand. Infolge der voluminösen Entwicklung des Hodens kann die sog. „Leber“ in den ersten Spiralwindungen keine starke Ausbildung erfahren. Das Verhältnis von Hodenmasse und „Lebermasse“ ändert sich proximalwärts in dem Sinne, dass letztere nicht bloss eine absolute, sondern auch eine relative (inbezug auf den Hoden) Zunahme zeigt, so dass das Verhältnis schliesslich das umgekehrte ist wie im distalen Spiralteil. Diese

Tatsache ist bei der Beurteilung der auf die „Leber“ bezogenen Massigkeit des Hodens, sowie auch seiner Form zu berücksichtigen. Ein einziger Querschnitt kann also nicht genügen; es bedarf vielmehr einer Anzahl aufeinanderfolgender, auf die ganze Hodenlänge sich verteilter Querschnitte, wie sie etwa von der schematischen Figur 12 (Schnitte I—VI, *h* u. *midr*) dar-

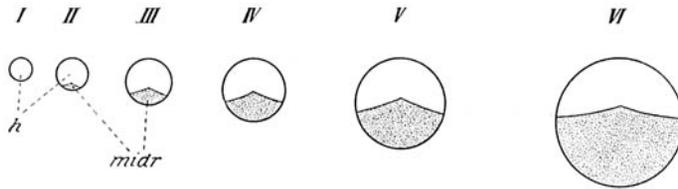


Fig. 12. Schematische Darstellung des Verhältnisses von Hoden- u. Mitteldarmdrüsenmasse an 6 aufeinanderfolgenden Querschnitten durch die Eingeweidespirale. *h* Hoden, *midr* Mitteldarmdrüse.

gestellt werden. Bei dem mir zur Verfügung stehenden ausgewachsenen männlichen Individuum hat der Hoden wohl die maximale relative Grösse (zur „Leber“) erreicht (Fig. 13, *h* u. *midr*). Die „Lebersubstanz“ erscheint hier im Bereich der Gonade bloss noch als dreiseitiges, pyramidenförmiges, in die Hodenmasse eingekleites Gebilde, das diese zum gewundenen Kegel, d. h. zur Spirale des Eingeweidesackes ergänzt. Der Ausdruck „Leberspirale“, wie

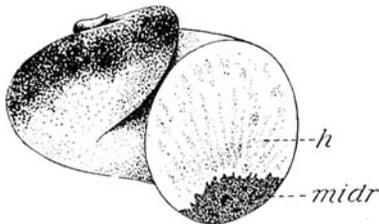


Fig. 13. Verhältnis von Hoden- u. Mitteldarmdrüsenmasse bei einem grossen Individuum von *P. cinerea*. Querschnitt auf der Grenze des dritten u. letzten Viertels der 2. Spiralwindung. *h* Hoden, *midr* Mitteldarmdrüse. 4:1.

ich ihn bei der Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates etwa brauche, wäre also hier unzulässig. Eine ähnliche, wenn auch nicht ganz so weitgehende relative Massigkeit des Hodens habe ich auch bei einem grossen Individuum der zu Vergleichszwecken herangezogenen *A. gigas* gefunden (Fig. 14, *h* u. *midr*). Bei den meisten daraufhin untersuchten Exemplaren dieser neuweltlichen *Ampullariide*, die allerdings dem genannten Individuum an Grösse nachstehen, stellte ich eine wesentlich ge-

ringere relative Hodenentwicklung fest. Die Beschreibung der Form und relativen Grösse des Hodens, wie sie SACHWATKIN (1920) gibt, umfasst denn auch lediglich solche Befunde. Nach ihr ist die Gestalt des Hodens für *A. gigas* die gleiche, wie ich sie für den distalen Teil der Mitteldarmdrüse bei maximaler Gonadenausbildung für *P. cinerea* angegeben habe. Gestützt auf den erwähnten Befund an *A. gigas* darf aber wohl gesagt werden, dass zwischen *P. cinerea* und *A. gigas* bezüglich der relativen Massigkeit und der Form der männlichen Geschlechtsdrüse kein durchgreifender Unterschied besteht. Die geringe Massigkeit des Hodens bei einer Grosszahl der von SACHWATKIN und mir untersuchten Individuen der Spezies *A. gigas* mag vielleicht, abgesehen von dem Reifegrad und der Periode des Geschlechts-

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

lebens, auch damit zusammenhängen, dass die Tiere auf lange Dauer ihrer natürlichen Umgebung entzogen sind und als Aquariumbewohner ihre Existenz fristen. Dafür scheint mir auch das Unterbleiben der Fortpflanzung zu sprechen. Das Expeditionsmaterial von *P. cinerea* hingegen kommt direkt aus dem natürlichen biologischen Milieu.

Die gelbliche Hodenmasse hebt sich scharf von der graubraunen Mitteldarmdrüsensubstanz ab, wie beim Weibchen das Ovar. Das männliche Tier ist aber auf den ersten Blick schon vom weiblichen zu unterscheiden durch die Grösse der Gonade, auch in den Fällen, wo der Hoden noch weniger massig ist.

Durch behutsames Wegpräparieren der peripheren Hodenpartien mittelst einer feinen Pincette — am besten im proximalen Abschnitt des Organs — kommt das System der Sammelkanälchen zum Vorschein, von dem aus der Samenleiter seinen Anfang nimmt.

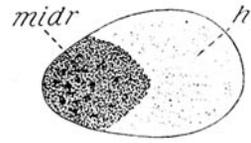


Fig. 14. Verhältnis von Hoden- u. Mitteldarmdrüsenmasse bei einem grossen Individuum von *A. gigas*. Querschnitt auf der Grenze der 1. u. 2. Spiralkwindung. *h* Hoden, *midr* Mitteldarmdrüse. 4: 1.

## b. Der Leitungsweg.

Der Samenleiter besteht aus drei verschiedenen Teilen.

### 1. Teil.

Der erste Abschnitt des Vas deferens, in den die Hauptsammelkanälchen des Hodens das Geschlechtsprodukt führen, verläuft auf der Spindelseite der Spirale. Er ist erheblich dünner als der entsprechende Abschnitt des weiblichen Leitungsweges und daher auch makroskopisch weniger leicht aufzufinden. Es gelingt indessen immer, ihn ohne jegliche Präparation (ausser den beiden vorgenannten lateralen Längsschnitten am Tier) in seinem ganzen Verlauf zu verfolgen. Hebt man die dem hinteren Teil der rechten Körperseite anliegende Spirale des Eingeweidetasches vorsichtig nach Möglichkeit auf, so wird das Ende dieses dünnen Abschnittes des Vas deferens und seine Verbindung mit dem nächstfolgenden Teil sichtbar (Fig. 15, *sl*<sup>1</sup>, *sl*<sup>2</sup> u. *sl*<sup>3</sup>). Durch etappenweises, nach dem Apex der Spirale fortschreitendes Auseinanderlegen ihrer Windungen bekommt man nach und nach ein vollständiges Bild vom ersten Teil des Samenleiters. Die Einmündung in den zweiten Teil des Geschlechtsweges erfolgt von links unten.

### 2. u. 3. Teil: Vesicula seminalis und Prostata.

Der Übergang vom sehr dünnen Abschnitt des Samenleiters in den anschliessenden, relativ dicken Abschnitt desselben (Fig. 15, *sl*<sup>1</sup> u. *sl*<sup>2</sup>) ist nicht bloss durch die grossen Dickenunterschiede charakterisiert, sondern auch noch

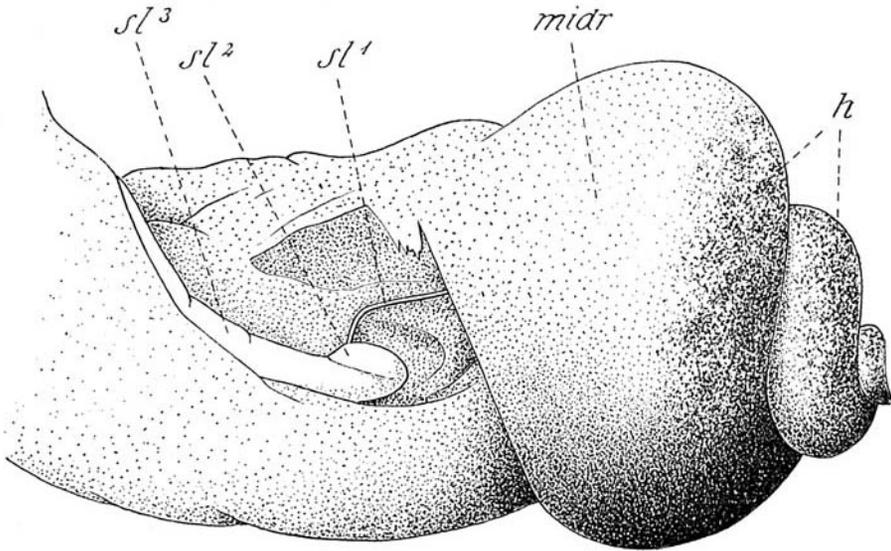


Fig. 15. Eingeweesack mit Hoden u. Samenleiter. *h* Hoden, *midr* Mitteldarmdrüse, *sl¹* 1. Teil d. Samenleiters, *sl²* 2. Teil d. Samenleit. (Vesicula seminalis), *sl³* 3. Teil d. Samenleit. (Prostata). 6: 1. durch die Art der Verbindung der beiden Teile. Der zweite Teil ist nämlich nicht die direkte Fortsetzung des ersten; die Einmündung erfolgt vielmehr so, dass jener nach hinten einen Blindsack darstellt, weshalb er als Vesicula seminalis gedeutet werden kann.

Der dritte Teil des Vas deferens hingegen schliesst so an den zweiten an, dass beide zusammen bei makroskopischer Betrachtung einen einzigen,

bei geschlechtsreifen Tieren hinten knieförmig gebogenen Abschnitt darstellen, der sich an der rechten Seite des Körpers in Begleitung des Enddarms, parallel zur Kieme, von hinten nach vorn zieht, da, wo die Mantelfalte an den Nacken grenzt (Fig. 16, *sl²* u. *sl³*). Auf seinem Verlauf nach vorn nimmt das Endstück des Leitungsweges, das SACHWATKIN (1920) seiner drüsigen Wandverdickung wegen als Prostata betrachtet, allmählich etwas an Dicke ab. Die Geschlechtsöffnung befindet sich auf einer Papille, die rechts von der Abgangsstelle des freien Rectums fixiert ist (Fig. 17, 18 u. 19 *pa*). Sie zeigt ungefähr die Länge dieses freien Darmstückes und legt sich quer oder schräg darüber. Dadurch wird die offene Überführung des Samens in den Begattungsapparat, der links vom freien Rectum am Mantel fixiert ist, erleichtert.

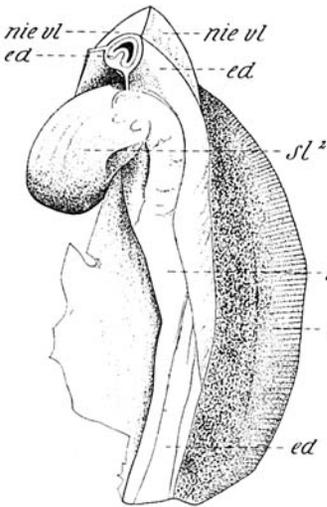


Fig. 16. 2. u. 3. Teil des Samenleiters im Zusammenhang mit der Umgebung, sehr massig. *ct* Ctenidium, *ed* Enddarm, *nie vl* Vorderlappen d. Niere, *sl²* 2. Teil d. Samenleit. (Vesicula seminalis), *sl³* 3. Teil d. Samenleit. (Prostata). 4: 1.

c. Das Begattungsorgan.

Die eben genannte Lage des Begattungsorgans an der rechten vorderen Partie der Decke der Mantelhöhle ist nicht die den *Prosobranchiern*, speziell den *Monotocardia*, eigene. Die dieser Gruppe zukommende Lage beschreibt HESCHELER (1900) folgendermassen:

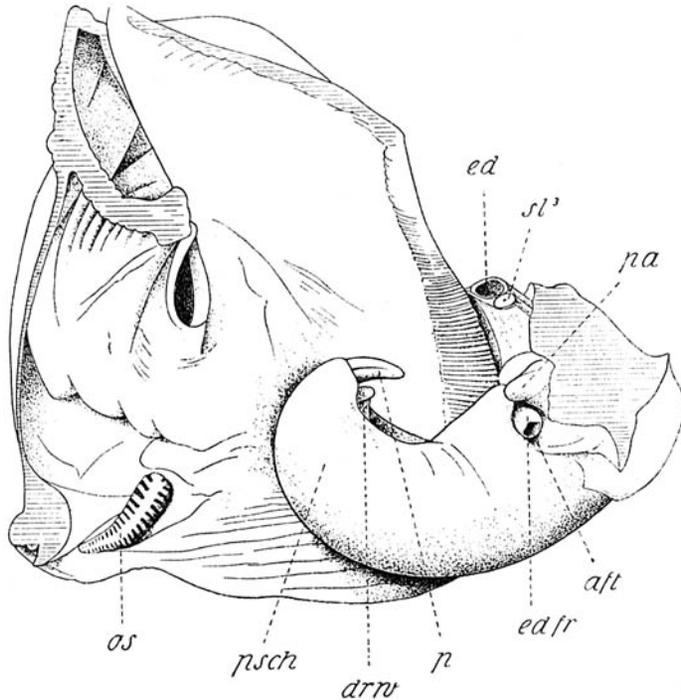


Fig. 17. Innenfläche der Mantelfalte. Kopulationsapparat in seiner natürlichen Lage. *aft* After, *ed* Enddarm, *ed fr* freies Enddarmstück, *os* Osphradium, *p* Penis, *pa* Papille mit der Geschlechtsöffnung, *drw* Drüsenwulst, *psch* Penisscheide, *sl*<sup>3</sup> 3. Teil d. Samenleiters (Prostata). 4: 1.

„Dieser Penis findet sich nicht an der Stelle, wo ursprünglich die Geschlechtsöffnung liegt, nämlich nicht in der Mantelhöhle. Hier könnte er nicht functionieren. Er findet sich in der That in freier Lage auf der rechten Seite des Kopfes oder Nackens (Fig. 116, p. 107) als ein dehnbarer, frei vorragender, oft ansehnliche Dimensionen erreichender, muskulöser Anhang“ (p. 375—376).

Die Befestigung des Kopulationsapparates am Mantel ist für die ganze Familie der *Ampullariidae* charakteristisch, was aus der Literatur hervorgeht. Durch die Unterbringung in der Mantelhöhle erleidet das Begattungsorgan insofern keine Einschränkung seiner Bewegungsfähigkeit, als es vorn am freien Mantelrand lokalisiert ist und fast in seiner ganzen Länge nach aussen umgeschlagen werden kann.

Bei *P. cinerea* besteht es aus zwei Teilen, dem Penis und der Penisscheide (Fig. 17, 18 u. 19, *p* u. *psch*), die beide kräftig entwickelt sind.

Wegen seiner Grösse tritt das Kopulationsorgan beim leichten Heben des Mantels am unpräparierten Tier schon in Erscheinung. Dies ist neben der Gonade ein weiteres Merkmal für eine rasche Bestimmung des Geschlechtes am toten Material. Ohne Zweifel gilt aber das, was SACHWATKIN über dieses Merkmal betr. Geschlechtsbestimmung an lebenden Individuen von *A. gigas* sagt, auch für *P. cinerea*. Die proximale Partie der Penisscheide, die vor dem vorderen Ende der Kieme und wie bereits gesagt, links vom freien Rectum liegt, ist vorn innig mit der Mantelfalte verwachsen und erscheint links sogar als

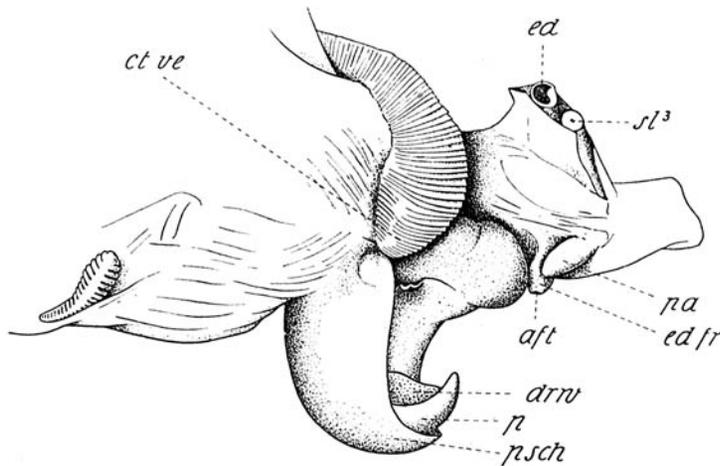


Fig. 18. Kopulationsapparat im Zusammenhang mit der Mantelfalte, um 180° umgelegt. *aft* After, *ct ve* vorderes Ende des Ctenidiums, *ed* Enddarm, *ed fr* freies Enddarmstück, *p* Penis, *pa* Papille mit der Geschlechtsöffnung, *drw* Drüsenwulst d. Penisscheide, *psch* Penisscheide, *sl<sup>3</sup>* 3. Teil d. Samenleiters (Prostata). 4: 1.

natürliche Fortsetzung von ihr. Während dieser proximale Teil annähernd gleichlaufend mit dem quer zur Längsachse des Tieres ziehenden vorderen Mantelfaltenrand ist, wendet sich die distale, freie Partie der Penisscheide bogenförmig nach hinten. Abgesehen von der Verwachsung mit dem Mantel gehen beide Teile allmählich ineinander über. Die Penisscheide ist nicht ein geschlossenes Rohr; sie ist einfach ein dicker Hautlappen (Fig. 19, *psch*), dessen Seitenränder zusammentreten und einander decken, so, dass am Ende der Scheide eine Öffnung bleibt für den durchtretenden Penis (Fig. 18, *p* u. *psch*). Dabei bildet der untere, teils überdeckte Rand in seiner zweiten Hälfte einen drüsigen, bis zur Spitze reichenden Wulst (Fig. 17, 18 u. 19, *drw*), dem der Penis anliegt. Jedenfalls handelt es sich hier um eine Drüse, deren Sekret beim Begattungsakt eine Rolle spielt. Der dicke, gebogene Penis nimmt seinen Ursprung am Grunde der Scheide und zwar direkt neben der Abgangsstelle des freien Enddarmstückes (Fig. 19). Seine Wurzel erscheint aussen als halbkugelige Anschwellung. Da er länger ist als die Penisscheide, ragt er am distalen Ende derselben mit seinem spitzen Teil frei heraus (Fig.

17 u. 18, *p*). Auch der Penis ist kein geschlossenes Rohr, sondern ähnlich der Scheide ein muskulöser Hautlappen, der durch Einrollen in der Längsachse bis zur Annäherung oder gar Berührung der Seitenränder ein kegelförmiges Gebilde darstellt, das eine seichte Längsrinne in sich schliesst. Diese ist nach aussen in ihrem ganzen Verlauf durch den schmalen Spalt, der von den Seitenrändern gebildet wird, offen. Er befindet sich auf der inneren, d. h. konkaven Seite des Penis. Es ist möglich, dass beim lebenden Tier die Seitenränder des Penis keinen Spalt frei lassen, dass er also hier bloss eine Kontraktionserscheinung ist. Der untere, mit dem Drüsenwulst versehene Scheidenrand geht direkt in den einen Penisrand über, wodurch der innige Zusammenhang von Penisscheide und Penis dargestellt ist (Fig. 19). Der ganze Begattungsapparat ist denn auch nichts anderes als ein in zwei Teile differenzierter Lappen der Decke der Mantelhöhle.

So einfach wie hier bei *P. cinerea* ist er bei *A. gigas* nicht. Wenn ich kurz auf den baulichen Unterschied zu sprechen komme, tue ich es deshalb, damit ich in dem Kapitel über den äusseren Hermaphroditismus der Weibchen bloss noch darauf hinweisen kann. Im Gegensatz zum offenen, dicken, in der Penisscheide liegenden und diese an Länge nicht wesentlich übertreffenden Penis von *P. cinerea* besitzt *A. gigas* einen geschlossenen, dünnen und sehr langen, in einer besonderen, neben der Penisscheide angebrachten Penistasche aufgerollten Penis. Die Penisscheide ist ebenso massig wie bei *P. cinerea*, aber gestreckt. Bezüglich Einzelheiten über den Begattungsapparat von *A. gigas* verweise ich auf die Beschreibung von SACHWATKIN (1920). Die beiden Formen weichen also im Bau des Kopulationsapparates erheblich voneinander ab.

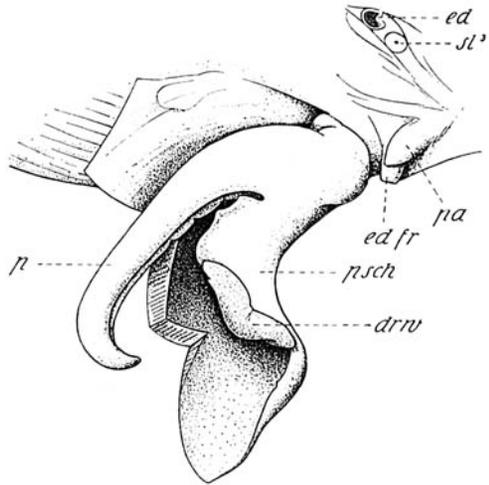


Fig. 19. Kopulationsapparat. Penisscheide aus-  
breitet (durch 2 quere Einschnitte ermöglicht) und  
Penis freigelegt. *ed* Enddarm, *ed fr* freies End-  
darmstück, *p* Penis, *pa* Papille mit der Geschlechts-  
öffnung, *drw* Drüsenwulst d. Penisscheide, *psch*  
Penisscheide, *s*<sup>3</sup> 3. Teil d. Samenleiters (Prostata). 4: 1.

## B. WEIBLICHER GESCHLECHTSAPPARAT.

Der weibliche Geschlechtsapparat wird auf dieselbe Weise herauspräpariert wie der männliche. Er besteht aus der Gonade (Ovarium) und dem Leitungsweg (Eileiter i. w. S.).

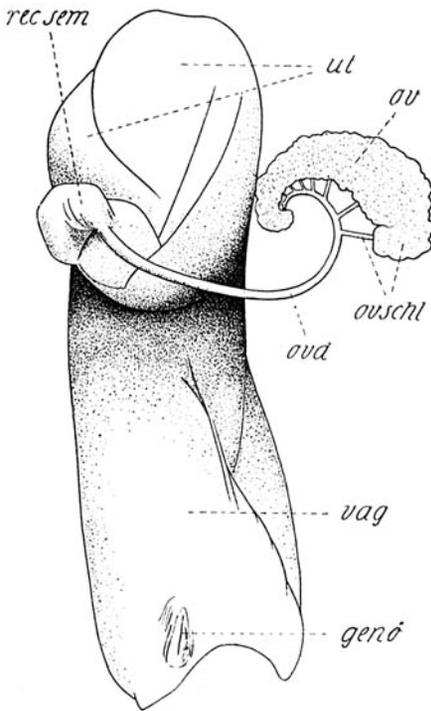


Fig. 20. Weiblicher Genitalapparat in seiner maximalen Massigkeit. Ventralansicht. Ovarium u. Oviduct etwas schematisiert. *genö* Geschlechtsöffnung, *ov* Ovarium, *ovd* Oviduct, *ovschl* einzelner Schlauch des Ovariums mit seinen Verzweigungen, *rec sem* Receptaculum seminis, *ut* Uterus, *vag* Vagina.  $3\frac{1}{3}:1$ .

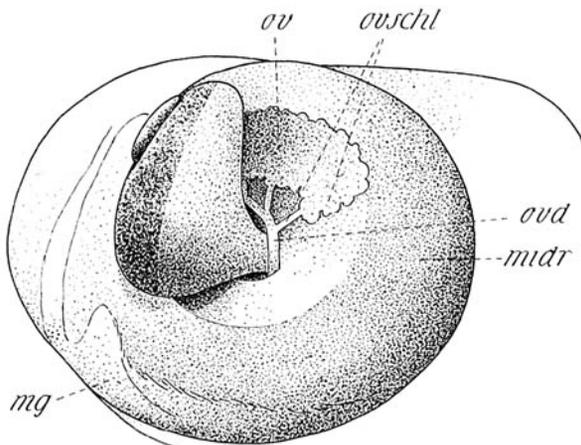


Fig. 21. Eingeweidespirale mit auseinandergelassenen Windungen zur Darstellung eines Teils der weiblichen Gonade. *mg* Magen, *midr* Mitteldarmdrüse, *ov* Ovarium, *ovd* Oviduct, *ovschl* einzelner Schlauch des Ovariums mit seinen Verzweigungen.  $4:1$ .

#### a. Die Gonade: Ovarium.

Das Ovarium ist auf der einwärts gerichteten Fläche der Windungen des Eingeweidesackes ausgebreitet, flächenhaft im Gegensatz zum massigen Hoden (Fig. 21, *ov*). Es ist auf die ersten  $2\frac{1}{2}$  Windungen des Eingeweidesackes beschränkt, reicht aber nicht ganz bis zur Spitze, so dass gewöhnlich die erste halbe Windung keinen Ovariumbelag zeigt, wenigstens bei makroskopischer Betrachtung. Das eigentliche Ausdehnungsgebiet beträgt somit ca. zwei Windungen. Das proximale Ende befindet sich in der Nähe des Magenfundus.

Die Windungen des Eingeweidesackes, auf welche das Ovar sich erstreckt, werden, abgesehen vom kleinen Anteil des letztern, ausschliesslich von dem distalen Teil der Mitteldarmdrüse („Leber“) gebildet. Dieses graubraune Organ bekommt durch das aufliegende Körperepithel ein schieferfarbenes Aussehen. Von ihm hebt sich deutlich das gelblichweisse Ovarium ab. Noch schärfer tritt dieses zutage,

wenn das bedeckende Epithel entfernt ist. Das Ovarium wird zufolge seiner Lage in der Regel erst sichtbar, wenn die Windungen der „Leberspirale“ auseinandergehoben werden (Fig. 21, *ov*). Bei einem der untersuchten Weibchen tritt ohnedies schon ein schmaler Saum der Gonade in Erscheinung, indem er von der inneren Windungsfläche aus etwas nach oben übergreift (Fig. 26, *ov*).

Das Ovarium setzt sich aus reich verzweigten Schläuchen zusammen, welche etwa die Form der zusammengesetzten alveolo-tubulösen Drüse haben (Fig. 22, *ov* u. Fig. 23, *ovschl*). Die Gesamtheit der Verzweigungen der Ovariumschläuche kann als dünne kompakte Schicht erscheinen (Fig. 21, *ov*), oder es treten die einzelnen Schläuche und sogar auch deren Einzelheiten hervor (Fig. 22, *ov*). Es liegt nahe, diese Unterschiede, soweit es sich um ausgewachsene Tiere handelt, auf verschiedene

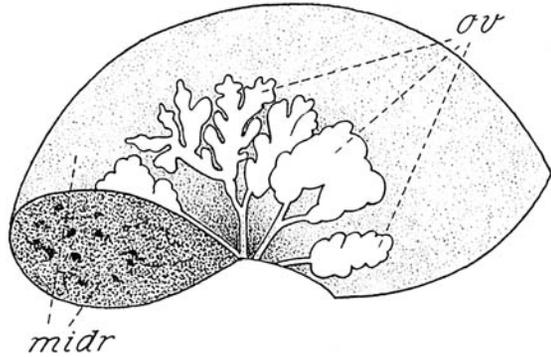


Fig. 22. Isoliertes Stück der Eingeweidspirale mit der entsprechenden Ovariumpartie. *midr* Mitteldarmdrüse, *ov* Ovarium. 6: 1.

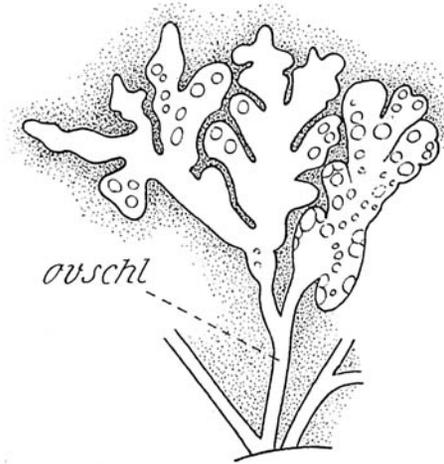


Fig. 23. Einzelner Ovariumschlauch.

stehende und weniger sich abhebende, verschieden grosse Körner in Ovarien mit isolierten Schläuchen (Fig. 23).

Perioden des Geschlechtslebens zurückzuführen. Dass es sich tatsächlich um verschiedene Stadien der Geschlechtsentwicklung handelt, geht schon daraus hervor, dass die von mir untersuchten Individuen mit einem kompakten Ovarium auch eine kräftig ausgebildete Vagina aufweisen im Gegensatz zu den Individuen, deren Ovar die einzelnen Schläuche zeigt, deren Vagina aber geringere Dickendimensionen besitzt. Dafür spricht ferner der Inhalt der Ovariumschläuche: sehr dicht gehäufte, intensiv gefärbte Körnchen in kompakten Ovarien, weniger dicht

## b. Der Leitungsweg.

Der Leitungsweg der Eier besteht aus vier bezüglich Länge und Dicke sehr verschiedenen Teilen.

### 1. Teil: Oviduct.

Die Schläuche, welche das Ovarium zusammensetzen, münden alle von der gleichen Seite in einen Sammelkanal, welcher der inneren Spirallinie,

der „Leberspirale“, d. h. der Spindelseite der Schale entlang zieht (Fig. 20 u. 21, *ovschl*, *ovd*). Nach der Aufnahme sämtlicher Ovariumschläuche setzt sich der Kanal als Oviduct (Eileiter i. e. S.) in gleichem Sinne fort und mündet in den zweiten Teil des Leitungsweges, in das sog. Receptaculum seminis (Fig. 20, 24 u. 25, *rec sem*). Die Dicke ist eine auf der ganzen Strecke fast gleichmässige.

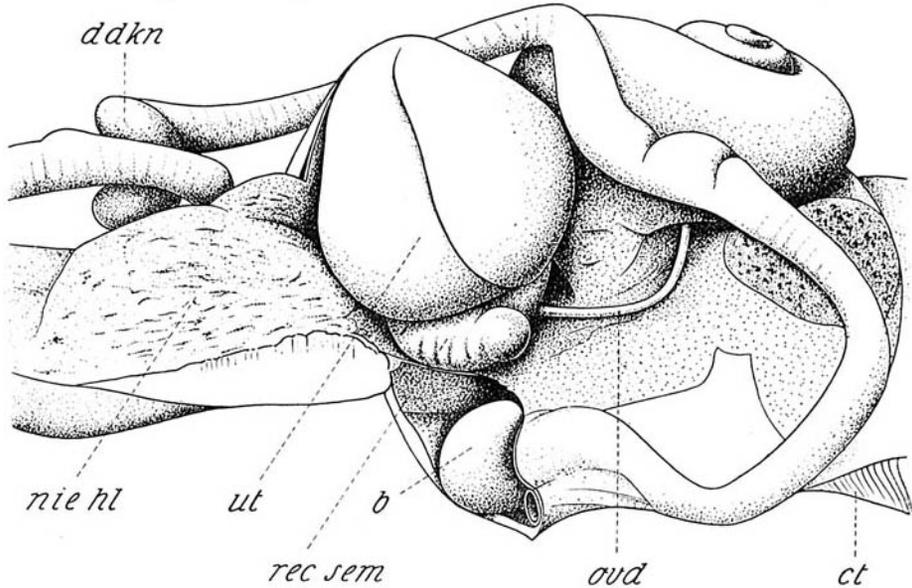


Fig. 24. Oviduct, Receptaculum seminis und Uterus im Zusammenhang mit ihrer Umgebung. *b* Bulbus, *ct* Ctenidium, *dkn* Dünndarmknäuel, *nie hl* Hinterlappen d. Niere, *rec sem* Receptaculum seminis, *ut* Uterus. 4:1.

## 2. Teil: Receptaculum seminis.

Die Uterusdrüse (Fig. 20 u. 24, *ut*) zeigt links vorn ein bezüglich Form und Farbe scharf von ihr abgehobenes Gebilde, in welches der Oviduct (*ovd*) einmündet. Mit dem Uterus steht es durch ein grösseres Lumen in Kommunikation. Zwischen der Eingangs- und Ausgangsöffnung ist das Organ blindsackartig erweitert (Fig. 25, *A* u. *B*). Es zeigt muskulösen Charakter und ist als Receptaculum seminis zu deuten. Dieses grenzt an die rechte Hälfte der fixierten Lungenhöhlenbodenpartie und an das Pericard.

Bei *A. gigas* ist das Receptaculum seminis fast ganz in die Uterusdrüse eingebettet und daher erst nach Entfernen ihrer oberflächlichen Partien sichtbar.

## 3. Teil: Uterus.

Der Uterus ist der dickste Abschnitt des weiblichen Leitungsweges (Fig. 20 u. 24, *ut*). Er hebt sich von den übrigen, weissgelb gefärbten Teilen des-

selben ausserdem noch durch seine rötlichgelbe Farbe ab. Der Übergang vom Uterus in den Endabschnitt des Geschlechtsweges ist darum auch da noch deutlich ausgesprochen, wo letzterer eine Dickenentwicklung aufweist, die derjenigen des Uterus nicht merklich viel nachsteht. Der Farbenunterschied tritt kaum oder doch weniger deutlich zutage bei Individuen mit nicht massig, resp. schwächer ausgebildetem Endabschnitt des Leitungsweges, indem hier der Uterus annähernd die Farbe der anschliessenden Teile zeigt.

Die Grösse des Uterus ist bei denjenigen untersuchten Tieren, die ungefähr die gleiche Körpergrösse haben und wohl als ausgewachsen zu betrachten sind, nicht eine erheblich verschiedene. Die Massigkeit, wie ich

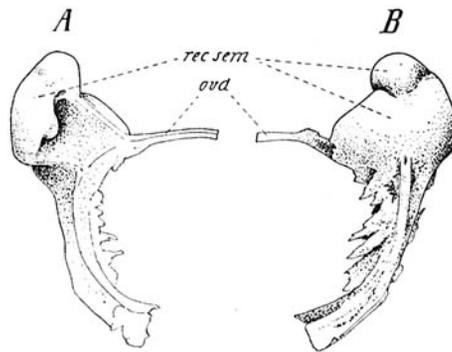


Fig. 25. Receptaculum seminis, isoliert. ovid Oviduct. 4: 1.

sie bei Individuen dieser Grösse von *A. gigas* gefunden habe, wird hier nicht erreicht. Der Uterus befindet sich in der hinteren Partie des Körpers (Fig. 26, *ut*). Er ist z. T. schon ohne Präparation sichtbar, beim blossen Heben der Spirale des Eingeweidesackes, indem er da direkt vom Körperepithel bekleidet und damit an der Bildung der Körperoberfläche beteiligt ist. Der übrige, grössere Teil des Uterus aber ist von verschiedenen Organen bedeckt, welche auch sein Relief bedingen. Die kappenartige Bedeckung durch den Hinterlappen der Niere (Fig. 24, *nie hl*) ist nur kleinteils eine unmittelbare; denn unter diesem Nierenlappen befinden sich der Darmknäuel (Fig. 7 u. 24, *ddkn*) und der zweite Schenkel der auf den Magen folgenden Darmschlinge, die dem Uterus direkt anliegen (Fig. 7 u. 24). An ihn stossen ferner ein Teil des Vorderlappens der Niere, der dem Pericard zugelegene Teil des Magens und dessen anschliessende „Leberpartie“, sowie der Oesophagus. Hinten rechts zieht z. T. das in den Hinterlappen der Niere eingekeilte Stück des Enddarms und seine Fortsetzung nach vorn über ihn weg. In der Gegend des Receptaculum seminis grenzt schliesslich der Uterus an die rechte Hälfte der fixierten Lungenhöhlenbodenpartie und an den hinteren Teil der Mantelhöhle.

#### 4. Teil: Vagina.

Der auf den Uterus folgende Endabschnitt des Leitungsweges kann als Vagina (Fig. 20, 26 u. 27, *vag*) bezeichnet werden. Diese verläuft an der

rechten Seite der Mantelhöhle nach vorn, parallel zu der mehr einwärts, am Mantelhöhlendach gelegenen Kieme (Fig. 26, *ct*). Zwischen ihr und der Vagina befindet sich der Enddarm (Fig. 26 u. 27, *ed*), der dieser so dicht anliegen kann, dass er sich von ihr plastisch gar nicht mehr abhebt. In der Nähe des Rectums zieht die Rückenfalte, die von der Pericardgegend, also vom Hintergrund der Mantelhöhle kommt, längs über die Vagina hin nach

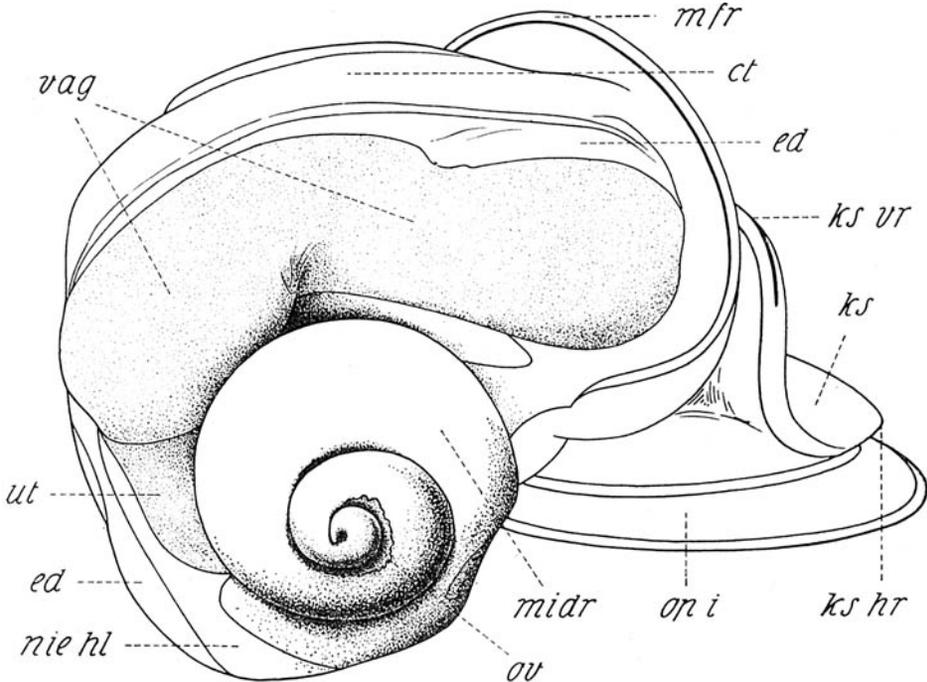


Fig. 26. Weibliches Tier mit maximal entwickeltem Genitalapparat von der rechten Seite gesehen. Ovarium, Uterus u. Vagina. *ct* Ctenidium, *ed* Enddarm, *ks* Kriechsohle, *ks hr* Hinterrand d. Kriechs., *ks vr* Vorderrand d. Kriechs., *mfr* Mantelfaltenrand, *midr* Mitteldarmdrüse, *nie hl* Hinterlappen d. Niere, *op i* Innenfläche d. Operculums, *ov* Ovarium, *ut* Uterus, *vag* Vagina.  $3\frac{1}{8}$ : 1.

vorn, etwas einwärts strebend, zum rechten Nackenlappen (Fig. 10 u. 27, *rf*). Die Geschlechtsöffnung (Fig. 20 u. 27, *genö*) liegt rechts von der Abgangsstelle des freien Rectums (Fig. 27, *ed fr*). Die Vagina ist mehr oder weniger walzenförmig. Bezüglich der Dicke bestehen bei den von mir untersuchten Individuen von ungefähr gleicher Körpergrösse erhebliche Unterschiede. So beträgt z. B. bei einem Tier die Dicke der Vagina beim Übergang in den Uterus 6,8 mm, bei einem andern bloss 2,7 mm, oder die Dicke der Vagina in der Mitte gemessen 5,9 resp. 1,8 mm. Eine maximal entwickelte Vagina zeigt Fig. 20, die übrigens den gesamten Geschlechtsapparat in seiner verhältnismässig grössten Massigkeit darstellt. In Figur 26 sehen wir diese überaus voluminöse Vagina desselben Weibchens von der lateralen Seite. Die weitgehenden Ungleichheiten in der Massigkeit des Endabschnittes des Lei-

tungsweges sind auf verschiedene Stadien des Geschlechtslebens zurückzuführen. Die Vagina kann derart massig sein, dass sie mit dem Uterus zusammen ein mehr oder weniger einheitliches, walzenförmiges Gebilde darstellt, das aber stark gebogen ist und zwar im Sinne einer Fortsetzung der Spirale des gewundenen Eingeweidesackes (Fig. 20 u. 26, *ut* u. *vag*). In

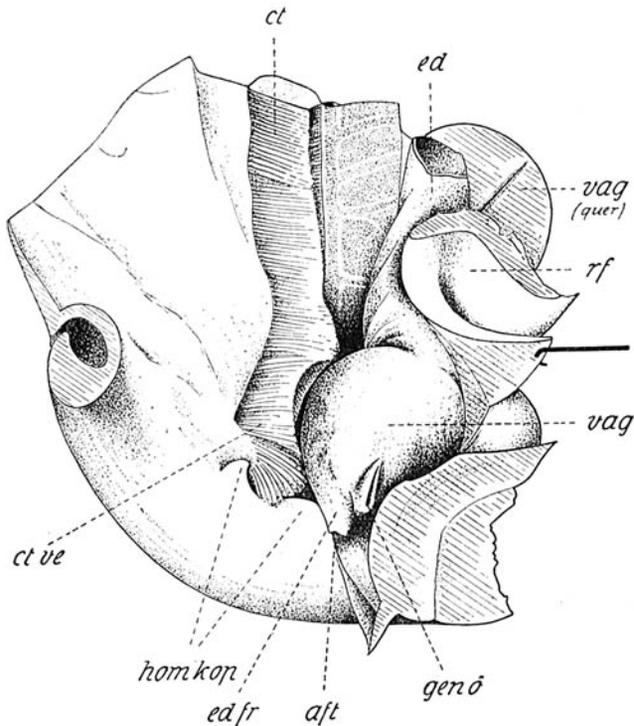


Fig. 27. Rechte vordere Partie der Innenfläche der Mantelfalte. Endteil der Vagina und seine Beziehungen zu den benachbarten Organen. *aft* After, *ct* Ctenidium, *ct ve* vorderes Ende des Ctenidiums, *ed* Enddarm, *ed fr* freies Enddarmstück, *gen ö* Geschlechtsöffnung, *hom kop* Homologon des männlichen Kopulationsapparates, *rf* Rückenfalte, *vag* Vagina. 4: 1.

diesem Bogen der Vagina und des Uterus liegen die freien „Leberwindungen“ (Fig. 26, *ut* u. *vag, midr*). Augenfällige Unterschiede in der Massigkeit der Vagina habe ich auch bei *A. gigas* gefunden. Zur Untersuchung gelangte das Material von Prof. PLATE und vom hiesigen Zoologischen Laboratorium. Trotzdem beides als *A. gigas* bezeichnet war, glaubte ich anfänglich doch, zwei verschiedene Spezies vor mir zu haben, insofern die bis dahin untersuchten Weibchen jener Serie eine im vorderen Teil stark angeschwollene Vagina besitzen, welche die Form einer Keule wiedergibt, während bei den zur Untersuchung gelangten weiblichen Tieren der letzteren Serie die Vagina nicht massig und im ganzen Verlauf ungefähr gleichmässig entwickelt ist. Eine nachträgliche, diesbezügliche Durchsicht des ganzen vorhandenen Materials zeigte dann aber, dass beide Ausbildungsformen der Vagina in dieser

wie in jener Serie zu finden sind. Wir haben es auch da wieder bloss mit verschiedenen Stadien des Geschlechtslebens zu tun.

Wenn SACHWATKIN (1920) den Durchmesser der Vagina ungefähr dem des Endabschnittes des männlichen Leitungsweges gleichsetzt, so ist also noch beizufügen, dass dies für ein bestimmtes Geschlechtsstadium, nicht aber allgemein gültig ist.

Die maximale Massigkeit der Vagina erstreckt sich bei *P. cinerea* auf das ganze Organ, während sie bei *A. gigas* auf den vorderen Teil desselben beschränkt ist, so dass also der unter der Rückenfalte hindurchziehende, sie kreuzende Vaginalabschnitt dem Endteil an Dicke wesentlich nachsteht, wodurch die bereits erwähnte Keulenform zustande kommt.

### C. ÄUSSERER HERMAPHRODITISMUS DER WEIBLICHEN INDIVIDUEN.

Schon bei meinen ersten Untersuchungen an abgestorbenen Tieren von *A. gigas*, die ich zum Zwecke einer allgemeinen Orientierung über den äusseren und inneren Bau eines Vertreters der *Ampullariidae* anstellte, fiel mir bei einem Weibchen ein in der Nähe des vorderen Mantelfaltenrandes, zwischen der Abgangsstelle des freien Enddarms und dem Kopfende der Kieme befindliches, mit seiner Längsachse transversal gestelltes Gebilde von der Gestalt eines Hörnchens auf, dessen vordere Seite, abgesehen von der nach links gerichteten Spitze, ohne Grenze in den Mantel übergeht. Ich untersuchte dann einige weitere weibliche Tiere daraufhin und konnte das fragliche Mantelfaltengebilde mehr oder weniger ausgesprochen auch bei ihnen feststellen. Da ich es nicht zum weiblichen Geschlechtsapparat gehörig betrachten und es auch nicht als ein bestimmtes Organ der Mantelhöhle des weiblichen Tieres deuten konnte, kam mir in Anbetracht seiner Lage, die doch dieselbe ist wie die des Kopulationsorgans der Männchen, die Vermutung, es könnte sich um einen nicht voll ausgebildeten Begattungsapparat handeln.

SACHWATKIN (1920) erwähnt das betreffende Gebilde in seiner Arbeit über „Das Urogenitalsystem von *Ampullaria gigas* Spix“ nicht. Auf seiner Textzeichnung *E*<sup>1</sup> (p. 23) hingegen ist es angedeutet (vergl. mit meiner Fig. 27, *hom kop*).

Da es sich zuweilen nur wenig, fast unmerklich von der Decke der Mantelhöhle abhebt, hat er ihm wohl keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt, jedenfalls aber nicht die Bedeutung eines Organs beigemessen.

Von der genannten Form des fraglichen Gebildes erheblich abweichend ist der Befund bei einem Weibchen von *A. gigas* aus der Serie von Prof. PLATE. Hier besteht das Organ aus zwei, an der Basis zusammenhängenden Teilen, einem neben dem freien Rectum liegenden und einem etwas weiter vorn plazierten, links an jenen anschliessenden Teil. Der rechts gelegene

Teil ist knieförmig gebogen. Die proximale Partie ist zylinderförmig, die distale ist am Ende etwas massiger. Der links angeschlossene Teil stellt einen dreieckigen, dicken Hautlappen dar, der, um 180° nach vorn umgeschlagen, eine Längsrinne zeigt. Jener würde nach meiner Deutung der Penistasche, dieser der Penisscheide (Bau des Begattungsapparates der Männchen von *A. gigas* s. p. 373) entsprechen, mit dem Unterschied, dass beide in einem ganz andern proportionalen Verhältnis zueinander stehen als beim ausgewachsenen Männchen. In meiner Ansicht wurde ich bestärkt, als mir später der Kopulationsapparat eines mittelgrossen männlichen Individuums von *A. gigas* zu Gesicht kam, wo die Penisscheide die Penistasche ebenfalls an Grösse noch nicht übertrifft. Doch ist es hier nicht meine Aufgabe, näher auf die Verhältnisse bei *A. gigas* einzugehen. Ich gedenke an anderer Stelle darüber zu berichten. Vielmehr interessiert hier das diesbezügliche Verhalten der Weibchen von *P. cinerea*. Auch da ist das betreffende Mantelfaltengebilde vorhanden, an derselben Stelle wie bei *A. gigas*, mit dem Unterschied nur, dass es mit seiner Spitze etwas weiter nach links, also über das Kopfeende der Kieme hinausreicht, wodurch dieses hinter das fragliche Organ zu liegen kommt (Fig. 27, *hom kop*). Nach vorn ist es in seiner ganzen Länge, die ebenfalls transversal läuft, nicht von der Mantelfalte abgehoben. Zur näheren Untersuchung bei stärkerer Lupenvergrößerung führte ich vom freien, vorderen Mantelfaltenrande aus, rechtwinklig zu ihm, einen Schnitt und zwar so, dass das Gebilde in seiner dem Rectum angrenzenden Partie noch getroffen wurde. Nun konnte es umgeschlagen werden. Ich sah mich in meinen Erwartungen nicht getäuscht. Das fragliche Organ erwies sich als ein von der Mantelfalte abgehender, eingerollter Hautlappen, der einen zweiten, ebenfalls längs eingerollten, aber kürzeren Lappen einschliesst. Dieser letztere ist in seiner ganzen Länge frei; mit seiner in der Nähe des Enddarms gelegenen Basis ist er mit dem grösseren Aussenlappen in Zusammenhang. Der eine seiner Längsränder ist die unmittelbare Fortsetzung des einzigen freien Längsrandes des Scheidenlappens.

Da bei hartem Alkoholmaterial durch das Aufrollen und Umlegen das Objekt leicht beschädigt wird, führte ich beim folgenden Tier ausser dem bereits genannten Schnitt zwei weitere Schnitte, den einen links von der Spitze des Organs, in gleicher Richtung wie den ersten, den andern rechtwinklig dazu hinter dem betreffenden Mantelfaltengebilde. Dadurch wird es mit dem zugehörigen Stück der Mantelfalte von der übrigen Mantelfalte losgelöst. Durch Wegzupfen der vordersten Kiemenblättchen und ihres Bodens, sowie des rechts davon befindlichen Mantelfaltengewebes, wird der eingelegte Lappen sichtbar, was Figur 28 deutlich dartut. Vergleichen wir sie mit den Figuren 18 und 19, so finden wir eine grundsätzliche Übereinstimmung. Das Organ an der Mantelfalte der beiden hierauf untersuchten Weibchen von *P. cinerea* ist somit dem Begattungsapparat der Männchen

gleichzusetzen bezüglich Lage und prinzipieller Gestalt (Fig. 28, *hom p* u. *hom psch*). Was die Form im speziellen anbetrifft, so ist das Organ in seinem distalen, freien Teil (Fig. 28, *hom psch*, *distaler Teil*) im Vergleich zum entsprechenden Teil bei männlichen Tieren sehr wenig ausgebildet und daher kurz. Ohne Zweifel haben wir es aber mit einem Kopulationsorgan zu tun, das bloss nicht die volle Entwicklung wie bei männlichen Individuen zeigt.

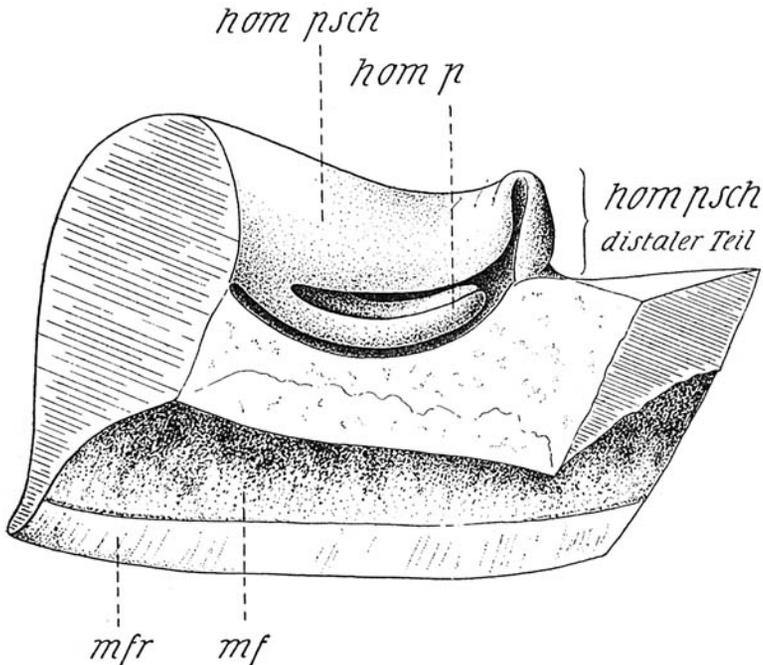


Fig. 28. Homologon des männlichen Kopulationsapparates. *hom p* Homologon des männl. Penis, *hom psch* Homologon der männl. Penisscheide, *mf* Mantelfalte, *mfr* Mantelfaltenrand. 12: 1.

Nachdem dies mit Sicherheit für die zwei Weibchen von *P. cinerea* feststand, hatte ich auch keine Bedenken mehr, das betreffende Gebilde an der Mantelfalte der daraufhin kontrollierten Exemplare von *A. gigas*, das nicht in dieser vollen Masse den Charakter des männlichen Kopulationsorgans besitzt, in gleichem Sinne zu deuten.

Es interessierte mich nun, zu wissen, ob dieser äussere Hermaphroditismus bloss eine zufällige oder aber eine allgemeine Erscheinung bei Weibchen ist. Die Tatsache, dass ich ihn bis jetzt bei allen daraufhin untersuchten weiblichen Tieren fand, schien mir schon sehr für eine Beantwortung der Frage in letzterem Sinne zu sprechen. Nachdem ich dann das Organ auch noch bei den übrigen drei mir zur Verfügung stehenden weiblichen Individuen von *P. cinerea* festgestellt hatte, desgleichen auch bei den paar bis anhin noch nicht kontrollierten Weibchen von *A. gigas*, konnte ich zum mindesten von einer allgemeinen Erscheinung bei meinem gesamten weiblichen Ampullariidenmaterial reden:

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

1. *P. cinerea* ..... 5 Weibchen.
2. *A. gigas* a) Serie PLATE ..... 5 Weibchen.  
b) Serie Zool. Inst. Zürich 13 Weibchen.

Sind auch die Serien der vorhandenen Weibchen nicht gross, so glaubte ich doch, aus ihrer Lückenlosigkeit auf einen allgemeinen äusseren Hermaphroditismus bei Weibchen von *P. cinerea* und *A. gigas* schliessen zu dürfen. Da es sich dabei um zwei verschiedene Formen handelt und zwar gar noch um eine altweltliche und eine neuweltliche Ampullariidenspezies, so schien mir ferner die Übertragung dieser Erscheinung auf die ganze Familie der *Ampullariidae*, d. h. ihrer Weibchen, möglich.

Soweit meine eigenen, von der Literatur unabhängigen, diesbezüglichen Untersuchungen und Deutungen. In Anbetracht dessen, dass die eingehende Arbeit von SACHWATKIN (1920) über den Geschlechtsapparat von *A. gigas* das soeben beschriebene, im weiteren Sinne dazugehörige Gebilde an der Mantelfalte der Weibchen nicht erwähnt und auch keine darauf sich beziehenden Angaben aus der Literatur macht, glaubte ich, bei der Deutung meiner Beobachtungen ganz auf mich angewiesen zu sein.

Wiewohl ich über die Richtigkeit der Deutung meiner Befunde nicht den geringsten Zweifel mehr hegte, erachtete ich es im Interesse einer vollständigeren morphologischen Beweisführung für tunlich, die Innervierungsverhältnisse des individuell ungleich entwickelten Kopulationsorgans der Weibchen noch zu studieren und sie mit denjenigen beim männlichen Geschlecht zu vergleichen. Letztere beschreibt BOUVIER (1887 a) in seiner umfassenden und eingehenden Arbeit über das Nervensystem der *Prosobranchier* (p. 92). Darnach werden bei *A. carinata* Penisscheide und Penis von Ästen des rechten Mantelnerven, der aus der Pleuro-subintestinalganglienmasse der rechten Seite kommt, versorgt. Von einer Wiedergabe der Art der Verzweigung dieses Nerven sehe ich ab. Die andern von BOUVIER untersuchten rechtsgewundenen Ampullariaarten (*A. zonata* und *A. polita* = *P. polita*) zeigen keine prinzipiellen Abweichungen von der beschriebenen Spezies. Der genannte Autor schreibt darum:

„Chez toutes, le pénis s'est montré comme une formation palléale innervée par les nerfs palléaux. Il est impossible, je pense, d'admettre ici, avec Ihering, que le pénis est sous la dépendance des ganglions cérébroïdes" (p. 92).

Auch bei *P. cinerea* ist der Kopulationsapparat der Männchen seiner Innervierung zufolge ein Anhangsgebilde der Decke der Mantelhöhle.

Überrascht war ich, anschliessend an die Beschreibung der Innervierung des männlichen Begattungsorgans von *A. carinata* durch BOUVIER die folgenden Angaben zu finden:

„Dans la femelle, la distribution du nerf palléal droit est très sensiblement la même, puisque le bourrelet pénial existe encore, mais rudimentaire et sans pénis; les nerfs péniaux sont plus réduits, ..." (p. 92).

Demnach hatte also auch BOUVIER bei seiner zum Zwecke des Studiums des Nervensystems untersuchten *A. carinata* an der Mantelfalte der Weibchen ein als Kopulationsorgan gedeutetes Gebilde gefunden, das er hier seiner Innervierung wegen erwähnt. Diese letztere ist im Prinzip dieselbe wie beim männlichen Tier. Mit diesem Nachweis hat BOUVIER unzweideutig das Organ bestimmt. Eine Beschreibung über das betreffende Mantelfaltengebilde selber gibt er nicht. Er macht bloss jene Angaben. Was er „bourrelet pénial“ nennt, entspricht der bei *P. cinerea* hauptsächlich nur in ihrem proximalen Teil entwickelten Penisscheide. Im Gegensatz zu meinen Befunden an der altweltlichen *Ampullariide* ist kein Penis vorhanden. In den beiden kleinen Spezialpublikationen „Sur la morphologie de l'Ampullaire“ (1887 b) und „Sur l'anatomie de l'Ampullaire“ (1888), welche letztere sich besonders auch mit dem Genitalapparat befasst, hatte ich keine das Kopulationsorgan bei Weibchen betreffende Angabe gefunden. Die Mitteilung, die BOUVIER in der zweitgenannten Veröffentlichung über den Hermaphroditismus bei einem der von ihm untersuchten Tiere macht, bezieht sich ausschliesslich auf die Geschlechtsdrüsen. SACHWATKIN (1920), der ihr begründet skeptisch gegenübersteht (p. 4), meint, sie bedürfe angesichts der Fehler, die BOUVIER bei der Beschreibung der weiblichen Geschlechtsorgane machte, einer weiteren Prüfung. Ich erachte, dass die Bemerkung BOUVIERS über das angeblich hermaphrodite Exemplar überhaupt ohne weiteres hinfällig wird und zwar infolge der von SACHWATKIN nachgewiesenen unrichtigen Plazierung der weiblichen Gonade durch BOUVIER. Wiewohl nun das Auffinden eines inneren Hermaphroditismus in keiner Weise mehr überraschen könnte, müssen doch in diesem Falle die „glandes mâles“ als das wirkliche, hier offenbar stark ausgebildete, kompakte und daher dem Auge leichter zugängliche Ovarium angesprochen werden (s. p. 375 meiner Ausführungen). PELSENEER (1920) erwähnt die diesbezügliche Angabe von BOUVIER in seiner grossen Publikation über „Les variations et leur hérédité chez les Mollusques“ als Beispiel für den zufälligen Hermaphroditismus (p. 224), das sich aber nach dem Gesagten nicht mehr halten lässt. Von der SACHWATKINSchen Feststellung, die tatsächliche Lage des Ovariums bei den *Ampullariidae* betreffend, konnte jedoch PELSENEER noch nicht Kenntnis haben.

In seiner „Etude sur l'organisation des Ampullaires“ vom Jahre 1889 beschreibt BOUVIER die einzelnen Organsysteme in abgeschlossenen Kapiteln. In dem Kapitel über den Genitalapparat, das ich ausser acht gelassen hatte, da sich SACHWATKIN diesbezüglich eingehend mit BOUVIER auseinandergesetzt hat, führt der Autor nochmals jenen von ihm als Hermaphroditismus gedeuteten, an einem einzelnen Exemplar gemachten Befund an:

„Dans un individu que j'ai étudié, une glande mâle, avec son conduit, se trouvait annexée à l'appareil femelle; morphologiquement au moins, l'animal était hermaphrodite, mais les deux glandes sexuelles se trouvaient très éloignées l'une de l'autre“ (p. 77).

Dazugekommen ist also indessen noch der von der angeblich männlichen Gonade abgehende Gang (Samenleiter). So sicher aber die angebliche „glande mâle“ das eigentliche, hier stärker in Erscheinung tretende Ovar sein muss, ebenso sicher repräsentiert der davon abgehende Gang den dünnen Oviduct. BOUVIER konnte aber bei seiner Auffassung von der abweichenden Lage der weiblichen Geschlechtsdrüse nur an eine „glande mâle avec son conduit“ denken. Was ich in der vorausgegangenen Arbeit von BOUVIER gelegentlich der Mitteilung über den angeblichen inneren Hermaphroditismus eines Individuums vermisste, nämlich das Erwähnen des äusseren Hermaphroditismus bei Weibchen, wird jetzt nachgeholt, indem er sagt:

„Sur cet individu, comme sur toutes les Ampullaires femelles, on observait un bourrelet palléal au-dessus de l'anüs; mais ce bourrelet servait de base à un pénis peu développé. Quoy et Gaymard signalent un pénis rudimentaire chez la femelle“ (p. 77).

Meine Annahme, dass ein Kopulationsorgan allgemein den Ampullariidenweibchen zukomme, erweist sich demnach („toutes les Ampullaires femelles“) als richtig. Hier ist nun auch von einem Penis die Rede. Es liegt aber weder eine Beschreibung, noch eine Abbildung vor. Die beiden von BOUVIER genannten Forscher QUOY & GAIMARD (1830—1834) erwähnen in ihrer kurzen Charakterisierung des Genus *Ampullaria* Lam. das betreffende Gebilde, ohne es deuten zu können. Ihre diesbezügliche Angabe lautet:

„Où finit la branchie en avant, se trouve, dans la femelle, un petit repli de la peau, en nid d'hirondelle, avec un court appendice. Nous en ignorons l'usage“ (p. 165).

Der originelle Vergleich mit einem „nid d'hirondelle“ ist für die Form, wie sie sich in den meisten Fällen auf den ersten Anblick repräsentiert, ein zutreffender. In der Zeichnung vom weiblichen Geschlechtsapparat (Atlas, Taf. 57, Fig. 7, o) ist das Organ eingezeichnet und zwar unter der Benennung „petite saillie semi-lunaire“. Der Penis („court appendice“) kann natürlich so nicht zur Darstellung kommen. H. v. JHERING (1887) findet das Mantelgebilde von *A. canaliculata* und deutet es richtig:

„Ein Homologon des Penis findet sich an gleicher Stelle bei dem weiblichen Thiere von *Ampullaria* als eine niedere Querfalte“ (p. 509).

Es sollte Penisscheide heissen; denn die Querfalte kann nur dieser entsprechen. H. v. JHERING bezeichnet allerdings in seinen Angaben über den Geschlechtsapparat von „*Ampullaria*“ (p. 508—509), denen Verhältnisse zugrunde liegen, wie sie sich bei *A. gigas* vorfinden, den voluminösen, etwas abgeflachten Anhang mit der Längsrinne als Penis, während er den in einer Tasche eingeschlossenen langen, soliden, gegen die Spitze hin fadenförmigen Anhang als Flagellum auffasst. Jener ist aber als Penisscheide und dieser als Penis zu betrachten, wonach dann die Querfalte das Homologon der Scheide repräsentiert.

Weitere einschlägige Angaben über *Ampullariidae* habe ich bis jetzt in der Literatur nicht gefunden. Da die genannten die vorliegende Tatsache sozusagen bloss streifen, so bedarf die von mir gegebene morphologische Analyse gewiss keiner Rechtfertigung.

Man sollte nun erwarten können, dass diese äussere hermaphrodite Erscheinung mit einem, wenn auch nur angedeuteten, i n n e r e n Hermaphroditismus gepaart wäre, d. h. vor allem, dass die als Ovarium beschriebene Gonade mehr oder weniger den Charakter einer Zwitterdrüse besitze. Das ist aber, nach den bis jetzt gemachten Beobachtungen zu schliessen, nicht der Fall. Auch die genaue histologische Analyse der weiblichen Geschlechtsdrüse, die SACHWATKIN für *A. gigas* gibt, enthält nichts, das für Zwitterigkeit der Gonade sprechen dürfte. Weitere, auf eine grössere Zahl von Individuen sich erstreckende Untersuchungen über die Genitaldrüse beider Geschlechter bei *P. cinerea* und *A. gigas* sind im Gange. Darüber wird dann im zweiten Teil dieser Arbeit berichtet werden können. Jedenfalls zeigt aber das Vorhandensein des vorhin beschriebenen Homologons des männlichen Kopulationsapparates bei sämtlichen Individuen zur Genüge schon, dass die Geschlechtsverhältnisse bei den *Ampullariidae* nicht in einem solch reinen Gonochorismus, wie SACHWATKIN ihn darstellt, zum Ausdruck kommen. Wie kompliziert die sexuellen Verhältnisse in Wirklichkeit sich erweisen können bei Formen, die ausgesprochen getrenntgeschlechtlich zu sein scheinen, ist gerade innerhalb der *Prosobranchier* deutlich dargetan, vor allem durch die Beobachtungen und Untersuchungen von ORTON (1909) „On the occurrence of protandric hermaphroditism in the Mollusc *Crepidula fornicata*“, auf welche MEISENHEIMER (1921) in dem grossen Werk „Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche“ hinweist. Diese Form, ein Vertreter der zu den *rostriferen Taenioglossen* gehörigen Familie der *Calyptraeidae*, ist zuvor als getrenntgeschlechtlich beschrieben worden, unter Hinweis auf einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Die jungen Tiere sind freilebend, die älteren dagegen sessil, und zwar sind sie in nach und nach sich bildenden Ketten bis zu zwölf Individuen aneinandergereiht, so dass nur das am proximalen Ende der Kette befindliche Individuum, das erste und älteste, auf der Unterlage (Austernschale) fixiert ist (s. ORTON, p. 469, Fig. 1). An Hand von einem umfangreichen Material (350 Ketten) kommt ORTON zu folgendem Ergebnis:

„The individuals in a chain offer a transitional series from maleness to femaleness both in primary and secondary sexual characters. Since all the young ones are males, the species is a protandric hermaphrodite“ (p. 483).

In seiner Figur 2 (p. 470) bildet der Autor fünf Individuen einer Kette ab, an welchen er die drei Haupt- und zwei typische Zwischenstadien des Umbildungsprozesses veranschaulicht, den das älteste Individuum durchgemacht hat: das Anfangsstadium, repräsentiert durch ein ausgesprochenes

Männchen, das Endstadium, durch ein ebenso ausgesprochenes Weibchen und das mittlere Hauptstadium, durch ein gleichmässig hermaphrodites Tier; das eine typische Zwischenstadium zwischen dem männlichen und dem hermaphroditen Hauptstadium, repräsentiert durch ein Individuum von vorwiegend männlichem Charakter und das andere typische Zwischenstadium zwischen dem hermaphroditen und dem weiblichen Hauptstadium, repräsentiert durch ein Tier von vorwiegend weiblichem Charakter. Mit diesem letzteren Individuum, das sich von dem ausgesprochen weiblichen Tier durch den Besitz eines rudimentären Penis unterscheidet, ist, was die sekundären Geschlechtsmerkmale anbetrifft, das Ampullariidenweibchen mit seinem rudimentären Kopulationsapparat zu vergleichen.

Die Frage, ob vielleicht bei den *Ampullariidae* ähnliche Geschlechtsverhältnisse vorliegen könnten wie bei *Crepidula*, lässt sich nicht so ohne weiteres von der Hand weisen, wiewohl das allgemeine Vorkommen eines rudimentären Begattungsorgans bei den untersuchten Weibchen, vor allem aber das Fehlen der hermaphroditen Gonade und andere Punkte mehr eine solche Annahme erschweren müssten.

Bei *Crepidula* ist der Hermaphroditismus und seine proterandrische Form, mit dem eigenartigen biologischen Verhalten der Tiere in Zusammenhang gebracht, verständlich. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch bei den *Ampullariidae* das Genitalsystem durch ihre besonderen Lebensgewohnheiten beeinflusst worden ist, hat sich doch auch das Respirationssystem in hohem Masse ihnen angepasst. Darnach wären dann die hermaphroditen Züge als sekundär entstanden zu betrachten, in Übereinstimmung mit PELSENEER (1896a), der nachzuweisen versucht, „que l'hermaphroditisme n'est pas une disposition primitive dans l'embranchement des Mollusques et qu'il dérive de l'état unisexué“ (p. 52).

An Hand der mir bis jetzt bekannten Tatsachen über die Geschlechtsverhältnisse bei den *Ampullariidae* ist es mir nicht möglich, bezüglich des rudimentären Kopulationsapparates der weiblichen Individuen hier eine abgeschlossene Ansicht vertreten zu können, weshalb ich mich vorläufig auf die empirische Feststellung, Beschreibung und organologische Deutung beschränke.

## VIII. NERVENSYSTEM.

### LITERATUR.

In seine umfassenden Untersuchungen über das Nervensystem der *Prosobranchier* hat BOUVIER (1887a) auch Vertreter der Familie der *Ampullariidae* miteinbezogen und ihnen eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Seine Stu-

dien erstrecken sich, soweit es sich um rechtsgewundene *Ampullariiden* handelt, auf zwei altweltliche Formen, *A. carinata Swains.* (s. PHILIPPI, 1851, p. 8), die KOBELT (1915, p. 72) nach NEVILL als eine Varietät von *A. globosa Swains.* (= *P. globosa*) aufführt und *A. polita* (= *P. polita*), sowie auf eine neuweltliche *Ampullariide*, *A. zonata Spix.* Die Beschreibung bezieht sich hauptsächlich auf die erstgenannte Art. Es ist BOUVIERS Verdienst, das eigenartige und scheinbar grundsätzlich abweichende Nervensystem dieser Formen auf den Typus des Prosobranchier-Nervensystems zurückgeführt zu haben. Der genannte Autor kennzeichnet die Eigenart des Ampullariiden-Nervensystems, dessen Beschreibung damit einleitend, in folgender anschaulicher Weise:

„La disposition générale du système nerveux de l'Ampullaire est extrêmement frappante, et si, par certains côtés, elle rappelle les différentes formes du système nerveux qui existent chez les Prosobranches, elle ne peut se confondre avec aucune. On croirait que la nature a voulu donner, dans ce type, un exemple de toutes les modifications que peut subir le système nerveux typique des Prosobranches, sans que le type lui-même cessât d'exister" (p. 84).

Dies steht in einem schroffen Gegensatz zu der von BLAINVILLE (1822) gemachten, der ältesten mir bekannten Angabe über das Nervensystem der *Ampullariidae*. Der Verfasser schreibt nämlich:

„Le système nerveux n'offre rien que de tout-à-fait ordinaire" (p. 463).

BLAINVILLES Ansicht stützt sich keineswegs auf eine Untersuchung des ganzen Nervensystems. Eine solche wäre an dem einzigen ihm zur Verfügung stehenden Tier, dessen allgemeine Anatomie noch nicht bekannt war, gar nicht möglich gewesen. Er erwähnt bloss ein auf der Buccalmasse liegendes, transversales Band ohne gut sichtbare gangliöse Anschwellung, das er als Zentralpartie des Nervensystems oder als Gehirn bezeichnet und ferner vier jederseits davon abgehende Nerven, von denen der vierte, „un filet de communication avec un petit ganglion lateral, qui est le ganglion de la locomotion" darstellt, ausserdem noch zwei von diesem Ganglion ausgehende, den Nackenlappen und die Fussmuskulatur versorgende Nerven. Das transversale Band entspricht den Cerebralganglien und der Cerebralcommissur; das sog. Lokomotionsganglion muss links die Pleuro-pedal- und rechts die Parieto-pleuro-pedalganglienmasse sein. Und jener vierte, das Cerebralganglion mit diesen zusammengetretenen Ganglien verbindende Nerv entspricht dem Cerebro-pedalconnectiv + Cerebro-pleuralconnectiv, welche beide infolge der Verschmelzung des Pleuralganglions mit dem Pedalganglion einander so genähert sein können, dass sie unter Umständen auf den ersten Blick den Anschein einer einheitlichen Verbindung zu erwecken vermögen. Nach BLAINVILLES Angaben wären dann die Nackenlappen echte Epipodien, als das sie auch lange gegolten haben (s. Kap. II). QUOY & GAIMARD (1830—1834) kommen in ihrer anatomischen Charakterisierung des Genus *Ampullaria* Lam. und

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

der Spezies *A. celebensis* nicht auf das Nervensystem zu sprechen. TROSCHEL (1845) dagegen, der die Anatomie von *A. urceus* beschreibt, hat ihm seine Aufmerksamkeit zugewendet. Seine Befunde, die den tatsächlichen Verhältnissen näher kommen als die von BLAINVILLE, bringt er in einer besonderen Zeichnung zur Darstellung (Taf. VIII, Fig. 3). Das von ihm mit *f* bezeichnete, quer über dem Pharynx hinter dem Schlundring liegende, ebenfalls ringförmige Band muss das Pleuro-supraintestinalconnectiv sein, das aber in seinem Zusammenhang mit den Ganglien nicht richtig erkannt worden ist. BOUVIERS Aussage, dass das eben genannte, in TROSCHELS Figur abgebildete Querband oder wie BOUVIER sagt „une espèce de collier périoésophagien“ im Text keine Erwähnung finde, ist nicht zutreffend. Offenbar hat BOUVIER die diesbezügliche Ausführung von TROSCHEL übersehen, vielleicht, weil sie der in der Figur gebrauchten Bezeichnung entbehrt. Auf einer Verwechslung mit einer Angabe von H. v. JHERING (1877) beruht es ferner, wenn BOUVIER anlässlich der Besprechung der Befunde TROSCHELS schreibt, dass die Buccalganglien genau beschrieben seien; denn TROSCHEL sagt darüber nichts aus. H. v. JHERING befasst sich in seinem Werke über die „Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken“ auch mit einem Vertreter der *Ampullariidae* und zwar mit *A. ovata* (= *P. ovata*). Seine diesbezüglichen Ausführungen beziehen sich hauptsächlich auf den Schlundring, dessen linke und rechte untere Ganglienmasse zum erstenmal — wohl dank der vergleichenden Untersuchungsmethode — als das Produkt von miteinander verschmolzenen Ganglien erkannt wird. Ich hebe diese Feststellung H. v. JHERINGS deshalb hervor, weil sie nach meinem Dafürhalten die erste richtige Grundlage für eine morphologische Wertung des Ampullariiden-Nervensystems darstellt. Dass H. v. JHERING nicht richtig aufgebaut hat darauf, kommt daher, dass ihm das schräg über den Darm ziehende und für die Chiastoneurie charakteristische Pleuro-supraintestinalconnectiv entgangen ist. So hat er dann die *Ampullariidae* unter der GUILDINGSchen Bezeichnung *Ampullariacea* den *Orthoneura* eingeordnet und zwar als erste Familie der 3. U.-Ord. *Taenioglossa* (*Trosch. p.*) *mihi*. (p. 111). Durch BOUVIERS obgenannte, ebenfalls vergleichend-anatomische Studien hat sich dann die Zuteilung der *Ampullariidae* zu den *Orthoneura* als unrichtig erwiesen. BOUVIER zeigt, dass die Vertreter dieser Familie unzweideutige *Chiastoneuren* sind (1886 u. 1887a). Nach BOUVIER haben sich meines Wissens noch BURNE (1899) und GHOSH (1912) mit dem Ampullariiden-Nervensystem befasst. Der Name der von BURNE untersuchten Spezies ist nicht genannt. Die kleine Publikation handelt vom Fussnervensystem, das von BOUVIER unzulänglich beschrieben worden ist. BURNE weist zwei (einen linken und einen rechten) bezüglich ihrer Lage und gegenseitigen Beziehungen an die Pedalstränge erinnernde Pedalnerven nach und sagt:

„Ampullaria sp., in this point seems to represent an interesting stage in the anterior concentration of the pedal ganglia, in which, although the outward form of the scalariform pedal ganglion cords is retained, the ganglion cells are already concentrated towards the anterior end, and form definite pedal ganglia" (p. 318).

Meine diesbezüglichen Feststellungen an *P. cinerea* und an *A. gigas* stehen im Einklang mit den Ausführungen von BURNE. Man darf wohl annehmen, dieses Verhalten sei der ganzen Familie eigen. Die Arbeit von GHOSH über das Nervensystem von *A. globosa* (= *P. globosa*) sagt über die Art der Innervierung des Fusses nichts aus. Es wird bloss angegeben, dass von jedem Pedalganglion verschiedene, starke Nerven in den Fuss abgehen. GHOSH gibt eine kurze Übersicht über die Ganglien und ihre Verbindungen, sowie über die von den einzelnen Ganglien abgehenden Nerven. Nach ihm besitzt *A. globosa* ein vollkommen selbständiges, d. h. nicht mit der rechten Pleuralmasse verschmolzenes Sub-, oder wie er es nennt, Infraintestinalganglion, das sogar noch mehr dem Visceralganglion zuliegt als das Supraintestinalganglion. Eine direkte Verbindung von dem Ganglion mit der linken Pleuralmasse und damit eine typische Kreuzung mit dem Pleuro-supraintestinalconnectiv, wie man sie erwarten könnte, besteht aber nicht. Das Fehlen eines solchen direkten Connectivs und das Vorkommen der sonst unverständlichen, hinteren Querverbindung zwischen den unteren Zentren des Schlundringes veranlassen den genannten Autor, das Pleuro-subintestinalconnectiv (Infraintestinalconnectiv) durch das rechte Pleuralganglion ziehen zu lassen. Ich komme noch darauf zu sprechen.

#### EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

Abgesehen vom Fussnervensystem decken sich im grossen und ganzen meine Befunde an *P. cinerea* mit den von BOUVIER an seinen Spezies festgestellten. Ich bringe hier nur das Wesentliche vom Nervensystem der Spezies *P. cinerea* zur Darstellung, vor allem also das zentrale Nervensystem, d. h. die Ganglien und ihre Verbindungen. Die Zahl der mir zur Verfügung stehenden Individuen gestattete mir in Anbetracht dessen, dass möglichst die gesamte Anatomie berücksichtigt werden musste, ohnehin nicht, das periphere Nervensystem in seinen Einzelheiten zu studieren. Das konnte ich an *A. gigas* tun, von der ich hinreichend Material besitze. Über das Nervensystem dieser Form werde ich darum ausführlicher berichten können, was aber natürlich nicht hier geschehen soll.

Die grundsätzliche Übereinstimmung des zentralen Nervensystems von *P. cinerea* mit dem typischen linksseitig zygoneuren Prosobranchier-Nervensystem sollen die beiden schematischen Figuren I und II (Fig. 29) veranschaulichen. Die erste ist HESCHELER (1900), Figur 204 C nachgebildet, die zweite stützt sich auf meine Zeichnung vom Nervensystem (Fig. 30).

Beim Studium der Nervenzentren und ihrer Commissuren und Connective empfiehlt es sich aus praktischen Gründen, die Präparation anfänglich nicht an einem ganzen Tier, sondern an dem die Ganglien enthaltenden, vom übrigen Körper losgetrennten Teil (Fig. 3) auszuführen; denn sonst wird das Arbeiten, vor allem durch den Eingeweidesack, unnötig erschwert. Dieser Teil, der gewissermassen den Stamm des Körpers repräsentiert, ergibt sich durch Entfernen der Mantelfalte und des Eingeweidesackes (s. Kap. VII, Präpar. des männl. Genitalapp.).

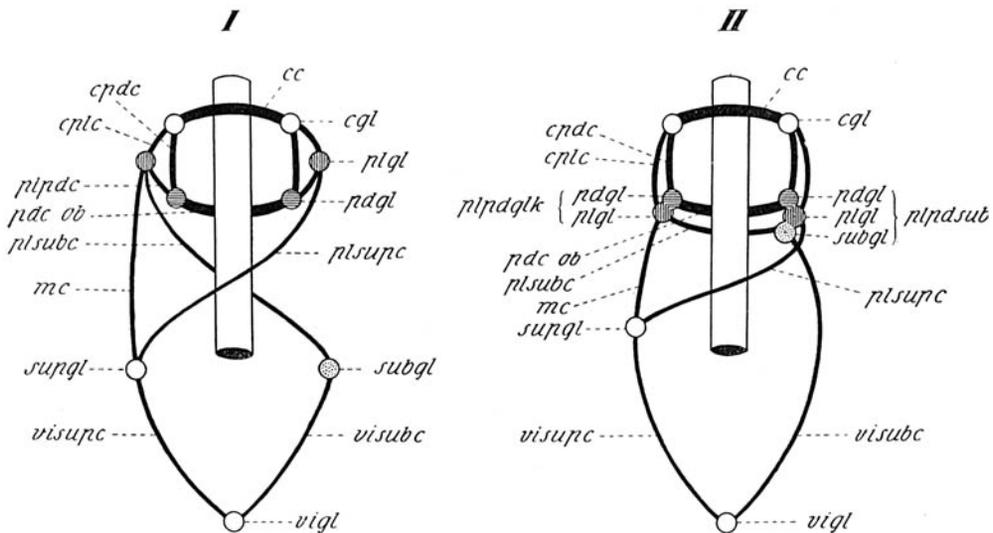


Fig. 29. I Schema des typischen linksseitigen zygoneuren Prosobranchier-Nervensystems. Fig. 204 C von Hescheler (1900) nachgebildet bei Weglassung des symmetr. und asymmetr. Mantelnerven. II Schema des Zentralnervensystems von *P. cinerea* zur Veranschaulichung der Zusammensetzung der Ganglienkomplexe (Buccalganglien, Buccalcommissur, Cerebro-buccalconnectiv, wie auch die untere Pedalcommissur sind nicht eingezeichnet) *cc* Cerebralcommissur, *cgl* Cerebralganglion, *cpdc* Cerebro-pedalconnectiv, *cplc* Cerebro-pleuralconnectiv, *mc* Mantelconnectiv, *pdc ob* obere Pedalcommissur, *pdgl* Pedalganglion, *plgl* Pleurganglion, *plpdc* Pleuro-pedalconnectiv, *plpdsbk* Pleuro-pedalganglienkomplex, *plpdsbk* Pleuro-pedo-subintestinalganglienkomplex, *plsubc* Pleuro-subintestinalconnectiv, *plsuc* Pleuro-supraintestinalconnectiv, *subgl* Subintestinalganglion, *supgl* Supraintestinalganglion, *vigl* Visceralganglion, *visubc* Viscero-subintestinalconnectiv, *visuc* Viscero-supraintestinalconnectiv.

Seine Rückenfläche, die den Boden der Mantelhöhle darstellt, wird durch einen medianen Längsschnitt halbiert und nach links und rechts umgeschlagen oder wegpräpariert. Dadurch tritt der Pharynx und der anschliessende Teil des Oesophagus in Erscheinung. Nun sieht man die Cerebralcommissur (Fig. 3, *cc*), die in Form eines breiten Bandes quer über dem Pharynx, etwa auf der Grenze seines zweiten und dritten Fünftels liegt, sowie die durch sie miteinander verbundenen Cerebralganglien (Fig. 3, *cgl*). Bezüglich der Lage der Cerebralcommissur zeigen die *Ampullariidae* gegenüber den andern *Monotocardiern* ein abweichendes Verhalten. Bei diesen befindet sich nämlich die Cerebralcommissur hinter dem Pharynx (HESCHELER, 1900, p. 211). Ohne weiteres sind ferner die Buccalganglien (Fig. 3, *bgl*) zu sehen. Diese

liegen dem Pharynx auf, unmittelbar vor den Schlund- oder Oesophagealtaschen. Das Pleuro-supraintestinalconnectiv hingegen, das direkt hinter den Pharyngealdrüsen (Fig. 3, *phdr*) schräg über die Anfangspartie des Oeso-

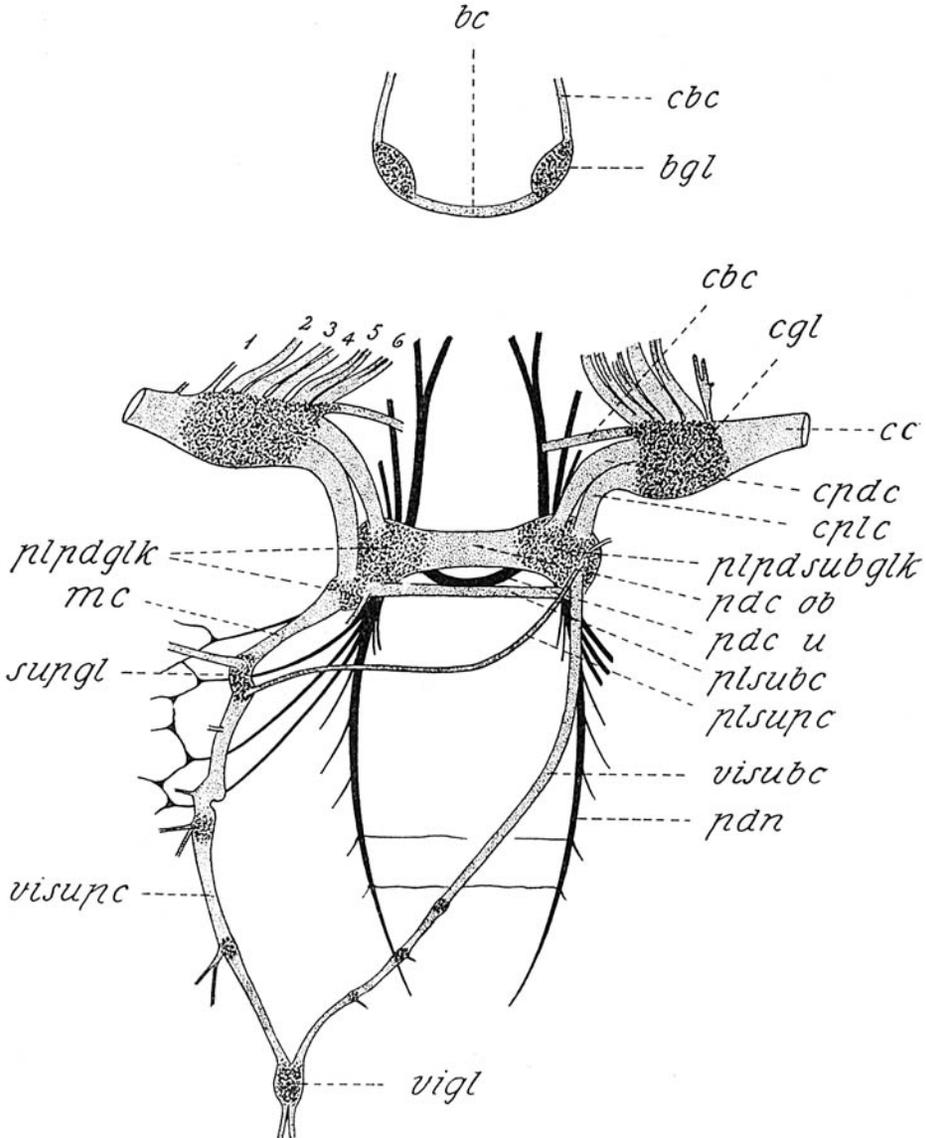


Fig. 30. Zentral- und Fussnervensystem von *P. cinerea*. Die Cerebralcommissur ist mediansagittal durchschnitten. Ihre beiden Hälften mit den Cerebralganglien u. deren Connectiven u. Nerven sind nach den Seiten umgelegt. *bc* Buccalconnectiv, *bgl* Buccalgangl., *cbc* Cerebro-buccalconnectiv, *cc* Cerebralcommissur, *cgl* Cerebralgangl., *cpdc* Cerebro-pedalconnectiv, *cplc* Cerebro-pleuralconnectiv, *mc* Mantelconnectiv, *pdc ob* obere Pedalcommissur, *pdc u* untere Pedalcommissur, *pdr* Hauptpedalnerv, *plpdgk* Pleuro-pedalganglienkomplex, *plpdsbgk* Pleuro-pedo-subintestinalganglienkomplex, *plsbc* Pleuro-subintestinalconnectiv, *plsbc* Pleuro-supraintestinalconnectiv, *supgl* Supraintestinalgangl., *vigl* Visceralgangl., *visubc* Viscero-subintestinalconnectiv, *visupc* Viscero-supraintestinalconnectiv. 6: 1.

phagus zieht, ist von der gleichlaufenden Arteria cephalica (Fig. 3, *a ceph*) verdeckt und daher erst nach Wegheben des betreffenden Stückes derselben sichtbar. Nachdem die Cerebralcommissur in der Mitte entzweigeschnitten und ihre Hälften nach den Seiten umgelegt sind, wird der Pharynx mit dem Oesophagusstück zusammen aus der Leibeshöhle herauspräpariert. Der Darm ist nach vorn herauszuheben, da sonst das dünne Pleuro-supraintestinal-connectiv (Fig. 30, *plsupc*) vom massigen Pharynx zerrissen würde. Sodann treten auch die untere Hälfte des Schlundringes und andere, scheinbar dazugehörige, wesentliche Teile des Nervensystems zu Gesicht.

Die von der basalen Ganglienmasse einer jeden Seite nach hinten abgehende, kräftige Verbindung mit dem Visceralganglion, die links über das Supraintestinalganglion (Fig. 29 II u. 30, *supgl*) geht und sich aus zwei ungleichwertigen Stücken zusammensetzt, ist leicht in ihrem ganzen Verlauf freizulegen.

Zu bemerken ist, dass bei der Präparation am isolierten Stamm das Zusammentreffen im Visceralganglion allerdings nicht mehr zu sehen ist, da dieses Ganglion gerade hinter der Abtrennungsstelle, nämlich im Bereich des Pericards liegt. Dieser Nachteil wird aber durch grössere Vorteile mehr als aufgewogen.

Die Präparation des peripheren Nervensystems und vor allem der Innervierung des Fusses war an dem harten Alkoholmaterial eine heikle Arbeit. Von dem Mazerationsverfahren, das KRETZSCHMAR (1919) mit Erfolg angewendet, hätte ich nur in sehr beschränktem Masse Gebrauch machen können in Anbetracht der mir gestellten Aufgabe und der Knappheit des Materials. Ich habe daher zuerst *A. gigas* untersucht. Und da erwiesen sich im Aquarium abgestorbene und bereits in schwache Verwesung übergegangene Tiere als die für den genannten Zweck geeignetsten Untersuchungsobjekte; denn durch die natürliche Mazeration wird nicht bloss das Präparieren erleichtert, sondern das Integument und die übrigen Gewebe lassen mehr oder weniger deutlich manche Nerven durchscheinen. Ist die Verwesung aber weiter fortgeschritten, so dass auch die Nerven davon erfasst sind, dann treten sie allerdings nicht mehr in Erscheinung und sind auch freigelegt fast nicht zu unterscheiden von ihrer Umgebung.

Nach diesen topographischen und präparationellen Angaben gehe ich zur Beschreibung des zentralen Nervensystems selbst über.

Vorausgeschickt sei folgende, die Terminologie der Ganglienverbindungen betr. Bemerkung: Den Begriff *Commissur* benütze ich ausschliesslich für die Verbindung zwischen zwei einander entsprechenden, also gleichnamigen Ganglien der beiden Körperseiten. Als *Connectiv* soll jede Verbindung zwischen zwei ungleichnamigen Zentren bezeichnet werden und zwar so, dass die Bezeichnung stets die Namen der beiden durch das Connectiv verbundenen Ganglien enthält. Die die sog. Visceralcommissur darstellenden Bahnen sind darnach ebenfalls als *Connective* zu bezeichnen. Das vom rechten Pleuralganglion abgehende Pleuro-visceralconnectiv heisst dann in seinem vor-

deren Abschnitt Pleuro-supraintestinalconnectiv, in seinem hinteren Viscero-supraintestinalconnectiv, das vom linken Pleuralganglion abgehende Pleuro-visceralconnectiv im vorderen Teil Pleuro-subintestinalconnectiv, im hinteren Viscero-subintestinalconnectiv. HESCHELER (1900) hat die Benennung der Ganglienverbindungen in diesem Sinne konsequent durchgeführt, wodurch er dem Anfänger das Verständnis erheblich erleichtert.

Die Cerebralganglien (Fig. 30, *cgl*) sind sehr gross und stehen unter sich durch die breite und lange Cerebralcommissur (Fig. 30 u. 29, *cc*) in Verbindung. Von der Aussenfläche eines jeden Cerebralganglions geht der Tentakel- und der Augennerv ab. Der ganze Vorderrand des Cerebralganglions ist von Nerven besetzt, welche die Schnauze einschliesslich Schnauzententakel und Lippen innervieren (Fig. 30, 1—6). Die Anastomose zwischen den beiden untersten Schnauzennerven, die ausgesprochene Lippenerven sind, repräsentiert die sog. Labialcommissur, die im allgemeinen den *Monotocardiern* fehlt und unter ihnen bloss noch den *Paludiniden* zukommen soll (HESCHELER, 1900, p. 211).

In seiner vorderen unteren Ecke bildet das Cerebralganglion einen kleinen Vorsprung, von dem eine Nervenbahn an den Pharynx abgegeben wird, die in der vorderen, lateralen Partie seiner Ventralfläche eintritt und zwar da, wo der Pharynx einen kräftigen Muskel an die seitliche Körperwand entsendet (Fig. 5, *prot vent ant*). Diese Nervenbahn verläuft unter der oberflächlichen Pharynxmuskulatur dorsalwärts nach hinten und verbindet sich, nachdem sie kurz vorher wieder an die Oberfläche gekommen ist, mit dem Buccalganglion (Fig. 3, *bgl*) der entsprechenden Seite. Sie ist somit das Cerebro-buccalconnectiv (Fig. 5 u. 30, *cbc*).

Vom unteren Rand eines jeden Cerebralganglions gehen zwei weitere und erheblich breitere Connective zu den unter dem Pharynx liegenden vorderen Zentren ab. Diese stellen jederseits eine aus zusammengetretenen und miteinander verschmolzenen Ganglien entstandene, mehr oder weniger einheitliche Ganglienmasse dar. Bezüglich der Zahl der sie bildenden Ganglien sind die beiden zusammengesetzten Zentren nicht gleichwertig, insofern das linke Zentrum aus zwei, das rechte aus drei Ganglien besteht. Die Zusammensetzung kommt an der Ganglienmasse selber zuweilen noch schwach zum Ausdruck, durch eine leichte Einschnürung. Eine so deutliche Gliederung, wie sie BOUVIER (1887 a) für *A. carinata* und *A. zonata* abbildet (Taf. V, Fig. 19 u. 20), habe ich bei *P. cinerea* nicht gefunden. Die Bestimmung der Ganglien ist dadurch nicht sonderlich erschwert, da sie mit Hilfe der ab- oder zuführenden Nervenbahnen — unter Vergleichung mit typischen Verhältnissen — ermöglicht ist. Die vordere Partie des linken wie des rechten zusammengesetzten basalen Zentrums, welche mit dem Cerebralganglion durch das vordere jener beiden breiten Connective verbunden ist, repräsentiert das Pedalganglion (Fig. 29 II, *pdgl*), die Verbindung das Cerebro-pedalcon-

nectiv (Fig. 29 II u. 30, *cpdc*). Die hintere, durch das hintere Connectiv mit dem Cerebralganglion in Verbindung stehende Partie ist das mit dem Pedalganglion verschmolzene Pleural- oder Pallealganglion (Fig. 29 II, *plgl*), seine Verbindung mit dem Cerebralganglion das Cerebropleuralconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *cplc*). Infolge der Verschmelzung des Pleuralganglions mit dem Pedalganglion kann von einem Pleuro-pedalconnectiv keine Rede sein. Während die linke Ganglienmasse sich ausschliesslich aus den zwei genannten Ganglien, dem Pedal- und Pleuralganglion aufbaut und somit Pleuro-pedalganglienkomples (Fig. 29 II u. 30, *plpdgk*) genannt werden kann, ist am Aufbau der rechten noch ein drittes Ganglion beteiligt. Würden bloss jene zwei angenommen, dann würde die Verbindung zwischen dem rechten zusammengesetzten Zentrum, speziell seiner hinteren Partie und dem Visceralganglion das auf seiner Seite bleibende rechte Pleuro-visceralconnectiv sein, wie es den typischen *Euthyneuren* oder *Orthoneuren* zukommt, bei denen die Pleuro-visceralconnective nicht gekreuzt sind.

Auf der linken Seite kann die scheinbar entsprechende Verbindung das linksseitige Pleuro-visceralconnectiv (mit eingeschaltetem Parietalganglion) vortäuschen, wenn das schräg über den Vorderdarm ziehende, relativ dünne Connectiv übersehen wird, das den hinteren Abschnitt der rechten Ganglienmasse mit dem in das vermeintliche linke Pleuro-visceralconnectiv eingeschalteten Parietalganglion verbindet. Das Vorhandensein dieses Connectivs aber spricht unzweideutig für den *chiastoneuren* Charakter des Ampullariiden-Nervensystems; denn es kann nichts anderes als das Pleuro-supraintestinalconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *plsupc*) sein. Das Parietalganglion, zu dem es führt, ist das Supraintestinalganglion (Fig. 29 II u. 30, *supgl*). Die Bestimmung dieses Ganglions ergibt sich, abgesehen vom Pleuro-supraintestinalconnectiv, mit Sicherheit auch aus dem Innervierungsgebiet des vorderen der beiden vom Ganglion abgehenden Nerven. Dieser versorgt nämlich u. a. das Osphradium, was bei den *Pectimbranchiern* charakteristisch ist für den Nervus pallialis posterior des Supraintestinalganglions.

Das Viscero-supraintestinalconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *visupc*) bildet mit dem Pleuro-supraintestinalconnectiv zusammen das eine der wirklichen Pleuro-visceralconnective.

Während sich einerseits das Pleuro-supraintestinalconnectiv dank der typischen Lage, die es beibehalten hat, ohne weiteres als solches erweist, lässt sich andererseits das Pleuro-subintestinalconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *plsubc*) nicht auf den ersten Blick erkennen und zwar wegen seiner vom typischen Verhalten stark abweichenden Anordnung, der zufolge es auch nicht mehr zu einer eigentlichen Kreuzung der beiden Connective kommt.

Die Verbindung der rechten basalen Ganglienmasse des Schlundringes mit dem Visceralganglion weist wohl in ihrem hinteren Teil drei schwache, nicht sehr voneinander entfernte gangliöse Anschwellungen auf, von denen je ein feiner Nerv in die rechte Körperseite abgeht. Keine dieser Ganglienbildungen aber steht in direktem Zusammenhang mit der pleuralen Partie der linken Ganglienmasse des Schlundringes. Trotzdem sieht GHOSH (1912) in der vorderen von ihnen das Subintestinalganglion (= Infraintestinalganglion). Dabei ist er dann genötigt, wie bereits gesagt, das Pleuro-subintestinalconnectiv die rechte basale Ganglienmasse des Schlundringes passieren zu lassen. Ein solcher Verlauf des fraglichen Connectivs ist nach meiner Ansicht ein etwas unnatürlicher. Und da er der einzig mögliche ist bei der Annahme, das Subintestinalganglion werde durch jene vordere gangliöse Anschwellung repräsentiert, halte ich diese Annahme selbst für unzutreffend und verlege wie BOUVIER das Subintestinalganglion (Fig. 29 II, *subgl*) in das rechte zusammengesetzte Zentrum — speziell in seinen hinteren Teil —, das ich deshalb als Pleuro-pedo-subintestinalganglienkomples (Fig. 29 II u. 30, *plpdsubgk*) bezeichne.

Nun erwähnt ja allerdings BOUVIER keine Ganglienbildungen auf der Verbindung zwischen der rechten basalen Ganglienmasse des Schlundringes und dem Visceralganglion; sie kommen auch in seinen Figuren nicht zum Ausdruck. GHOSH schliesst daraus auf einen wesentlichen, das zentrale Nervensystem betreffenden Unterschied zwischen seiner *A. globosa* und den von BOUVIER beschriebenen Spezies. Durch die Tatsache aber, dass nach meinen Befunden die von GHOSH und mir festgestellten schwachen gangliösen Anschwellungen zuweilen kaum noch in Erscheinung treten oder sogar — wenigstens makroskopisch — nicht mehr nachzuweisen sind, wird die Annahme eines derartigen Unterschiedes hinfällig. Ich betrachte alle die fraglichen Ganglienbildungen als im Viscero-subintestinalconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *visubc*) auftretende Ganglien, nicht nur bei *P. cinerea* und *A. gigas*, sondern auch bei *A. globosa* (= *P. globosa*), wo nach der Beschreibung von GHOSH selbst das vordere angebliche Infraintestinalganglion (= Subintestinalganglion) ebenfalls schlecht entwickelt ist. Nebenbei sei gesagt, dass auch in das Viscero-supraintestinalconnectiv mindestens ein Ganglion eingeschaltet ist, das bei *P. cinerea* und *A. gigas* deutlicher ausgesprochen ist als irgendeines der eingeschalteten Ganglien des Viscero-subintestinalconnectivs. Dieses eingeschaltete Ganglion wird nun von BOUVIER angeführt und als ein selbst innerhalb der Spezies sehr variables bezeichnet. Auch GHOSH kennzeichnet es als ein solches, wenn er sagt, dass es nicht konstant zu finden sei. Wird nun also die Verbindung zwischen dem rechten zusammengesetzten Zentrum und dem Visceralganglion als das Viscero-subintestinalconnectiv betrachtet, so erweist sich dann die hintere, schmale Querverbindung zwischen dem linken und rechten zusammengesetzten

Zentrum, die eine echte Commissur vortäuscht, als das Pleuro-subintestinalconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *plsubc*), das infolge Vorrückens mit dem Subintestinalganglion eine Verkürzung erfahren hat. Naturgemäß hat anderseits mit der Ganglionverschiebung nach vorn das Viscero-subintestinalconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *visubc*) sich verlängern müssen.

Durch den Verschiebungsprozess und seine Begleiterscheinungen ist eine hochgradige Asymmetrie im Nervensystem hervorgerufen worden. Von einer eigentlichen Kreuzung der Pleuro-visceralconnective kann praktisch nicht mehr die Rede sein. Nichtsdestoweniger ist aber das Nervensystem ein unzweifelhaft chistoneures oder streptoneures. Graduell sehr stark abweichend von der ausgesprochen symmetrischen Chistoneurie zeigt es doch die Grundzüge des typischen chistoneuren Nervensystems.

Die vordere breite Querverbindung zwischen den beiderseitigen Ganglienkplexen ist im Gegensatz zur hinteren, mit ihr parallel laufenden, eine echte Commissur. Durch sie stehen der linke und rechte vordere Teil der zusammengesetzten Zentren miteinander in Zusammenhang, weshalb sie als Pedalcommissur (Fig. 29 II u. 30, *pdc ob*) zu betrachten ist. Die Pedalganglien (Fig. 29 II, *pdgl*) sind aber noch durch eine zweite, tiefer liegende und daher in die Fussmuskulatur eingeschlossene, halbkreisförmig ausholende Commissur (Fig. 30, *pdc u*) verbunden. Offenbar hat sie BOUVIER übersehen; denn es ist in Anbetracht dessen, dass BURNE sie für die von ihm untersuchte Spezies feststellt und sie nach meinen Befunden auch *P. cinerea* und *A. gigas* zukommt, wohl nicht anzunehmen, sie fehle den drei von BOUVIER studierten Vertretern der *Ampullariidae*. Dasselbe ist gewiss auch für die beiden in unmittelbarer Nähe der Enden dieser unteren Commissur abgehenden grossen Pedalnerven (Fig. 30, *pdn*) der Fall, es wäre denn, dass diese drei Spezies überhaupt im Fussnervensystem tatsächlich wesentlich abweichen würden von der BURNESchen Spezies und meinen beiden Arten. Wenn mir das auch nicht absolut ausgeschlossen scheint, so halte ich es doch für höchst unwahrscheinlich.

Ein Unterschied in der Zahl der die beiden zusammengesetzten Zentren verbindenden echten Commissuren besteht nach meinen Befunden allerdings doch und zwar ein Speziesunterschied, indem *P. cinerea*, wie bereits gesagt, zwei, *A. gigas* dagegen deren drei besitzt.

Bei dieser Spezies befindet sich nämlich hinter der freiliegenden, oberen Pedalcommissur, von ihr scharf getrennt, eine weitere echte Querverbindung, die jener an Breite nicht oder nicht erheblich nachsteht (Fig. 31, *pdc ob*).

Das diesbezügliche Verhalten von *A. gigas* stimmt grundsätzlich überein mit dem von BURNES Spezies. Hier sind hingegen die beiden Commissuren nicht abstehend voneinander, vor allem im Bereich der mittleren Partie nicht, wo sie sogar so eng zusammentreten, dass sie bloss noch durch eine Furche auseinander gehalten werden. Immerhin sollen die Enden total selbständig

sein und zwar so, dass die der vorderen Commissur ihren Ursprung in der Pedal-, die der hinteren in der Pleuralmasse haben. BURNE nennt daher die hintere echte Querverbindung Pleuralcommissur, ohne näher darauf einzugehen. Die äusseren Formverhältnisse scheinen allerdings zuweilen auch bei *A. gigas* mehr oder weniger für eine solche Deutung zu sprechen; doch repräsentieren diese Fälle nicht das typische Verhalten. Wo das sich vorfindet, ist die äussere Anordnung so, dass weit eher von einer zweiten, dem Schlundring anliegenden Pedalcommissur, als von einer Pleuralcommissur die Rede sein kann.

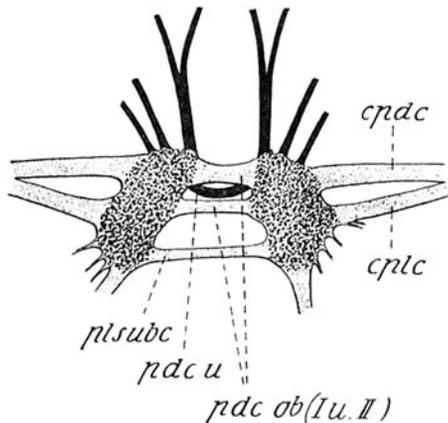


Fig. 31. Verbindungen zwischen dem Pleuro-pedal- und dem Pleuro-pedo-subintestinalganglienkomplex bei *A. gigas*. *cpdc* Cerebro-pedalconnectiv, *cplc* Cerebro-pleuralconnectiv, *pdc ob (I u. II)* obere Pedalcommissur, *pdc u* untere Pedalcommissur, *plsbc* Pleuro-subintestinalconnectiv. 6: 1.

Das verschiedene Verhalten der genannten Arten verdient eine gewisse Aufmerksamkeit. Interessant ist die Tatsache, dass bei der von BURNE untersuchten *Ampullaria sp.* die beiden hier in Betracht kommenden Commissuren nicht in ihrem ganzen Verlauf volle Selbständigkeit zeigen wie bei *A. gigas*; denn dadurch nehmen sie gewissermassen eine Zwischenstellung ein zwischen den beiden in gleicher Ebene liegenden Commissuren dieser Spezies und der einzigen, direkt unter dem Pharynx befindlichen Commissur von *P. cinerea*. Wir haben demnach folgende morphologische Reihe:

1. *A. gigas*:                    2 vollständig gesonderte echte basale Schlundringcommissuren.
2. *A. sp.* (BURNE):        2 in der Mitte zusammenhängende echte basale Schlundringcommissuren.
3. *P. cinerea*:                1 einzige echte basale Schlundringcommissur.

Dass diese letztere den beiden von *A. gigas* gleichkommt, dafür mag vielleicht auch noch ihre erheblichere Breite sprechen.

Wäre nun jene hintere Commissur, wie BURNE glaubt, eine Pleural-

commissur, dann müsste nach der vorliegenden morphologischen Reihe die im Vorausgegangenen für *P. cinerea* als obere Pedalcommissur bezeichnete Querverbindung doppelter Natur sein, nämlich eine Pedal- und eine Pleuralcommissur. Ich betrachte sie aber als reine Pedalcommissur. Dies ergibt sich konsequentermassen ohne weiteres aus meiner Wertung jener fraglichen hinteren Querverbindung von *A. gigas* und *A. sp.* (BURNE). Und zwar halte ich die Pedalcommissur des Schlundringes von *P. cinerea* in Anbetracht der sich deutlich geltendmachenden Konzentrationstendenz des zentralen Nervensystems für das Endglied der angeführten kleinen Reihe, d. h. also für das Verschmelzungsprodukt der beiden Pedalcommissuren des Schlundringes von *A. gigas*.

Der Deutung der bei *A. gigas* und auch *A. sp.* (BURNE) vorhandenen hinteren echten, freiliegenden Querverbindung zwischen den beiden zusammengesetzten Zentren als eine Pedalcommissur stellen sich keine besonderen Schwierigkeiten entgegen. Wir haben ja ohnehin auch bei *P. cinerea* nicht bloss eine einzige Pedalcommissur, da, wie schon gesagt worden ist, zu der einen breiten, auf welcher der Pharynx liegt, noch eine untere, in der Fussmuskulatur steckende Pedalcommissur hinzukommt. Von dieser letzteren sagt BURNE:

„From its position this commissure should be the most anterior of the ladder commissures that unite the pedal cords.“

Damit hat es wohl auch seine Richtigkeit.

Die Tatsache, dass mehr als eine Pedalcommissur existiert und dass, wenn meine Deutung richtig ist, die Zahl bei den verschiedenen Arten nicht dieselbe ist, findet nach meiner Ansicht eine befriedigende Erklärung eben durch eine Betrachtung im Zusammenhang mit dem eigenartigen Fussnervensystem.

Vom oberen vorderen Rand der pedalen Partie des linken wie des rechten Ganglienkomplexes ziehen Nerven in den vorderen Abschnitt des Fusses und zwar von den grösseren unter ihnen zwei nach vorn und einer nach der Seite. BURNE führt diese nicht an.

Die untere Pedalcommissur (Fig. 30, *pdn*) hat jederseits ihre Anheftung am vorderen unteren, median liegenden Teil der Pedalmasse. Unmittelbar dahinter gehen miteinander zahlreiche Nerven ab, anfänglich direkt nach unten, also etwas tiefer in die Fussmuskulatur hinein als die vorhin genannten, die vordere Fusspartie versorgenden Bahnen. Bald biegen sie aber nach hinten ab, und in dieser Richtung zumeist schräg nach der Seite verlaufend, innervieren sie den übrigen, grösseren Teil des Fusses. Unter diesen, in ihrem ersten Verlauf gewissermassen ein Bündel darstellenden Nerven befindet sich nun einer, der sich bezüglich Länge und Massigkeit schon von allen andern abhebt. Dieser Hauptpedalnerv (Fig. 30, *pdn*)

erweist sich erst recht durch seinen Verlauf und seine Beziehungen zum entsprechenden Nerven der Gegenseite als der Hauptnerv des Fusses. Er erstreckt sich nämlich, abgesehen von der schwachen, seitlichen Ausladung direkt nach hinten bis fast zum hinteren Fussende. Eine solche Anordnung des linken und rechten Hauptpedalnerven entspricht ganz der der Pedalstränge. Dazu kommt noch, dass auch sie wie diese durch Querverbindungen miteinander zusammenhängen, allerdings nur im hinteren Abschnitt. Hier gibt der Pedalnerv auch noch laterale Äste ab.

Es liegt nahe, anzunehmen, dass die in Gesellschaft mit dem Hauptnerven vom pedalen Teil des zusammengesetzten Zentrums abgehenden Nerven ursprünglich ebenfalls solche lateralen Fussnerven gewesen sind, deren Ursprung im Zusammenhang mit der Konzentration der Ganglienzellen am vorderen Ende zum Pedalganglion ebenfalls nach vorn verlegt worden ist. Sie anastomosieren miteinander, wie die lateralen Fussnerven auch und stehen mit diesen ebenfalls durch Anastomosen peripher in engem Zusammenhang, wodurch ein eigentliches Nervenetz zustande kommt, in dessen Knotenpunkten je eine kleine Ganglienmasse sich befindet (Fig. 30). Das Netz erstreckt sich auch auf die vordere Partie des Fusses, da ihre Nerven ebenfalls an seiner Bildung beteiligt sind.

Was ich von den gemeinsam mit dem Hauptpedalnerven abgehenden Fussnerven bezüglich ihres Ursprunges gemutmasst habe, lässt sich jedenfalls mit ebensoviel Wahrscheinlichkeit von der unteren, halbkreisförmig nach hinten ausgeladenen Pedalcommissur sagen. Ihre Form wird verständlich bei der Annahme, dass ihre beiden Ursprünge durch die Konzentration der Ganglienzellen auf das vordere Ende des Pedalstranges, nunmehr Pedalnerven, ebenfalls nach vorn verlagert worden sind. Ist dem also, dann ist auch eine zweite auf dem Boden der Körperhöhle gelegene Pedalcommissur, wie sie *A. gigas* und *A. sp.* (BURNE) zukommt, zu verstehen. Diese sekundäre Commissur muss demnach, vorausgesetzt, dass tatsächlich die von BURNE angenommene Pleuralcommissur nicht existiert, durch die vordere der beiden Commissuren repräsentiert werden. Die einschlägigen histologischen Untersuchungen habe ich noch nicht durchgeführt. Es ist möglich, dass sie eine bestimmtere Deutung der im Vorausgegangenen besprochenen makroskopischen Befunde ermöglichen. Ich bemerke noch, dass die von BOUVIER beschriebene *A. carinata* und *A. polita* (= *P. polita*), sowie auch die von GHOSH studierte *A. globosa* (= *P. globosa*), was die auf dem Boden der Körperhöhle befindliche Verbindung des linken und rechten zusammengesetzten Zentrums betrifft, sich gleich wie *P. cinerea* verhalten.

Eine wichtige Ganglienverbindung ist die zwischen dem pleuralen Teil des linken Ganglienkomplexes und dem Supraintestinalganglion. Sie ist das sog. Mantelconnectiv (Fig. 29 II u. 30, *mc*), das als ein linkes, akzessorisches Pleuro-intestinalconnectiv bezeichnet werden kann. Wir haben

es mit einer linksseitigen Zygoneurie zu tun, die den *Prosobranchiern* seltener zukommt als die rechtsseitige.

Die Zygoneurie wird als ein von der Diallyneurie abgeleiteter Zustand betrachtet. Im diallyneuren Prosobranchier-Nervensystem sind jederseits die beiden Mantelnerven, der Nervus pallialis anterior und der Nervus pallialis posterior, durch eine Anastomose, die sog. Mantelanastomose, verbunden. Durch sie stehen also die Ursprungszentren dieser Nerven, nämlich das Pleuralganglion und das auf seiner Seite befindliche Intestinalganglion (Parietalganglion) miteinander in einem indirekten Zusammenhang. Er stellt ein ursprünglicheres Verhalten dar als der direkte, durch die Zygoneurie gegebene Zusammenhang der beiden genannten Ganglien; denn das diallyneure Nervensystem ist für die niederen *Prosobranchier*, speziell für die *Rhipidoglossen* unter ihnen, charakteristisch.

Die Formen zwischen der typischen Diallyneurie und der Zygoneurie werden als Übergangsformen gewertet, die die genetischen Beziehungen zwischen den beiden Zuständen dartun. So führt BOUVIER zur Erklärung der bei den *Ampullariiden* festgestellten Zygoneurie der linken Seite *Turbo* und *Janthina* an, bei denen solche Übergangsformen festgehalten sind. Bei beiden ist die Anastomose kurz und ihre Verbindung mit dem Nervus pallialis posterior sehr der Abgangsstelle dieses Nerven genähert; bei *Janthina* noch mehr als bei *Turbo*. Der Schritt von diesem Verhalten zu dem der *Ampullariidae* ist kein grosser. Er besteht nach BOUVIER in dem vollständigen Heranrücken des betreffenden Endes der Anastomose an den Abgang des hinteren Mantelnerven, d. h. an das Supraintestinalganglion und ferner einer totalen Reduktion der Anastomose, wodurch schliesslich der vordere Mantelnerv direkt mit dem genannten Ganglion zusammentrifft. Demnach wird das Mantelconnectiv vom Anfangsteil des vorderen Mantelnerven dargestellt, der statt direkt zum Mantel zu gehen, vorerst das Supraintestinalganglion passiert und von da weg gemeinsam mit dem hinteren Pallialnerven zieht. Dass dem so sein muss, schliesst BOUVIER daraus, dass der grösste der vom Supraintestinalganglion abgehende Nerv ausser dem Osphradium, dem charakteristischen Innervierungsgebiet des hinteren Pallialnerven, auch noch den vorderen, linken Mantelrand versorgt, was sonst durch den vorderen Mantelnerven geschieht.

Als interessantes Beispiel für das Vorkommen der beidseitigen Diallyneurie und der rechtsseitigen Zygoneurie innerhalb einer Gattung nenne ich *Cyclophorus*, das Genus, nach dem die Familie benannt ist. Das Nervensystem von *C. tigrinus*, der von BOUVIER (1887 a, p. 72—78) untersuchten Spezies ist diallyneur, das von *C. ceylanicus* dagegen, das KRETZSCHMAR (1919) studiert hat, ist rechtsseitig zygoneur. Diese Tatsache ist vergleichend-anatomisch interessant, weil bei *C. tigrinus* infolge der sehr kurzen Anastomose der rechten Körperseite die Diallyneurie der rechtsseitigen

Zygoneurie von *C. ceylanicus* so nahe kommt, dass der Unterschied zwischen den beiden Zuständen ein kleiner ist. Das Verhalten der beiden Spezies von *Cyclophorus* scheint mir noch zwingender für die BOUVIERSche Annahme über die Entstehung der Zygoneurie zu sprechen als die vorhin angeführte Reihe: *Turbo* — *Janthina* — *Ampullaria*.

BOUVIER betrachtet aber die *Ampullariidae* nicht bloss als linksseitig zygoneure, sondern als beidseitig zygoneure *Prosobranchier*. Die Zygoneurie der rechten Seite unterscheidet sich nach ihm von der linken Seite durch vollständige Reduktion des rechten Mantelconnectivs, so dass das Subintestinalganglion mit dem rechten Pleuralganglion verschmolzen ist. BOUVIERS Ansicht stützt sich auf das diesbezügliche Verhalten verschiedener *Prosobranchier*, bei denen die beiden Ganglien entweder durch ein sehr kurzes Mantelconnectiv miteinander verbunden sind oder aber einander unmittelbar berühren, doch so, dass die Zentren ihre Selbständigkeit ohne weiteres erkennen lassen. Solche mit Recht als Übergangsformen angesehene Zustände repräsentieren z. B. *Buccinum*, *Concholepas*, *Voluta* u. a.

Die Buccalganglien (Fig. 3, 4 u. 30, *bgl*), deren Zusammenhang mit den Cerebralganglien anlässlich der Besprechung dieser letzteren erwähnt worden ist, sind unter sich verbunden durch eine bogenförmige Buccalcommissur (Fig. 30, *bc*), die unter dem Oesophagus an seinem Abgang vom Pharynx liegt. Sie ist zu sehen, wenn das Anfangsstück des Oesophagus über den Schlundkopf nach vorn umgeschlagen wird. Die Buccalcommissur setzt an der hinteren, ventralen Partie des Ganglions an, während das Cerebro-buccalconnectiv (Fig. 5 u. 30, *cbc*) am vorderen Ende anschliesst. Ausser den beiden in Figur 30 dargestellten Ganglienverbindungen gehen von jedem Buccalganglion einige periphere Nerven ab, wovon zwei durch ihre Breite vor den übrigen sich hervortun. Sie alle dienen der Innervation des Pharynx mit seinen Adnexen und teils auch der des Oesophagus.

## IX. SINNESORGANE.

Dieses Kapitel fasse ich kurz; der Natur der Sache gemäss kann ich erst im zweiten Teil meiner Arbeit näher darauf eingehen.

### I. AUGE.

Das Auge (Fig. 1 u. 2, *au*) ist ein paariges Organ, das sich am Ende eines massigen, aber kurzen Trägers, des *Ommatophors* (Fig. 1 u. 2, *o*) befindet, der lateral neben dem echten Tentakel (Fig. 1 u. 2, *t*) fixiert ist.

## 2. STATOCYSTE.

Diese Bezeichnung ist nach dem heutigen Stand der Kenntnisse über das betreffende bläschenförmige Sinnesorgan der *Wirbellosen* zutreffender als der frühere Name Otocyste; denn die statische Funktion des Organs ist experimentell erwiesen, was von ihm als angebliches Hörorgan nicht gesagt werden kann.

Durch die Publikation von DELAGE (1887) „Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice“ werden die Otocysten erstmals als statische Organe gedeutet. Die Richtigkeit dieser Ansicht wird dann auch bestätigt durch diesbezügliche experimentelle Ergebnisse verschiedener Forscher an den verschiedensten Vertretern der wirbellosen Tiere, so z. B. von VERWORN (1891) an *Ctenophoren*. Bezüglich der Benennung des fraglichen Organs schreibt dieser Forscher:

„Ich möchte daher vorschlagen, den bisher gebräuchlichen Namen ‚Otolith‘ und ‚Otocyste‘, der auf einer falschen Auffassung der Funktion dieser Organe beruht, gänzlich fallen zu lassen und statt seiner den Ausdruck ‚Statolith‘ und ‚Statocyste‘ einzuführen, welcher der Funktion der Gleichgewichtseinstellung der betreffenden Organe gerecht wird“ (p. 470).

Ausserordentlich günstige Forschungsobjekte für das Studium der Statocysten sind aber besonders die *Heteropoden*, einmal wegen der Durchsichtigkeit ihres Körpers und zum andern wegen der beträchtlichen Grösse der Sinnesbläschen. Von den diversen Arbeiten darüber sei nur die von TSCHACHOTIN (1908) erwähnt, da sie sich sehr eingehend experimentell mit der Gleichgewichtsfunktion des Organs befasst und dem statischen Sinnesbläschen die Eigenschaft eines Hörorgans vollständig abspricht (p. 390).

Wegen der mehr oder weniger engen Lagebeziehung der Statocyste zum Pedalganglion herrschte lange die Ansicht, dass dieses Sinnesorgan auch von dem genannten Ganglion innerviert werde. Nachdem dann die Innervierung des statischen Organs durch das Cerebralganglion bei den *Heteropoden* und auch einigen *Opisthobranchiern* von verschiedenen Autoren festgestellt war, wies LACAZE-DUTHIERS (1868) dieselbe Tatsache auch für die *Prosobranchier* (exkl. *Heteropoden*) und *Pulmonaten* nach, bei welchen letzteren die Statocyste ganz dem Pedalganglion anliegt.

Die Lage der Statocysten von *P. cinerea*, sowie auch von *A. gigas* ist dieselbe, wie sie BOUVIER (1887a) für *A. carinata* beschreibt. Die beiden Gleichgewichtsbläschen, die von einer Bindegewebshülle bedeckt sind, zeigen eine genaue symmetrische Anordnung neben dem vorderen Teil der zusammengesetzten basalen Zentren des Schlundringes. Der von jeder Statocyste abgehende feine Nerve ist der Nervus staticus. Er legt sich dem Cerebropleuralconnectiv an und zieht schliesslich, mit diesem vereinigt, zum Cerebralganglion der entsprechenden Seite.

## 3. OSPHRADIUM.

Zu den spezifischen Sinnesorganen ist ausser dem Auge und der Statocyste ohne Zweifel auch das Osphradium zu rechnen, obwohl die Frage über dessen physiologische Bedeutung noch nicht restlos abgeklärt ist.

Für seine spezifische Funktion spricht der anatomische Bau. Da es bei den landbewohnenden *Gastropoden* nur in vereinzelt Fällen, z. B. *Cyclostoma elegans*, nachgewiesen von LACAZE-DUTHIERS (1872), *Testacella*, nachgewiesen von PLATE (1891), zu finden ist, so ist anzunehmen, dass das Osphradium ein auf das Leben im Wasser eingestelltes Sinnesorgan repräsentiert. PELSENER (1893) betrachtet es als ein den Rhinophoren analoges Organ und dies eben im Hinblick darauf, dass das Osphradium in der Regel denjenigen Formen fehlt, die mit Sinnestentakeln ausgerüstet sind und dass, wo beide Organe gleichzeitig vorhanden, das Osphradium in Rückbildung begriffen oder schwach entwickelt ist.

Das bei den *Ampullariidae* das Osphradium darstellende Organ hat von seiner Eigenschaft als Sinnesorgan sehr abweichende Deutungen erfahren.

BLAINVILLE (1822) betrachtet das betreffende Organ als die linke Kieme, die im Gegensatz zur ausgedehnten, rechten extrem klein ist. Dieser Ansicht sind auch QUOY & GAIMARD (1830—1834). Ganz anders TROSCHEL (1845), der schreibt:

„Vor dieser Oeffnung (in die Lungenhöhle — d. V.) liegt eine dicke, muskulöse Klappe von fast viereckiger Gestalt, welche offenbar dazu dient, die Oeffnung zu verschliessen. Ihr freier Rand ist eigenthümlich gebildet; er ist mit vielen feinen Blättchen eingefasst, die ein kiemenartiges Ansehen geben. Nach oben und unten sind sie frei, in der Mitte sind sie verwachsen, so dass sich auf ihren Gipfeln gleichsam ein sie verbindender Faden hinzieht. Die zweite, rudimentäre Kieme an der linken Seite des Thiers, von der Quoy und Gaimard am angeführten Orte sprechen, ist wohl ohne Zweifel nichts anderes, als diese Klappe, und die Verf. wurden wohl durch die blättrige Beschaffenheit des Randes bewogen, sie für eine Kieme zu halten“ (p. 202).

Bei dem ersten Exemplar von *A. gigas*, an dem ich vor dem Studium der einschlägigen Literatur die Grundzüge der Ampullariidenanatomie studierte, waren die Lungenöffnungen und das mir anfänglich noch unbekanntes Organ bezüglich Form (rechteckig, mit scharfen Ecken) und Grösse so übereinstimmend und die Lagebeziehungen der beiden zueinander derartige, dass sich einem der Gedanke aufdrängen musste, es handle sich um eine Einrichtung zum Abschliessen des Lungenraumes. Der eigenartigen Beschaffenheit des Mantelfaltenorgans wegen konnte ich allerdings seine Bedeutung in dieser mechanischen Funktion nicht erschöpft sehen. Durch seine Identifizierung mit dem Osphradium der übrigen *Prosobranchier* wurde ich dann erst recht in meiner Vorstellung von den engen Beziehungen zwischen dem Sinnesorgan und der Lungenöffnung gestärkt. Die späteren Befunde an weiteren Indivi-

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

duen der genannten Spezies und an *P. cinerea* liessen aber die vorgetragene Deutung, soweit sie wenigstens die Funktion einer Klappe betrifft, nicht zurechtbestehen.

Die Ansicht von JOURDAIN (1879) stimmt überein mit der von BLAINVILLE, QUOY & GAIMARD, indem er in dem fraglichen Organ ebenfalls eine verkümmerte Kieme erblickt. SABATIER (1879) erwähnt das als Osphradium sich erweisende Mantelorgan nicht. Wenn er aber von einer „branchie principale“ (p. 1325—26) spricht, so kann kein Zweifel über seine Auffassung von jenem Organ bestehen.

Die Untersuchungen von BOUVIER (1887 a) über die Innervierungsverhältnisse, von denen schon in Kapitel V die Rede war, haben dann dargetan, dass es sich keineswegs um die stark reduzierte Kieme der Gegenseite handeln kann, da beide Organe, das auf der rechten Seite befindliche Ctenidium und das nach links gelegene Osphradium, trotz ihres erheblichen Abstandes von einem und demselben Zentrum der linken Körperseite, dem Supraintestinalganglion (Fig. 29 II u. 30, *supgl*) aus innerviert werden, so dass also die vermeintliche rechte Kieme die nach rechts verlagerte linke ist. Andererseits erweist sich das bis dahin vorwiegend als rudimentäre linke Kieme betrachtete Mantelorgan der *Ampullariidae* als das den *Pectinibranchiern* ganz allgemein zukommende sog. SPENGLSche Organ oder wie BOUVIER sagt, als „fausse branchie“, als Pseudokieme.

SPENGL (1881), nach dem das betreffende Mantelorgan der *Prosobranchier* und auch anderer *Mollusken* benannt ist, schreibt, gestützt auf seine Befunde an verschiedenen *Prosobranchiern* (*Trochus*-, *Turbo*- und *Vermetusarten*):

„Aus dem Supraintestinalganglion geht ein starker Nerv hervor, der Aeste an die Kiemen und an die linke Mantelhälfte abgibt, zum grossen Theile aber in ein Organ, das bisher fast von allen Autoren als ‚rudimentäre Kieme‘, ‚Nebenkieme‘, ‚Ergänzungskieme‘ oder dergl. bezeichnet worden ist, obwohl schon Williams gezeigt hatte, dass dasselbe keine Kieme sei.“

Während aber der von SPENGL zitierte WILLIAMS (1856) das Mantelfaltenorgan als ein den Purpursaft abscheidendes Organ betrachtet, wird es von SPENGL als ein Sinnesorgan und zwar, im Hinblick auf seine Lage zur Kieme, als Geruchsorgan bezeichnet. Vor SPENGL hat schon LACAZEDUTHIERS (1860) bei seinen Untersuchungen an *Vermetiden* den nervösen Charakter des betreffenden Organs erkannt. Eine Deutung gibt dieser Autor nicht; doch hält er es für vollständig ausgeschlossen, das fragliche Organ bei diesen Formen als eine zweite Kieme deuten zu können.

Die Lagebeziehung zwischen der Kieme und dem Osphradium ist bei den *Ampullariidae* von dem Verhalten der übrigen *Prosobranchier* so sehr abweichend, dass die morphologische Bedeutung des diskutierten Organs mit Sicherheit sich nur aus seiner Innervierung ergeben kann.

Das Osphradium (Fig. 17 u. 18, *os*) von *P. cinerea* befindet sich an

der vorderen, linken Partie der Decke der Mantelhöhle. Bei den als ausgewachsen betrachteten Individuen zeigt es eine Länge von  $3\frac{1}{2}$ —4 mm. Es ist dies ungefähr das Dreifache der grössten Breite des sich vom einen zum andern Ende verjüngenden Organs. Das verjüngte Ende ist nur wenig von der Wurzel des lateralen Randes des Siphonallappens entfernt; es liegt fast im Winkel, den Decke und Boden der Mantelhöhle beim Übergang ineinander bilden. Die Längsachse des Osphradiums verläuft mehr oder weniger schräg zum freien, vorderen Mantelfaltenrand, so dass also das breite Ende entsprechend weiter von ihm abliegt als jenes. Sie bildet eine Gerade; wo das nicht der Fall ist, handelt es sich wohl um eine durch das Abtöten veranlasste starke Kontraktionserscheinung. Dass dem Sinnesorgan aber auch in normalen Verhältnissen eine gewisse Beweglichkeit zukommt, geht zweifelsohne aus seiner muskulösen Unterlage hervor, die es leicht vom Mantel abhebt. Am stärksten ist das breite Ende abgehoben, so dass man von einem freien Ende sprechen kann.

In seinem Äussern ähnelt das Osphradium sehr einer zweizeilig gefiederten Kieme, weshalb es auch lange als solche betrachtet worden ist. Der Epithelwulst besitzt nämlich in seiner ganzen Länge zu beiden Seiten der medianen Längsachse der Oberfläche eine Reihe von quer zu dieser Achse stehenden, spaltförmigen Einsenkungen, deren Grösse vom breiten zum schmalen Achsenende hin mit der Verjüngung des Organs auch entsprechend abnimmt. Der Ausdruck *Sinnes-taschen* scheint mir hiefür nicht unangebracht zu sein. Da nun die je zwei benachbarte Sinnes-taschen trennende Wand dünn ist, erscheint das Osphradium in zwei Reihen quer angeordneter Lamellen gegliedert. Diese sind aber nicht freie Blättchen, wie die Kiemenblättchen es sind. Auch die dem breiten Ende zuliegenden Lamellen nicht, deren freier Rand doch ziemlich konvex ist. Auf den ersten Blick scheinen die Lamellen der beiden Reihen durchweg gegenständig zu sein. Dies trifft jedoch nur streckenweise zu. Die Zahl der Sinnes-taschen und damit auch die der Lamellen ist in den beiden Reihen nicht die gleiche. Bei den vier daraufhin untersuchten Individuen erweist sich stets die Zahl der vorderen Reihe als die grössere. Die Unterschiede sind zwar nicht gross. Bei dem einen Individuum beträgt die Zahl der Sinnes-taschen der vorderen Reihe 20, der hinteren Reihe dagegen nur 18. Dazu kommt noch eine terminale Einsenkung am breiten Ende. Bei einem andern Individuum sind die entsprechenden Zahlen 20, 16, 1, bei dem dritten Individuum 17, 15, 1 und beim vierten Individuum 18, 15, 1. Die Gesamtzahl der Sinnes-taschen des Osphradiums variiert innerhalb der vier Individuen zwischen 33 und 39.

Wenn ich die Zahl der Einsenkungen und nicht die der Lamellen angebe, so kommt es daher, weil am verjüngten Ende die Taschenöffnungen unverhältnismässig klein sind, so dass man eigentlich nicht mehr von Lamellen reden kann.

Betrachtet man die Sinnestaschen — am besten die grössten unter ihnen — bei starker Lupenvergrösserung (LEITZ, 16- oder 20fach), so sieht man deutlich, wie jede Tasche in ihrer lateralen, d. h. von der Längsachse des Organs abgewendeten Partie sich nach unten und aussen stark vertieft.

A n m e r k u n g :

Eine kurze Zusammenfassung der vorliegenden Ergebnisse wird erst in Verbindung mit den mikroskopischen Befunden am Schluss des zweiten Teils der „Anatomie von Pachylabra cinerea Reeve“ gegeben werden.

LITERATURVERZEICHNIS.

(Die mit \* bezeichneten Publikationen habe ich bis jetzt nicht erhalten können.)

- AMAUDRUT, A., 1897. Structure et mécanisme du bulbe chez les Mollusques. Compt. rend. Acad. sc. Paris. Tome 124.
- 1898. La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool. (8). Tome 7.
- BARFURTH, D., 1883. Ueber den Bau und die Funktion der Gastropodenleber. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 22.
- BAVAY, 1875. Note sur la respiration des Ampullaires. Journ. de Conchyl. Paris. Vol. 23.
- \*BENSON, W. H., 1829. Description of the animal of Ampullaria with a notice of two species inhabiting the gangetic provinces. Gleanings in science. Vol. 1.
- BIEDERMANN & MORITZ, 1899. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Funktion der sogenannten „Leber“ der Mollusken. Pflüg. Archiv. Bd. 75.
- BLAINVILLE, H. D., 1822. Sur l'organisation de l'animal de l'Ampullaire. Journ. de Phys., de Chim., d'Hist. nat. et des Arts. Paris. Tome 95.
- BOETTGER, C., 1906. Aus dem Leben einer Ampullaria. Nachrbl. Deutsch. Malakozool. Ges. Jg. 38.
- BOUTAN, L., 1885. Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. exp. et gén. (2). Tome 3 bis.
- BOUVIER, E.-L., 1886. La loi des connexions appliquée à la morphologie des organes des Mollusques et particulièrement de l'Ampullaire. Compt. rend. Acad. sc. Paris. Tome 103.
- 1887. a. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7). Tome 3.
- 1887. b. Sur la morphologie de l'Ampullaire. Bull. Soc. philom. Paris (7). Tome 11.
- 1888. a. Sur l'anatomie de l'Ampullaire. Bull. Soc. philom. Paris (7). Tome 12.
- 1888. b. Sur l'anatomie et les affinités zoologiques des Ampullaires. Compt. rend. Acad. sc. Paris. Tome 106.
- 1889. Etude sur l'organisation des Ampullaires. Mém. Soc. philom. Paris. Cent.
- BROOKS, W. K., 1906. The origin of the lung in Ampullaria. Carnegie Inst. Wash. Year Book. Nr. 5.
- BROOKS, W. K. and MACGLONE, B., 1908. The origin of the lung of Ampullaria. Pap. Tortugas Lab. Carnegie Inst. Wash. Vol. 1.
- BRÜNING, C., 1904. Ampullaria gigas Sp. Naturw. Wochenschr. N. F. 3. Bd.
- 1905. a. Noch einmal Ampullaria gigas Sp. Naturw. Wochenschr. N. F. 4. Bd.
- 1905. b. Ampullaria gigas Sp. aus dem La Plata. Nat. u. Haus. Bd. 13.

- BURNE, R. H., 1898. A reno-pericardiac pore in *Ampullaria urceus*, Müll. *Proceed. Malac. Soc. London*. Vol. 3. 1898/99.
- 1899. Note on the nervous system of *Ampullaria*, sp. *Proceed. Malac. Soc. London*. Vol. 3. 1898/99.
- CARRIÈRE, JUSTUS, 1882. Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäß-System der Lamellibranchier und Gastropoden. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. 21.
- CAZENAUVETIE, B., 1852. Histoire d'une Ampullaire. *Actes Soc. Linnéenne Bordeaux*. Tome 18.
- CAUVIER, G., 1817. Le règne animal. Distribué d'après son organisation. Tome 2. Paris.
- DALL, W. H., 1904. Notes on the genus *Ampullaria*. *Journ. Conchology*. Vol. 11.
- DELAGE, 1887. Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. *Arch. Zool. exp. et gén.* (2). Tome 5.
- ERLANGER, R. v., 1891. Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. & II. Teil. *Morph. Jahrb.* Bd. 17.
- 1892. On the paired nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining nephridium of most Prosobranchs, and the relations of the nephridia to the gonad and genital duct. *Quart. Journ. Micr. science*. Vol. 33.
- FISCHER, PAUL, 1887. *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique ou Histoire naturelle des Mollusques vivants et fossiles*. Paris.
- FISCHER, P. et BOUVIER, E.-L., 1890. Sur le mécanisme de la respiration chez les Ampullaridés. *Compt. rend. Acad. sc. Paris*. Tome 111.
- GHOSH, EKENDRANATH, 1912. On the nervous system of *Ampullaria globosa*. *Records Ind. Mus.* (a *Journ. Ind. Zool.*) Calcutta. Vol. 7.
- GUILDING, L., 1828. Observations on the Zoology of the Caribæan Islands. *Zoological Journ.* Vol. 3 u. 4.
- HALLER, B., 1888/1893. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die Königl. ital. Corvette „Vettor Pisani“. *Morph. Jahrb.* I) Bd. 14, II) Bd. 16, III) Bd. 18, IV) Bd. 19.
- HARTMANN, 1908. *Ampullaria gigas*. *Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarienk.* Jahrg. 5.
- HESCHELER, KARL, 1900. *Mollusca*. 1. Lief. des 3. Bandes von: Lang, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere*. 2. Aufl. Jena, Fischer.
- HOUSSAY, FR., 1884. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. *Arch. Zool. exp. et gén.* (2). Tome 2.
- JHERING, HERMANN v., 1877. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken*. Leipzig. Verl. Engelmann.
- 1887. Gibt es Orthoneuren? *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. 45.
- JOURDAIN, S., 1879. Sur l'appareil respiratoire des Ampullaïres. *Compt. rend. Acad. sc. Paris*. Tome 88.
- KLÖTI, EUG., 1920. Beiträge zur Anatomie des Geschlechtsapparates einiger schweizerischer Trichia-(*Fruticicola*-, *Helix*-)Arten. *Inaug.-Diss. Phil. Fak. Zürich*.
- KOBELT, W., 1914. Eine neue *Asolene*. *Ampullaria (Asolene) commissionis* v. Jhg. in litt. *Nachtbl. Deutsch. Malakozool. Ges.* Jahrg. 46.
- 1915. Die Gattung *Ampullaria*. Neue Folge. *Systemat. Conchylien-Cabinet v. Martini & Chemnitz*. Bd. 1. Abtg. 20. N. F. Nürnberg.
- KÖHLER, W., 1905. Ueber Laichgeschäft und Geschlechtsunterschiede bei *Ampullaria gigas*. *Blätter f. Aquar.- u. Terrarienk.* Jahrg. 16.
- KRETZSCHMAR, CHARLOTTE, 1919. Das Nervensystem und osphradiumartige Sinnesorgan der Cyclophoriden. (*Fauna et Anatomia ceylanica*, Nr. 4.) *Jen. Ztschr. f. Naturw.* Bd. 56 (N. F. Bd. 49).

## ANATOMIE V. PACHYLABRA (AMPULLARIA) CINEREA REEVE

- LACAZE-DUTHIERS, 1860. Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. (Vermetus triquetter et V. semisurrectus Phil.) Ann. scienc. nat. Zool. (4). Tome 13.
- 1868. Mémoire sur les organes de l'audition (otolithes) de quelques animaux invertébrés. Compt. rend. Acad. sc. Paris. Tome 67.
- 1872. Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes). Arch. Zool. exp. et gén. Tome 1.
- LAMARCK, 1799. Prodrôme d'une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropriée des caractères génériques et l'établissement d'un grand nombre des genres nouveaux. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris.
- LAMARCK-DESHAYES, 1835/1845. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant des caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres et la citation synonymique des principales espèces qui s'y rapportent. 2e édit. par G. P. Deshayes et H. Milne Edwards. 11 Vols. Paris. Vol. 8.
- LANG, A., 1892. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. III. Abtheilg. Mollusca. Jena. Fischer.
- LINNÉ, C., 1766. Systema naturae. Tomus I. Editio duodecima. Holmiae.
- MACGLONE, BARTGIS, 1907. Notes on the development of the lung in *Ampullaria depressa*. Johns Hopkins Univ. Circ.
- \*MARTENS, ED., 1830. On the animal of *Ampullaria*. Gleanings in science. Vol. 2.
- MEISENHEIMER, JOH., 1921. Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- NETZ, TH., 1910. *Ampullaria gigas*. Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarienk. Jahrg. 7.
- ORBIGNY, ALCIDE D', 1835/1843. Voyage dans l'Amérique méridionale. 1826/1833. Tome 5. 3e partie: Mollusques. Paris, Strasbourg.
- ORTON, J. H., 1909. On the occurrence of protandric hermaphroditism in the Mollusc *Crepidula fornicata*. Proceed. Royal Soc. London. Ser. B. Vol. 81.
- PELSENEER, PAUL, 1893. Sur la fonction de l'osphradium des Mollusques. Procès-verbaux Soc. Roy. malac. Belgique. Tome 22.
- 1896. a. L'hermaphroditisme chez les Mollusques. Arch. Biol. Tome 14.
- 1896. b. „Prosobranches“ aériens et Pulmonés branchifères. Arch. Biol. Tome 14.
- 1920. Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. Bruxelles.
- PERRIER, R., 1889. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7). Tome 8.
- PHILIPPI, R. A., 1851. Die Gattung *Ampullaria*. Systemat. Conchylien-Cabinet v. Martini & Chemnitz. Bd. 1. Abthg. 20. Nürnberg.
- PLATE, Ludwig H., 1891. Studien über opisthopleurische Lungenschnecken. Zool. Jahrb. Abtg. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. 4.
- QUOY et GAIMARD, 1830/1834. Voyage de découvertes de l'*Astrolabe* 1826—1829. J. Dumont d'Urville. Zoologie par Quoy et Gaimard. 5 Volumes. Tome 2, 1832. Tome 3, 1834. Atl. Moll., pl. 57.
- RAMANAN, V. V., 1903. On the respiratory and locomotory habits of *Ampullaria globosa* Swainson. Journ. Malac. London. Vol. 10.
- ROTH, WILH., 1905. Doppelatmer. Eine vergleichend-anatomische Skizze mit besonderer Berücksichtigung der *Ampullarie*. Natur u. Haus. Bd. 13.
- 1906. Über das Laichgeschäft der *Ampullaria gigas*. Ergänzende Beobachtungen und Bemerkungen. Natur u. Haus. Bd. 14.
- SABATIER, A., 1879. Sur l'appareil respiratoire des Ampullaires. Compt. rend. Acad. sc. Paris. Tome 88.

- SACHWATKIN, VIKTOR, 1920. Das Urogenitalsystem von *Ampullaria gigas* Spix. Inaug.-Diss. Phil. Fak. Zürich. Acta Zoologica. Bd. 1.
- SAULCY, 1851. Note sur l'Ampullaire œil d'Ammon (*Ampullaria effusa*, Lamarck). Journ. Conchyl. Tome 2. Paris.
- SCHNEIDER, ELISABETH, 1920. Das Darmsystem von *Cyclophorus ceylanicus*. (Fauna et Anatomia ceylanica, Nr. 5.) Jen. Ztschr. Naturw. Bd. 57 (N. F. Bd. 50).
- SCHRÖDER, W., 1907. Meine Beobachtungen über die Laichablage der neuen grossen Deckelschnecke *Ampullaria gigas*, var. aus Amerika. Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarienk. Jg. 4. 1907.
- SEMPER, Carl, 1862. Entwicklungsgeschichte der *Ampullaria polita* Deshayes. Naturkundige Verhandlungen uitgegeven door het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen. Deel I. Stuk 2. Utrecht.
- 1880. Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. I. u. II. Theil. Brockhaus, Leipzig. Internat. wissenschaftl. Bibl. Bd. 39 u. 40.
- SIMROTH, H., 1896/1907. Gastropoda prosobranchia. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Bd. 3. Mollusca. II. Abteilg.
- SOWERBY, G. B., 1909/1916. Notes on the family Ampullariidae with list of species, varieties, and synonyms, also descriptions of four new species. Proceed. Malac. Soc. London. Vol. 8, Vol. 9 u. Vol. 12.
- SPENGLER, J. W., 1881. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.
- TROSCHEL, F. H., 1845. Anatomie von *Ampullaria urceus* und über die Gattung *Lanistes* Montf. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 11. (Bd. 1.)
- 1856/1893. Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. I. Bd. 1856/1863. II. Bd. 1866/1893. Fortgesetzt von J. Thiele, Berlin.
- TSCHACHOTIN, SERGEI, 1908. Die Statocyste der Heteropoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 90.
- VERWORN, MAX, 1891. Gleichgewicht und Otolithenorgan. Experimentelle Untersuchungen. Arch. f. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere. Bd. 50.
- WEGMANN, HENRI, 1884. Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. exp. et gén. (2). Tome 2.
- WILLIAMS, THOM., 1856. On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. and Mag. nat. hist. (2). Vol. 17.
- ZIEGLER, M., 1905. Die Gattung *Ampullaria* Lamarck. Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarienk.
- ZIMMERMANN, 1905. *Ampullaria gigas*. Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarienk.
-