

IX. b₁

Prosobranchia

von W. E. ANKEL, Gießen

Mit 222 Abbildungen

16613

Charakteristik

Gastropoden mit gekreuzter Viszeralkommissur („Streptoneurie“; Fig. 18, 19); Schale meist spiralig gewunden, zuweilen kappen- oder napfförmig, selten fehlend; Hinterende des Fußes dorsal mit Deckel (Operculum), der infolge ontogenetischer Rückbildung fehlen kann; getrenntgeschlechtig, einige Arten zwittrig.

Technik der Untersuchung

Die anatomische Untersuchung wird erschwert durch die Neigung der Tiere, den Weichkörper zu kontrahieren und in die Schale zurückzuziehen. Um gestreckte Exemplare zu erhalten, müssen Betäubungsmittel angewandt werden (näheres hierüber siehe ROTARIDES 1928). Manche marine Formen, z. B. *Buccinum*, lassen sich auch in Süßwasser zum Ausstrecken bringen. Dickwandige Schalen werden, am besten mit Hilfe eines Schraubstockes, zertrümmert und dann entfernt. Neben der üblichen Zergliederung mit Schere, Messer und Pinzette sind Rasiermesserschnitte durch gehärtete oder in Zelloidin eingebettete Exemplare oft vorteilhaft. Zur Präparation des Nervensystems empfiehlt es sich, die Tiere in Sublimat zu konservieren. Für histologische Zwecke sind Sublimatgemische zu empfehlen, z. B. hat sich mir das Gemisch nach PETRUNKEWITSCH (kurze Anwendung; auswaschen mit 70%igem Alkohol) sehr bewährt. Die Radula wird durch Kochen des Schlundkopfes in Natron- oder Kalilauge isoliert und in Glyzeringelatine oder Kanadabalsam eingedeckt. Über spezielle Techniken vergleiche die Zusammenstellung ROTARIDES' (1928).

Eidonomie und Anatomie

Die äußere Erscheinung der meisten Arten wird durch die Schale bestimmt. Beim ausgewachsenen Tier kommen spiralig gebaute Schalen (in den meisten Fällen; z. B. Fig. 1), kappen- (z. B. Fig. 2) oder napfförmige (z. B. Fig. 3) Schalen (*Capulidae*, *Calyptraeidae*, *Fissurellidae*, *Patellidae*, *Acmaeidae*, *Lepetidae*) und röhrenförmige Schalen (*Caecidae*; Fig. 4) vor, die jedoch sämtlich auf einen spiraligen Bauplan zurückgeführt werden können. Der spiralige Typ zeigt reiche Abwandlungen. Spiralige Schalen können in einer Ebene aufgewunden sein (planspiral) oder $\pm$ steil aufsteigen (turbospiral). Sie können (bei erwachsenen Tieren) wenige oder zahlreiche Windungen aufweisen. Die Windungen können frei im Raum verlaufen (Fig. 2) oder miteinander verbunden sein (die meisten Fälle),

wobei die jüngeren Umgänge die älteren entweder nur berühren oder in verschiedenen Graden umschließen. Schalen, bei denen die jüngeren Umgänge die älteren völlig umschließen, so daß nur der jüngste Umgang



Fig. 1.
Hydrobia ulvae Penn.; kriechendes Tier, von der linken Seite gesehen, zeigt den Pigmentring der Fühler und, unter der Schale, den dunkel pigmentierten Deckellappen; etwa 5:1.
Nach MEYER & MÖBIUS, umgezeichnet.

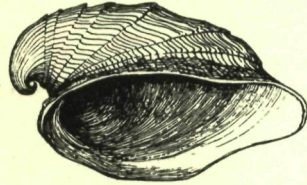


Fig. 2.
Capulus hungaricus (L.); Schale von der Seite; Maßstab, 40 mm. — Original.

sichtbar ist, nennt man *involut* (eingewickelt; *Trivia arctica*, Fig. 50), solche, deren ältere Umgänge gerade noch sichtbar sind, *convolut* (eingezogen; *Erato laevis*, *Littorina obtusata*; Fig. 206), alle anderen *evolut* (ausgezogen). Wechselnd ist auch das Verhalten der Umgänge in der Achse der Spirale: Berühren

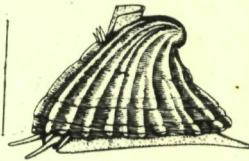


Fig. 3.
Puncturella noachina (L.); kriechendes Tier von der linken Seite; aus der Schalenöffnung vor dem Apex schauen Differenzierungen vom Rande der Mantelöffnung; Maßstab 10 mm.
Im Anschluß an JEFFREYS.

ren sie sich dort, dann entsteht eine solide Säule, die Spindel (Columella), berühren sie sich nicht, dann bleibt ein spirallig sich verengender Hohlraum, die Nabelhöhle (Fig. 15), deren Öffnung nach außen als Nabel (Umbilicus) bezeichnet wird. Entgegengesetzt dem Nabel liegt in der Achse die Spitze (der Apex) des Gehäuses, häufig durch eine Embryonalschale von ab-



Fig. 4.
Caecum glabrum (Mont.), Schale; Maßstab 1 mm. Original.

weichender Struktur (z. B. Fig. 59) und bei manchen Formen auch von abweichender Windungsrichtung (Fig. 33) hervorgehoben. Schalen, die vom Apex aus betrachtet im Sinne der Bewegung des Uhrzeigers zunehmende Windungen zeigen, werden als *rechtsgewunden*, Schalen mit entgegengesetztem Verhalten als *linksgewunden* bezeichnet. Linkswindung der Schale kann als individuelle Variation oder als Artcharakter (*Triphora perversa*) vorkommen; manchmal (*Stiliferidae*, *Pyramidellidae*) ist nur die Embryonalschale linksgewunden. Schließlich ist das Aussehen der Schale noch abhängig von der Form der Windungen und der Mündung, sowie von der Beschaffenheit ihrer Oberfläche. Die Windungen zeigen im Querschnitt die mannigfachsten Umrisse und Wandstärken; ihre Form bestimmt im wesentlichen auch die

der Mündung; doch treten hier noch zusätzliche Bildungen auf: Die Mündung kann verengt (Fig. 32) oder erweitert (Fig. 63) sein, ferner kann ihre Abgrenzung, der Mundrand, in ihrem Verlauf mannigfache Formen annehmen. Man unterscheidet am Mundrande eine Außenlippe und eine Innenlippe, die oben und unten (*Scala*; Fig. 31) oder nur unten (*Scissurella*, *Truncatella*; Fig. 30, 6) ohne Grenzen ineinander übergehen können. In anderen Fällen sind Außen- und Innenlippe gegeneinander abgesetzt, oben durch die Stelle, an der die Mündung den vorhergehenden Umgang berührt (Nahtecke; z. B. *Actis*,

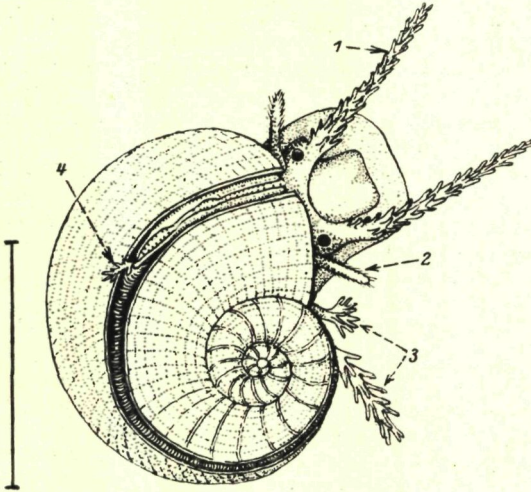


Fig. 5.

Scissurella costata var. *laevigata* d'Orb. — 1 Kopftentakel mit zahlreichen Papillen; 2 1. Epipodialtentakel auf der rechten Seite; 3 2. und 3. Epipodialtentakel, aus gemeinsamer Basis entspringend; der 4. und 5. sind ebenso geformt, hier aber durch die Schale verdeckt; 4 kleiner Tentakel am Schluß des Mantelschlitzes; Maßstab 1 mm. — Nach VAYSSIÈRE.



Fig. 6.
Truncatella
truncata (Mont.),
Schale;
Maßstab 1 mm.
Nach JEFFREYS.



Fig. 7.

Caecum glabrum
(Mont.).
Schema der Schalen-
entwicklung. — Die
Embryonalschale (a)
wird abgeworfen und
ein Verschluss (b)
gebildet; später
wird ein weiteres
Stück der Schale
(b bis c) abgeworfen
und ein neuer Ver-
schluss (c) gebildet;
d die durch einen
Deckel (vgl. Fig.
49) verschlossene
Mündung der Schale;
etwa 15:1.
Nach FOLIN.

Fig. 61), unten durch einen scharfen Knick (*Trichotropis*; Fig. 59), durch eine Bucht und, bei Formen mit röhrenartigem Mantelfortsatz (Sipho), durch einen Ausschnitt oder eine Rinne, die im Leben den Sipho aufnimmt (Siphonalrinne; z. B. *Nassa*, Fig. 69). Die innere Lippe kann fehlen, der Mundsaum ist dann unvollständig (*Trochidae*, *Turbinidae*, *Actinidae*); sie kann mit der Spindel verwachsen und zeigt dann einen Spindelrand oder einen Spindelwulst. Der Spindelrand kann falten- oder zahnartige Fortsätze zeigen (*Pyramidellidae*; Fig. 56), die Außenlippe lappige Verbreiterungen und Fortsätze (*Aporrhaidae*; Fig. 32).

Bei *Scissurella* zeigt die Außenlippe des Mundsaumes etwa in der Mitte einen Schlitz, der beim Weiterwachsen der Schale sich schließt

und so auf den älteren Umgängen zum Schlitzband wird (Fig. 5). Der Schalenschlitz entspricht einem Mantelschlitz, kommt (als ein vermutlich stammesgeschichtlich sehr altes Merkmal) wie dieser nur bei Formen mit zwei Kiemen vor, z. B. auch bei den *Fissurellidae* mit ihren sekundär bilateralsymmetrischen Schalen (vgl. Fig. 3, 52 und S. IX. b 17).

Alle schildförmigen Schalen (*Fissurellidae*, *Patellidae*, *Lepetidae*, *Acmaeidae*) weisen eine annähernd bilaterale (oder radiäre) Symmetrie auf, die im Laufe der Ontogenese sekundär im Anschluß an eine spiralig gewundene Embryonalschale entsteht. Weniger klar liegen die Dinge bei den müthenförmigen *Capulidae* und *Calyptraeidae* (Fig. 2, 51). Das Gehäuse von *Capulus* (Fig. 2) kann als eine spiralig in einer Ebene aufgewundene Schale aufgefaßt werden, deren Windungen sich nicht berühren und sich gegen die Mündung hin enorm erweitern. Die müthenförmige Schale von *Crepidula* (Fig. 51) ist noch deutlich spiralig gebaut und zeigt keine sekundäre bilaterale Symmetrie; sie enthält im Innern ein Septum, das als die ursprüngliche innere Lippe der Mündung aufgefaßt werden kann. Die Andeutung einer derartigen Septenbildung findet sich auch bei den *Neritidae* (Fig. 38).

Manche Arten werfen im Laufe des Schalenwachstums die Gehäusespitze einmal oder mehrfach ab (sie „dekollieren“). Das ist z. B. der Fall bei den *Truncatellidae* (Fig. 6) und führt zu einer scheinbar abweichenden Schalenform bei den *Caecidae*. Hier weisen junge Tiere eine planspiralige Schale auf, an die sich später eine gebogen-röhrenförmige anschließt (Fig. 7). Im Laufe der Entwicklung wird zunächst der spiralige Anfangsteil, später mehrfach der obere Abschnitt abgeworfen, wobei stets eine neue ab-

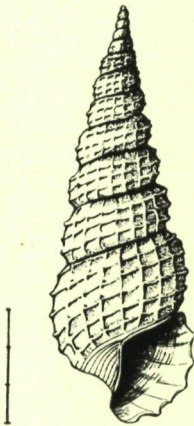


Fig. 8.
Bittium reticulatum
(da Costa),
Schale eines Exemplars
aus der Kieler Bucht;
Maßstab 3 mm.
Nach MEYER & MÖBIUS,
umgezeichnet.

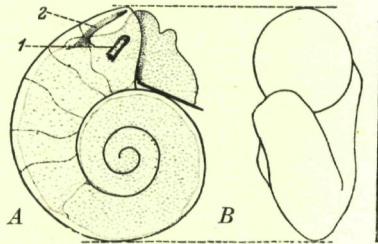


Fig. 9.
Skeneopsis planorbis (Fabr.). — A ♂, von oben
gesehen, in durchfallendem Licht, mit deutlichen
Anwachslinien; 1 Fühler mit Auge am Grunde.
2 Penis. B Schale von der Seite gesehen;
Maßstab 1 mm.
Original, nach Helgoländer Exemplaren.

schließende Wand gebildet wird. Eine alte Angabe DRAPARNAUDS. nach der auf demjenigen Teil der Schale von *Truncatella*, der abgestoßen werden soll, „Haare“ entstehen, bezieht sich entweder auf eine

Periostrakumstruktur, die für die Embryonalschale typisch sein könnte (vgl. S. IX. b 191), oder auf einen Ablösungsvorgang des Periostrakums an dem vom Weichkörper verlassenen Teil der Schale.

Außerordentlich vielgestaltig ist die Skulptur der nach außen gewandten Schalenflächen. Die hier in mannigfachen Abwandlungen vorkommenden Schwielen, Knoten, Gruben usw. lassen meist eine Anordnung auf Linien erkennen, die parallel zum Mundsaum oder senkrecht dazu verlaufen. Den Mundrändern entsprechende Verdickungen bezeichnet man als Rippen (*Scalidae*; Fig. 31), senkrecht dazu verlaufende als Leisten (*Trichotropidae*; Fig. 59). Das Zusammentreffen von Systemen beider Richtungen ergibt eine Gitter-Skulptur (*Cerithiidae*, Fig. 8; *Nassidae*, Fig. 69). Stets besteht eine deutliche Beziehung zwischen der Skulptur der Schale und der Gestalt des Mundrandes, was in der Art des Schalenwachstums (s. S. IX. b 130) seine Erklärung findet. Auch glatte Schalen zeigen mindestens feine Querstreifen (Anwachslinien; Fig. 9) oder Längsstreifen oder beides. Porzellanartige Glätte pflegt meist da aufzutreten, wo der Mantel (*Lamellariidae*) oder Epipodialbildungen (*Naticidae*) oder ein Scheinmantel (*Stiliferidae*) die Schale umhüllen. In solchen Fällen kann die Schale gleichzeitig sehr dünn und zerbrechlich werden (*Lamellariidae*, *Stiliferidae*).

In einigen Fällen hat die rein organische äußerste Schalenschicht, das Periostrakum, wesentlichen Anteil am Aussehen der Schale, so z. B. bei den *Trichotropidae* und manchen *Buccinidae*, wo es Borsten trägt (Fig. 14).

Die Farbe der Schalen kann von der Farbe des Periostrakums beeinflusst sein, beruht aber meist auf in den Kalk eingelagerten Pigmenten. Lebhaftige und bunte Farben fehlen den Arten unserer Fauna, abgesehen etwa von *Phasianella*; braune, gelbliche und rötliche Töne herrschen vor. Arten mit ausgesprochen nördlicher Verbreitung sind fast alle farblos. Bei pigmentierten Arten kommen als Abnormitäten pigmentlose Individuen vor, z. B. bei den Littorinen. Pigmentlose Exemplare von *Littorina obtusata* (Helgoland) zeigen eine schwefelgelbe Farbe. Auch streifenweises Fehlen des Pigments kann man an *Littorina*-Schalen beobachten; dafür ist dann eine bestimmte Stelle des Mantelrandes verantwortlich zu machen.

Die Mehrzahl der Prosobranchier-Arten weist in erwachsenem Zustand einen Deckel, ein Operculum, auf, das die Mündung verschließen kann und ihrer Form meist genau eingepaßt ist. Außerdem hängt die Gestalt des Deckels von seiner Bildungsweise ab. Alle Deckelformen lassen einen „Nucleus“, den Ausgangspunkt oder Bildungskern, erkennen, der das embryonale Operculum einschließt. Die im Laufe der späteren Entwicklung hinzugetretenen Anteile gruppieren sich um den Nucleus entweder in spiralförmiger Anordnung oder konzentrisch, oder seitlich. Spiralförmig gebaute Deckel können wenige (Fig. 10) oder zahlreiche (Fig. 11) Windungen aufweisen, „oligogyr“ oder „polygyr“ sein, der Nucleus kann streng zentral (Fig. 11) oder in verschiedenem Grade

dem Rande genähert liegen (Fig. 10). Die Windungsrichtung spiralig gebauter Deckel ist der der Schale entgegengesetzt. Auch bei den Deckeln mit konzentrischen Anwachslinien liegt der Nucleus nicht immer genau zentral (Fig. 12). Deckel mit seitlicher Anwachsrichtung, also mit „endständigem“ Kern, zeigen halbkreisförmige (*Rissoëlla*; Fig.



Fig. 10.
Littorina littorea,
Deckel.
Nach WOODWARD aus
P. FISCHER.



Fig. 11.
Gibbula spec., Deckel.
Nach v. MARTENS.



Fig. 12.
Buccinum undatum L.,
Deckel; nat. Gr.
Nach G. O. SÄRS aus
P. FISCHER.

40) oder gebogene Anwachslinien (Fig. 13). Gelegentlich (*Rissoëllidae*, *Neritidae*) zeigt das Operculum einen nach innen gerichteten Fortsatz (Fig. 40), der als Muskelansatz dient oder zusammen mit dem Spindelrand eine Art Scharnier bildet (*Neritidae*).

Zur morphologischen Orientierung des Deckels wählt man seine Lage

innerhalb der Mündung bei zurückgezogenem Tier, nennt also „Lippenrand“ die der Außenlippe, „Spindelrand“ die der Innenlippe anliegende Seite (vgl. Fig. 13), und bezeichnet als „Innenfläche“ diejenige Seite, an der der Spindelmuskel befestigt ist, während die „Außenfläche“ frei nach außen gerichtet ist.

In der konchyliologischen Literatur werden „hornige“ und „kalkige“ Deckel unterschieden. „Hornig“ sind Deckel, die aus rein organischer Substanz (Konchin) bestehen, „kalkig“ solche, die in verschiedenem Grade Kalk ein- oder aufgelagert tragen; rein kalkige Deckel kommen nicht vor.

Das Operculum ist eine kutikuläre Bildung des Fußbrückenepithels, das am Bildungsorte des Deckels zu einer „Operkularspalte“ eingesenkt zu sein pflegt. In der Operkularspalte zeigen die Epithelzellen besondere Form und lassen in ihrem Innern körnchenförmige Vorstufen des Sekretes erkennen. Außer den Zellen der Operkularspalte beteiligen sich auch andere Abschnitte des unter oder neben dem Deckel gelegenen

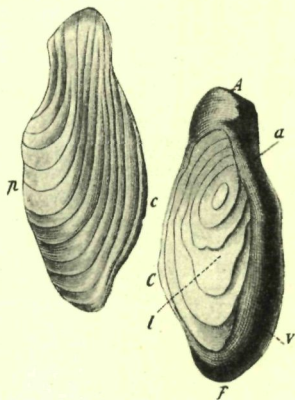


Fig. 13.
Nucella lapillus (L.), Deckel.
Links von außen, rechts von innen.
A Nahtlecke, B Siphonalecke,
C Spindelrand, p Lippenrand,
v Firniß, a die Stelle, wo er am
dünnsten ist, l „hyaline Lamelle“.
Nach HOUSSAY aus BRONN.

Epithels an der Lieferung von Baumaterial zum Operculum, und die von verschiedenen Abschnitten gelieferten Sekrete führen zu verschiedenen Produkten („Chitin“, „Konchin“, „Firniss“, „hyaline Schicht“), die schicht- oder zonenweise im Deckel abwechseln können. Spiraliger Bau entsteht bei seitlicher Anlieferung von Baumaterial und dauernder Drehung des Deckels auf seiner Unterlage, ist also nur bei Formen mit kreisrunder Mündung möglich. Arten mit unregelmäßig gestalteter oder mit einem Siphon versehener Mündung haben im Zusammenhang damit im allgemeinen keinen spiralig gebauten Deckel; doch sind die Verhältnisse im einzelnen noch keineswegs überall geklärt.

Fehlen des Deckels bei der erwachsenen Form ist verhältnismäßig häufig (*Lamellariidae*, *Cypraeidae*, *Capulidae*, *Calyptraeidae*, *Fissurellidae*, *Acmaeidae*, *Patellidae*, *Lepetidae*, *Stiliferidae*, *Scissurellidae*) und bei völlig schalenlos gewordenen Formen selbstverständlich (*Entonconchidae*), beruht aber stets auf einem Verlust im Laufe der Ontogenese. Keine Prosobranchierlarve ermangelt von vornherein des Deckels.

Der feinere Bau der Schneckenschalen ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen; die Struktur der Prosobranchierschale hat eine einwandfreie Darstellung, wenigstens für *Viviparus*,

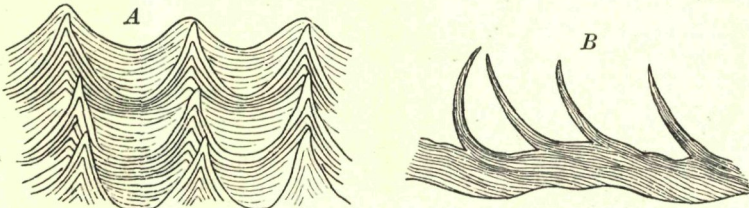


Fig. 14. *Buccinum undatum*, Flächenansicht (A) und Querschnitt (B) des Periostrakums; vergr. — Nach TULLBERG aus SIMROTH.

parus, erst in letzter Zeit gefunden (E. KESSEL 1933), nachdem durch BIEDERMANN (1914; dort älteste Literatur) gute Vorarbeit geleistet worden war.

Bei den Prosobranchiern besteht die Schale (in der Regel) aus einer außen gelegenen organischen Schicht, dem sogenannten Periostrakum, und einer innen gelegenen, bei den einzelnen Arten und auch individuell verschieden mächtigen, stets in mehrere Lagen gegliederten Kalkschicht.

Das Periostrakum ist eine Kutikularbildung aus einem eiweißartigen Stoff, der chemisch dem Konchin in der Prismenschicht der Muscheln nahesteht. Es ist gelegentlich mehrschichtig, bei *Viviparidae* einschichtig (KESSEL). Bestimmte Oberflächenstrukturen des Periostrakums kommen vor (Fig. 14) und hängen mit der Art seiner Bildung zusammen (s. S. IX. 191); es zeigt meist eine bräunliche oder gelbliche Eigenfarbe, die unter Umständen die Pigmentierung der Kalkschichten verdecken kann. Auf älteren Schalen bzw. auf den älteren Umgängen von Schalen kann das Periostrakum verloren gehen; bei Süßwasserformen hat das häufig eine Korrosion der Kalkschale zur

Folge, die nunmehr ungeschützt der Wirkung der im Wasser gelösten Kohlensäure ausgesetzt ist. Bei *Capulus hungaricus* scheint das Verschwinden des Periostrakums auf den oberen Abschnitten der Schale ein regelmäßiges Verhalten zu sein. Den *Littorina*-Arten fehlt ein typisch ausgebildetes Periostrakum (KESSEL).

Die Kalkschicht der Schale bietet auf Schliffen in verschiedenen Ebenen ein wechselndes und zunächst verwirrend erscheinendes Bild. Verbreitet ist eine Bauform wie diese (*Viviparus*): Schliffe senk-

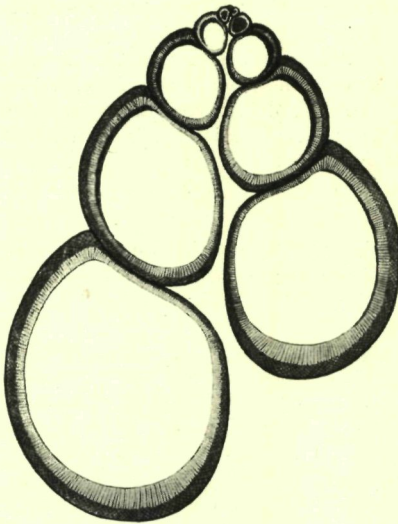


Fig. 15.

Viviparus fasciatus (L.): schematische Zeichnung eines Schliffes in der Schalenachse, zur Veranschaulichung der Beteiligung der verschiedenen Schichten am Gesamtaufbau (vgl. Fig. 16) beim „*Viviparus*-Typ“; im Verhältnis zur Größe des Gehäuses ist die Mächtigkeit der Schichten etwa dreifach überhöht; etwa 3:1.

recht zu den Anwachsstreifen der Schale zeigen außen unter dem Periostracum eine Schicht mit „Pallisadenstruktur“, darunter eine zweite Schicht mit „Gitterstruktur“ (Fig. 16), Schliffe parallel den Anwachsstreifen bieten das gleiche Bild in umgekehrter Reihenfolge (Fig. 15). In älteren Teilen der Schale erscheint unter der zweiten Schicht noch eine dritte, die wiederum die Struktur der ersten Schicht aufweist, wenn auch in weniger regelmäßiger und ausgeprägter Anordnung.

Eine genauere Analyse der Strukturen zeigt, daß alle drei Schichten unter sich gleichwertig sind; ihr verschiedenes Aussehen hat seinen Grund in der verschiedenen Schnittrichtung, in der die Bauelemente der Schale

getroffen sind. Die gesamte Kalkschale erweist ihre Zusammensetzung aus kristallinen Kalkfibrillen, die sich zu Balken vereinigen, die ihrerseits wieder zur Bildung von Kalkplatten zusammentreten (Fig. 16). In zwei aufeinanderfolgenden Schichten stehen die Streichrichtungen der Platten etwa senkrecht zueinander (Winkel von 75° bis 105°). Werden die auf ihrer langen Schmalkante stehenden Platten quer geschnitten, so erscheint die Pallisadenstruktur. Betrachtet man — senkrecht zur ersten Richtung — die Platten von der Fläche aus, so erscheinen die in der Plattenebene liegenden Fibrillen bzw. Balken. Bei zwei aufeinanderfolgenden Platten kreuzen sich die Fibrillen in einem Winkel von etwa 70° bzw. 110° ; da sie durchsichtig sind, kommt auf Schliffen in dieser Ebene die Gitterstruktur zustande. Die Bauelemente der einzelnen Schichten sind keineswegs unabhängig voneinander: „Die Fibrillenbündel einer Schicht setzen sich vielmehr unter einer entsprechen-

den Drehung in die nächste fort und verbinden so beide miteinander. Zwei aufeinanderfolgende Fibrillenbündel ein- und derselben Platte biegen an der Grenze einer Schicht abwechselnd rechts und links ab, um so jeweils zwei Platten der folgenden Schicht zusammenzusetzen“ (KESSEL). Besonders gut sind diese Verflechtungen der einzelnen Schichten, die eine große Festigkeit der ganzen Schale zur Folge haben, bei *Murex* und *Buccinum* zu sehen. Die dritte Schicht wird nicht immer und, z. B. bei *Viviparus*, nur in den ältesten Schalentteilen gebildet, wo sie die ersten Umgänge völlig ausfüllt (Fig. 15). Ein sog. „Hypostracum“ (THIELE) als dritte, von den übrigen wesentlich verschiedene Schicht gibt es nicht.

Bei einigen Arten scheinen von der geschilderten

Bauweise Abweichungen vorzukommen. Nach (noch unveröffentlichten) Untersuchungen E. KESSELS¹⁾ ist in einer ganzen Reihe von Fällen die äußerste, unmittelbar unter dem Periostrakum gelegene Schicht nicht, wie bei *Viviparus* und anderen Arten, aus Platten zusammengesetzt, sondern zeigt einen Aufbau, der an die Prismenschicht von Muscheln erinnert. Auf Querschliffen erscheinen zahlreiche Säulen annähernd gleicher Größe, auf Flachschliffen eine polygonale Felderung. In sich haben die Säulen einen sphäritischen Aufbau aus feinen Kalkfibrillen, die von den Außenseiten schräg aufsteigend nach der Mitte des Prismas verlaufen. Die *Trochidae* zeigen über ihrer Perlmuttertschicht nur eine solche Prismenschicht, die scharf gegen die Perlmuttertschicht abgesetzt ist. Bei *Buccinum* folgen unter der „Prismenschicht“ „normale“ Schichten, von einem Bau, wie er oben für *Viviparus* beschrieben wurde.

Wieder eine ganz andere Struktur der äußersten Schalenschicht zeigen die Littorinen (*Littorina littorea*, *L. obtusata*) und *Nucella lapillus*. Hier liegt anscheinend ein geflechtartiges Ineinandergreifen von Kalkfibrillen in allen möglichen Richtungen vor; eine nähere Analyse dieser Schicht steht noch aus. In beiden Fällen finden sich unter der abnormen Außenlage normal gebaute Innenlagen, die allerdings hier viel weniger exakt ausgebildet zu sein scheinen als bei *Viviparus*.

Die Einlagerung von Pigment ist, jedenfalls bei den *Viviparidae*, auf die beiden äußersten Kalkschichten beschränkt; es erscheint hier in

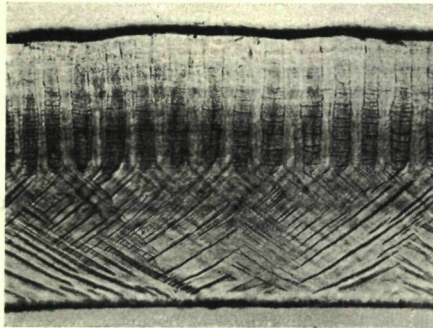


Fig. 16.

Viviparus fasciatus, Querschliff des letzten Gehäuseumganges, senkrecht zum Schalenrand; oben Periostracum, dann Pallisaden, schließlich Gitterstruktur. — Mikrophoto; 215:1.

Nach KESSEL.

¹⁾ Ich danke Herrn Dr. KESSEL auch an dieser Stelle für die Erlaubnis, seine Beobachtungen hier bereits bekanntzugeben.

homogener Verteilung. Das Kalziumkarbonat der Schale erweist sich mineralogisch, mit wenigen Ausnahmen, als Aragonit.

Die Schale aller *Trochidae* zeigt als besondere Bildung zu innerst eine Schicht von Perlmutter. Perlmutterblättchen, d. h. mikroskopisch kleine, tafelig nach der Basis ausgebildete Aragonitkristalle, die in Lagen parallel der Schalenflächen gesetzmäßig geordnet und durch Konchin miteinander verkittet sind (Definition nach W. J. SCHMIDT 1928), bilden in ihrer Gesamtheit eine Schicht mit feinsten Lamellierung, in deren Innerem alles eintretende Licht reflektiert und zerstreut wird. So kommt der kennzeichnende „Perlmutterglanz“ zustande; Interferenzen können überdies zu farbigen Effekten führen.

Neuerdings hat P. AHRBERG (1934) den mikroskopischen Aufbau der Perlmutter bei einer *Monodonta*-Art (*M. articulata*) und einer *Turbo*-Art (*T. ticaonicus*) untersucht. Danach stimmt die Perlmutter der Prosobranchier grundsätzlich mit der der Muscheln überein: Perlmutterblättchen sind zu sehr dünnen (0.3μ) Elementarlamellen zusammengefügt, die in großer Zahl übereinander liegen; so entsteht das Bild einer parallel der natürlichen Perlmutteroberfläche verlaufenden sehr feinen Streifung; senkrecht dazu wird — abweichend von dem Verhalten bei Muscheln — eine meist deutliche Gliederung in Säulen sichtbar, weil die Perlmutterblättchen nicht mauersteinartig abwechselnd, sondern ziemlich genau übereinander geschichtet sind. Auch das Wachstum der Perlmutter scheint sich im wesentlichen so zu vollziehen wie bei den Muscheln. Bei *Trochus*-Arten sind im Innern der Schale zwei Zonen von verschiedenen ausschender Perlmutter zu unterscheiden: Die eine, von mattweißem Glanz, findet sich nur unmittelbar hinter der Mündung als schmaler Streifen (= Wachstumszone), die andere, mit Perlmutterfarben, kleidet das Innere des ganzen Gehäuses aus.

Von einer Reihe von Arten (*Fissurella*, *Patella*, *Trochus*, *Murex*) sind Perlen beschrieben worden, d. h. geformte, meist rundliche Bildungen aus Schalenstoffen, die ihre Entstehung der normalen Leistung von schalenstoffliefernden Zellen des Mantelepithels in abnormer Anordnung („Perlensäcken“) verdanken. Theoretisch sind Perlenbildungen bei allen schalentragenden Prosobranchiern möglich und würden sich vermutlich bei Verarbeitung genügend zahlreichen Materials auch überall nachweisen lassen.

Am lebenden Tier steht die Schale in Verbindung mit dem Weichkörper der Schnecke, der sie hervorgebracht hat. Der Schalenhohlraum wird ganz oder zum größten Teil vom Eingeweidesack des Tieres eingenommen, der seiner Form nach einen Ausguß der Schale darstellt (Fig. 177, 178), also in der Mehrzahl der Fälle spiralförmige Gestalt aufweist. Der Eingeweidesack steht durch ein verschieden deutlich ausgeprägtes Mittelstück mit dem Kopffuß, der Gesamtheit des übrigen Schneckenkörpers, in Zusammenhang.

Der Eingeweidesack liegt den Innenwänden der Schale an, ohne ihr irgendwo angeheftet zu sein. Die Verbindung zwischen Körper und Schale vermittelt allein der Spindelmuskel, der einerseits an der Innenfläche der Schale befestigt ist, andererseits in die Muskulatur des Fußes

ausstrahlt und dann mit der Mehrzahl seiner Fasern am Operculum endigt (Fig. 98). Löst man bei der Präparation die Verbindung des Spindelmuskels mit der Schale, dann läßt sich bei allen Arten der Körper vom Gehäuse ohne jede Beschädigung trennen, indem man den Eingeweidesack aus der Schale herausdreht oder (im Falle nicht spiralförmigen Baues) aus ihr heraushebt.

Am vorderen, d. h. dem Kopffuß zugewandten Abschnitt des Eingeweidesacks bildet die ihn bedeckende Haut eine freivorspringende, das Mittelstück rings kragenförmig umgreifende Falte, den Mantel. Die ringförmig verlaufende Umbiegungsstelle des Mantelepithels von außen nach innen wird als Mantelrand bezeichnet. Sie ist in der Regel wulstförmig verdickt, und die hier in reichem Maße angeordneten Drüsen liefern die Baustoffe der Schale, deren (normale) Bildung hier (nur hier) vor sich geht.

Der rings um das Mittelstück verlaufende Raum zwischen Mantel und Mittelstück, die Mantelfurche, ist bei erwachsenen Prosobranchiern dorsal von Mittelstück und Fuß zu einer geräumigen Höhle, der Mantelhöhle, erweitert.

Der Kopffuß ist ein bilateral-symmetrisch gebauter Hautmuskelschlauch mit verwickeltem Faserverlauf (darüber s. S. IX. b 76, unter „Bewegung“). Der Kopf ist vom Fuß meist deutlich abgesetzt (mit Ausnahme von *Homalogyra*, Fig. 68, wo nicht eigentlich von einem „Kopf“ gesprochen werden kann) und trägt bei Prosobranchiern nur ein Paar von Fühlern, die in wenigen Fällen (*Assimineae*, *Homalogyra*) fehlen. Augen sind, wenn nicht rückgebildet (manche *Naticidae*, *Lepeta coeca*, *Typhlomangilia nivalis*), stets in der Zweizahl vorhanden und stehen bei, an oder auf den Fühlern, die im letzten Falle meist an der betreffenden Stelle eine Verdickung oder einen Absatz aufweisen. Selten stehen die Augen entfernt von den Fühlern unmittelbar auf der Oberfläche des Kopfes (*Rissoëllidae*); häufiger sind sie gestielt (*Cyclostrematidae*, *Trochidae*, *Neritidae*, *Turbinidae*).

Am Kopf ist ferner die Mundöffnung am Vorderende einer Schnauze oder eines ausstülpbaren Rüssels gelegen. Bei einer Reihe von Arten trägt der Kopf der männlichen Tiere einen Penis (z. B. Fig. 134). Bei den *Turbinidae* (*Phasianella*) und *Trochidae* findet man zwischen den Fühlern ein Paar abgeflachte, zottige oder gezackte Fortsätze, die „Palmetten“, die gelegentlich miteinander verschmelzen und dann ein „Stirnsegel“ bilden können.

Der Fuß selbst kann Gliederungen der Quere und der Länge nach, sowie mannigfache Anhänge aufweisen. Abgliederung eines vorn gelegenen Abschnittes führt zur Bildung eines Propodiums, wie es z. B. bei *Naticidae* mächtig entwickelt ist; der übrige Teil des Fußes kann dann als Metapodium bezeichnet werden (vgl. Fig. 36). Eine wulstige Verdickung des Fußes unterhalb der Mundöffnung wird als „Mentum“ bezeichnet (*Triphora*, *Aclis*, *Eulima*, *Pyramidella*) und stellt vielleicht eine einfache Propodialbildung dar. Als Epipodium bezeichnet man die Gesamtheit von seitlich am Fuße auftretenden und meist auf beiden Seiten symmetrischen Bildungen, wie sie bei den *Scissurellidae*, *Troch-*

idae, Turbinidae, Cyclostrematidae in Form einer mit Tentakeln („Epipodialtentakeln“) besetzten Falte (Fig. 17, 126) oder einer Reihe freistehender Tentakel (Fissurellidae) anzutreffen sind. Bei den Cerithiidae, Lacunidae, Hydrobiidae, Rissoidae, Pyramidellidae tritt als Epipodial-



Fig. 17.
Calliostoma conuloide (Lam.),
kriechend. — Nach P. FISCHER.

bildung ein „Deckellappen“ auf (Fig. 1, 47, 48), der ebenfalls einen oder mehrere (z. B. Fig. 63) tentakelartige Fortsätze tragen kann. Vorn oder hinten kann der Fuß in Zipfel (z. B. Fig. 69) ausgezogen sein.

Seitlich am Fuß oder an der Grenze zwischen Kopf und Fuß, und zwar stets an der rechten Seite, ist bei den Männchen vieler Arten (den meisten Tanioglossen und Stenoglossen) der Penis gelegen (z. B. Fig. 131, 136).

Während für den Kopffuß ein bilateral-symmetrisches Verhalten aller Teile mit wenigen Ausnahmen (Penis, Fußanhänge der *Rissoidae*) kennzeichnend ist, zeigen die im Eingeweidesack, im Mittelstück und in der Mantelhöhle gelegenen Organe bei den Prosobranchiern eine ausgesprochen asymmetrische Anordnung und Ausbildung. Innerhalb der Gruppe zeigen die einzelnen Arten eine dem Grade nach verschiedene Asymmetrie. Die Zurückführung aller lebend vorkommenden (und fossilen) Bauformen auf einen einheitlichen Bauplan oder die Gestalt eines hypothetischen Urgastropoden ist möglich, wenn folgende Annahmen über den stammesgeschichtlichen Werdegang der Prosobranchier (und aller Gastropoden) gemacht werden:

1. Die hypothetische Ausgangsform war ein vollkommen bilateral-symmetrisch gebautes Tier, dessen Organisation folgendermaßen zu beschreiben wäre: Ein bilateral-symmetrisch gebauter Kopffuß trägt durch Vermittlung eines ungedrehten Mittelstückes einen bilateral-symmetrischen Eingeweidesack mit Mantel, der eine hinten-dorsal gelegene Mantelhöhle umschließt. Der von der Mundöffnung in der Medianebene nach hinten ziehende Darm endet mit einer median gelegenen Afteröffnung in der Mantelhöhle. Symmetrisch rechts und links der Afteröffnung liegen ktenidienförmige Kiemen in der Mantelhöhle; ihnen entsprechen symmetrische Vorkammern eines in der Medianebene gelegenen Herzens sowie die zugehörigen zuführenden und abführenden Gefäße. Paarige, rechts und links am Perikard gelegene Nieren münden mit je einem symmetrisch rechts und links vom After gelegenen Porus in die Mantelhöhle; das gleiche gilt für die Gonaden, bei denen ein ursprünglich paariges Verhalten allerdings nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden kann.

Von dem ursprünglichen Bauplan des Nervensystems ist folgende Vorstellung zu entwerfen:

Ein Schlundring umgreift den Vorderdarm (vgl. Fig. 18 und 19); er wird gebildet aus paarigen Ganglien, und zwar aus *a*) den Zerebralganglien, verbunden durch die oberhalb des Ösophagus verlaufende Zerebralkommissur, *b*) den Pedalganglien, verbunden untereinander

durch die unterhalb des Ösophagus verlaufende Pedalkommissur, verknüpft mit den Zerebralganglien jederseits durch ein Zerebropedalkonnektiv, c) den Pleuralganglien, miteinander nicht verbunden, aber verknüpft mit den Zerebralganglien durch je ein Zerebropleuralkonnektiv und mit den Pedalganglien durch je ein Pleuropedalkonnektiv.

Von dem so gebildeten Schlundring aus, der in dieser Grundzusammensetzung bei allen Prosobranchiern anzutreffen ist, entsenden die Pedalganglien je einen Hauptnervenstrang in den Fuß, die Pedalstränge, die durch zahlreiche Kommissuren miteinander verbunden sind und so ein strickleiterförmiges System bilden, das seinerseits Nerven zum Epipodium und in die Fußmuskulatur abgibt (Fig. 126). Von den Pleuralganglien aus erstreckt sich in den Eingeweidesack hinein eine lange Kommissur, die Viszeralkommissur (v. IHERING), in deren Verlauf mehrere Ganglien eingeschaltet sein können: Ein einfaches oder paariges Abdominalganglion an der Umbiegungsstelle der Viszeralschlinge und je eine Anschwellung an den Stellen, an denen von der Viszeralkommissur Nerven zu den Kiemen und zum Mantel abgehen, die Parietalganglien. Ein besonderes, kleineres Ganglienpaar, die Bukkalganglien, versorgt hauptsächlich den umfangreichen Schlundapparat und ist meist unterhalb der Einmündung des Ösophagus in die Bukkalmasse gelegen. Die Bukkalkommissur verbindet die beiden Bukkalganglien; diese sind ihrerseits durch Bukkalkonnektive mit den Zerebralganglien verbunden.

Über die Form des Eingeweidesacks und der ihn umhüllenden Schale kann vermutet werden, daß eine nach vorn gewandte („exogastrische“) planspirale Aufwindung vorlag. Die spiralige Aufrollung ist als eine sehr alte, primäre Eigenschaft anzusehen; alle nichtspiraligen Schalen sind sekundäre Erwerbungen.

2. Aus der hypothetischen Ausgangsform mit symmetrischem Bau und nach vorn gewandter („exogastrischer“) Spirale des Eingeweidesacks bzw. der Schale ist eine spätere Form abzuleiten, bei der die Spirale des Eingeweidesacks als Ganzes nach hinten, zu „endogastrischer“ Anordnung, verlagert wurde. — Diese Verlagerung erforderte eine Drehung von 180° um die Achse des Mittelstückes, d. h. eine Verdrehung dieses Fuß und Eingeweidesack miteinander verbindenden Abschnittes und der in ihr verlaufenden Organe um den gleichen Betrag. Man kann annehmen, daß die Verlagerung des Eingeweidesacks als Begleiterscheinung auftrat bei einem im Verlauf der Stammesgeschichte erfolgten Übergang von schwimmender zu kriechender Lebensweise. Ontogenetisch spielt sich jedenfalls eine entsprechende Drehung des Eingeweidesacks um das Mittelstück heute noch in der Entwicklung jedes Prosobranchiers ab; auch hier geht die spiralige Schale aus der ursprünglich exogastrischen Lage in die endogastrische über.

Das zwangsläufige (und zunächst einzige) Ergebnis der entgegengesetzt dem Uhrzeiger, also nach links, gerichteten Drehung war eine Überkreuzung der vorher parallel verlaufenden beiden Schenkel der Viszeralkommissur, war die Entstehung der „Streptoneurie“ (SPENGEL) und eine Verlagerung der Mantelhöhle von hinten nach vorn.

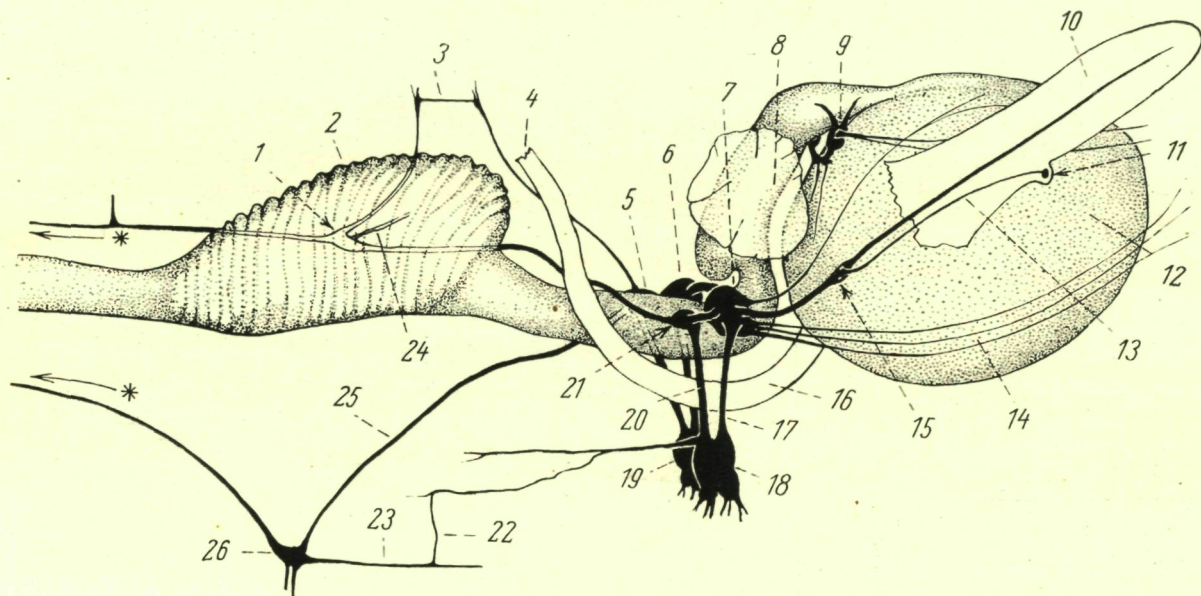


Fig. 18. Nervensystem von *Littorina littorea* in seiner natürlichen Lage, seitlich gesehen, halbschematisch. — 1 Supraintestinalganglion; 2 Drüsentasche des Vorderdarmes („Jabot“); 3 linksseitige Zygose zwischen dem Supraintestinalganglion und dem linksseitigen Pleuralganglion; 4 Radulascheide (Fortsetzung [Fig. 98] hier abgebrochen); 5 linkes Pleuralganglion; 6 linkes Zerebralganglion; 7 rechtes Zerebralganglion; 8 Pharyngealtasche, in die die Pharyngealdrüse mündet; 9 rechtes Bukkalganglion; 10 Fühler mit Fühler nerv; 11 Auge; 12 Radulaknorpel; 13 rechter Sehnerv; 14 rechtsseitige Schnauzenerven; 15 rechter Fühler nerv mit ganglionartiger Anschwellung an der Abzweigungsstelle des Sehnerven; 16 Radulascheide; 17 rechtes Zerebropedalkonnektiv; 18 rechtes Pedalganglion; 19 linkes Pedalganglion; 20 rechtes Pleuropedalkonnektiv; 21 rechtes Pleuralganglion; 22 rechtsseitige Zygose zwischen rechtem Pedalganglion und Subintestinalganglion; 23 vom Subintestinalganglion ausgehender Mantelnerv; 24 vom Supraintestinalganglion ausgehender Klemmennerv, der auch das Osphradium versorgt; 25 Subintestinalkommissur; 26 Subintestinalganglion; *→ Richtung zum Abdominalganglion. — Etwa 25:1. — Original.

Die Kreuzung der Viszeralkommissur berührte das Verhalten des Schlundringes nicht im mindesten, so daß er den oben geschilderten symmetrischen Bau aus drei Ganglienpaaren bei allen Prosobranchiern beibehalten hat. Die Viszeralkommissur aber erhielt einen charakteristischen, überall nachzuweisenden, nur bei den einzelnen Formen verschieden deutlich ausgeprägten Verlauf, den eine einfache Präparation, z. B. an der leicht zugänglichen *Littorina*, vor Augen führen kann (Fig. 18, 19):

Vom rechten Pleuralganglion aus zieht eine Kommissur über den Darm hinweg zum Ganglion supraintestinalale (= Supraintestinalkommissur), dem jetzt links gelegenen, ursprünglich rechten Parietalganglion, das die Kieme und das Osphradium innerviert. Vom linken Pleuralganglion aus zieht eine Kommissur unter dem Darm hindurch zum Ganglion subintestinale, dem jetzt rechts gelegenen ursprünglich linken Parietalganglion (Subintestinalkommissur). Supraintestinal- und Subintestinalganglion stehen durch den letzten Abschnitt der Viszeralkommissur über das Abdominalganglion miteinander in Verbindung.

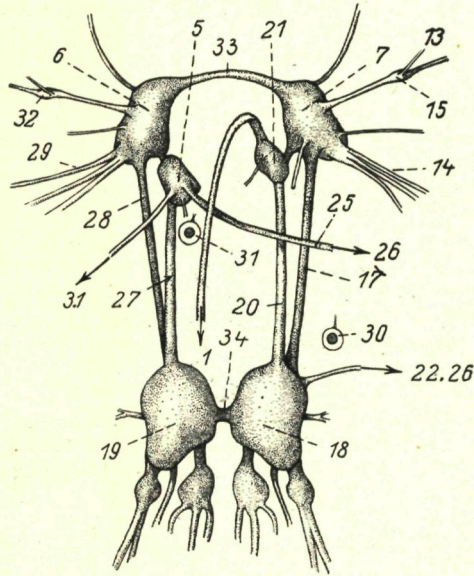


Fig. 19.
Littorina littorea, Schlundring, herauspräpariert, von hinten gesehen. — 1 → zum Supraintestinalganglion (Supraintestinalkommissur, abgeschnitten); 3.1 über die linksseitige Zygose (3) zum Supraintestinalganglion (1); 5 linkes Pleuralganglion; 6 linkes Zerebralganglion; 7 rechtes Zerebralganglion; 13 rechter Sehnerv; 14 rechtsseitige Schnauzennerven; 15 rechter Fühlernerv mit ganglionartiger Anschwellung der Abzweigstelle des Sehnerven; 17 rechtes Zerebropedalkonnektiv; 18 rechtes Pedalganglion; 19 linkes Pedalganglion; 20 rechtes Pleuropedalkonnektiv; 21 rechtes Pleuralganglion; 22, 26 → über die rechtsseitige Zygose (22; s. Fig. 18) zum Subintestinalganglion (26; s. Fig. 18); 25 Subintestinalkommissur, abgeschnitten (beachte die Überkreuzung mit der Supraintestinalkommissur); 27 linkes Pleuropedalkonnektiv; 28 linkes Zerebropedalkonnektiv; 29 linke Schnauzennerven; 30 rechte Statozyste; 31 linke Statozyste; 32 linker Fühlernerv; 33 Zerebralkommissur; 34 Pedalkommissur; etwa 50:1.
Original.

Die Verlagerung der Mantelhöhle führte zur Verlagerung aller mit ihr verbundenen Organe, also von Enddarm, Kiemen, Kiemengefäßen, Vorhöfen, Herz, Perikard und Nieren. Ohne daß die vor der Drehung vorhandene bilaterale Symmetrie dieses „Pallialkomplexes“ zunächst beeinflusst worden wäre, kam er statt dorsal über dem Hinterende des Fußes nunmehr dorsal von dem unmittelbar hinter dem Kopf gelegenen

Fußanteil zu liegen, und zwar mit vertauschten Seiten: Was rechts gelegen hatte, lag jetzt links, und umgekehrt.

3. An die primären Folgen der Drehung müssen sich sekundäre angeschlossen haben: Im Nervensystem wurden mannigfache Konzentrationen und Neubildungen entwickelt. Bemerkenswert sind vor allem neu auftretende, gerade verlaufende Verbindungen zwischen den Pleural- und den Parietalganglien, die als „Zygokonnektive“ oder als „Zygosen“ bezeichnet werden und ein Pleuralganglion mit dem auf der gleichen Seite gelegenen, herkunftsgemäß aber „falschen“ Parietalganglion unmittelbar verbinden. Eine solche Zygose ist bei *Littorina* z. B. zwischen dem linken Pleuralganglion und dem Supraintestinalganglion ausgebildet (Fig. 18.a). Auch auf der rechten Seite findet sich eine Zygose, jedoch nicht unmittelbar vom Pleuralganglion aus: Vom Pleuropedalkonnektiv entspringt nahe am Pedalganglion ein Nerv, der sich mit dem vom Subintestinalganglion ausgehenden Mantelnerven vereinigt (Fig. 18.22).

Im Pallialkomplex ist die nach der Drehung zunächst noch vorliegende paarige und symmetrische Ausbildung der Organe später mehr und mehr in einen asymmetrischen Zustand dadurch übergegangen, daß die nunmehr an der rechten Seite der Mantelhöhle gelegenen (früher links angeordneten) Organe einer fortschreitenden Rückbildung verfielen. Möglicherweise hat dabei eine Verlagerung des Schwerpunktes im Eingeweidesack durch Einführung eines turbospiralen Schalenbaues eine ursächliche Rolle gespielt (NAEF). Formen mit Streptoneurie und völliger Symmetrie der Organe existieren nicht mehr; doch zeigen die lebenden Arten verschiedene Stufen der Rückbildung rechtsseitig angeordneter Organe und damit Stufen zunehmender Asymmetrie.

Von den ursprünglichen Verhältnissen hat noch eine ganze Reihe von Formen (*Scissurellidae*, *Fissurellidae*, *Trochidae*, *Cyclostrematidae*, *Turbinidae*, *Neritidae*; aber nicht *Docoglossa*) die beiden Vorhöfe des Herzens beibehalten, die den beiden ursprünglichen Kiemen entsprechen; man hat diese Familien als *Diotocardia* allen anderen gegenübergestellt, die als *Monotocardia* nur einen (den linken, ursprünglich „rechten“) Vorhof des Herzens aufweisen. Innerhalb der *Diotocardia* kommen nur noch den *Scissurellidae* und *Fissurellidae* beide ursprünglich vorhandenen Kiemen zu („Zygobranchia“), bei *Scissurella* ist allerdings die rechte Kieme bereits kleiner als die linke. Bei den *Trochidae* ist das rechte Ktenidium verschwunden; *Patellidae* und *Lepetidae* haben, als eine Gruppe mit besonderer Anpassung, beide Ktenidien rückgebildet; doch hat SPENGEL gezeigt, daß Reste von ihnen in paariger Anordnung vorhanden sind. Nach Rückbildung der Ktenidien fehlen Kiemen bei den *Lepetidae* völlig (eine Angabe, daß bei *Propilidium* zwei Nackenkiemen vorkommen sollen, ist nicht sichergestellt), sind bei *Patella* Neubildungen am Mantel (Fig. 54), bei *Acmaea* am Nacken (Fig. 53) aufgetreten. Bei allen anderen Prosobranchiern („Azygobranchia“) entspricht die unpaare, in der Mantelhöhle entwickelte Kieme der linken

(ursprünglich „rechten“) Kieme der Zygobranchia, wobei anscheinend von der doppelten Fiederung des alten Ktenidiums durch Verwachsung mit der Decke der Mantelhöhle nur eine Fiederreihe erhalten geblieben ist. Allen höheren Prosobranchiern kommt außer der Kieme, links neben ihr in der Mantelhöhle gelegen, ein SPENGELSches Organ oder „Osphradium“ zu. Es besteht im einfachsten Falle aus einer Leiste eines hohen Sinnesepithels, kann jedoch mannigfache Faltungen, ja sogar Fiederungen aufweisen, so daß dann eine zweite Kieme vorzuliegen scheint. Die v. IHERINGSche Annahme, wonach im Osphradium eine zweite, in Rückbildung befindliche Kieme zu erblicken sei, ist aber sicher unrichtig. An den beiden Ktenidienresten der *Patellidae* und *Acmaeidae* hat SPENGEL je ein Osphradium nachgewiesen.

Ein besonderes Verhalten der Kiemen zeigt *Valvata*: Hier hat sich anscheinend das zweifiederige Ktenidium noch erhalten und der eigenartige Fortsatz an der rechten Seite (vgl. Fig. 58) stellt möglicherweise einen Rest der rechten Kieme dar.

Die Zygobranchia zeigen auch sonst die ursprünglichste Bauart. Alle weisen den Mantelschlitz und einen dem Mantelschlitz entsprechenden Schalenschlitz auf, der, embryonal stets am freien Rande des Mantels angelegt, im Laufe der Ontogenese entweder dort bleiben (*Scissurella crispata*, *Emarginula fissura*; Fig. 5, 52) oder zur Öffnung am Apex werden kann (*Puncturella noachina*, *Fissurella graeca*; Fig. 3, 197). Das Herz ist bei ihnen stets noch vom Darm durchbohrt (Fig. 118).

Eigenartige und im einzelnen noch keineswegs geklärte Umwandlungen haben die Nieren erfahren. Ursprünglich sind paarige Nephridien anzunehmen, die durch je einen Wimpertrichter mit dem Perikard als dem Rest der Leibeshöhle in Verbindung stehen (Renoperikardialverbindung) und durch je einen Porus rechts und links vom After in die Mantelhöhle münden. Im großen und ganzen zeigen die Zygobranchia noch ein entsprechendes Verhalten, wenngleich die Verbindung mit dem Perikard nicht bei allen Formen nachgewiesen ist. Auch die *Patellidae*, *Acmaeidae*, *Lepetidae* und *Trochidae* weisen noch zwei Nieren auf, und zwar ist hier, ebenso wie bei *Scissurella*, die rechte Niere zum ausleitenden Organ für die Geschlechtsprodukte geworden und, wohl im Zusammenhang mit dieser Funktion, stärker entwickelt als die linke. Bei *Neritidae* und allen übrigen Prosobranchiern ist nur noch eine linke Niere erhalten, die in ihrem Bau mannigfache Abwandlungen aufweisen kann. Teile des Ausführungsganges der Gonaade sind in diesen Fällen als Reste der rechten Niere aufzufassen.

Andeutungen für eine ursprünglich paarige Ausbildung der Gonaade sind bei den heute lebenden Prosobranchiern nirgends aufzufinden (das Auftreten von zwei hintereinander gelegenen Hoden bei *Viviparus* ist ein sekundäres Verhalten), und es bleibt zweifelhaft, ob sie je paarig war. Alle Prosobranchier ohne Ausnahme zeigen ein asymmetrisches Verhalten der Ausführungsgänge.

Im Gegensatz zur Gonaade zeigt die Mitteldarmdrüse embryonal bei vielen Formen eine paarige und symmetrische (oder leicht asymmetrische) Ausbildung (vgl. z. B. Fig. 185 B), die auch bei er-

wachsenen Tieren (*Puncturella*, *Fissurella*) gelegentlich noch vorkommen kann. Bei den meisten Arten stellt die Mitteldarmdrüse jedoch im fertigen Zustand ein einheitliches Gebilde dar.

Möglicherweise ist auch der Spindelmuskel ursprünglich symmetrisch, d. h. also in paariger Ausführung angelegt gewesen. In Verbindung mit der Ausbildung napfförmiger Schalen und der Anpassung an das Leben in der Brandungszone erfährt die Form des Spindelmuskels weitgehende Veränderungen (Fig. 90).

Auf der Innenfläche des Mantels sind im Raume zwischen Kieme und Enddarm drüsige Epithelien entwickelt, die, als Streifen, Leiste oder als ein System von Falten ausgebildet, als Hypobranchialdrüse bezeichnet werden (vgl. z. B. Fig. 111) und teils Farbstoffe (*Scala*, *Nucella*, *Mangelia*), teils Schleim liefern, möglicherweise auch bei der Laichablage eine Rolle spielen. Inwieweit es sich bei den verschiedenen Arten dabei um homologe Bildungen handelt, bleibt fraglich, zumal auch an anderen Stellen der Mantelhöhle reiche Drüsenbildungen vorzukommen pflegen. Bei den *Patellidae*, *Acmaeidae* und *Lepetidae* sind Hypobranchialdrüsen nicht gefunden worden, bei den Zygobranchia sind sie, ebenso wie die Kiemen, paarig ausgebildet.

Als anatomisch leicht zugängliches, systematisch bedeutungsvolles Organ verdient die Zunge besondere Beachtung. Die Zunge ist ein auf verschiedene Weise der Nahrungsaufnahme dienendes Gebilde; sie besteht aus einer elastischen, durch Muskulatur beweglichen Unterlage, dem Zungenknorpel, und der auf dem Zungenknorpel befestigten und mit ihm zusammen beweglichen Raspel oder Radula; die Radula ist auf einer Basalmembran befestigt. Basalmembran und Radula entstehen als kutikuläre Bildungen in einem hochdifferenzierten Epithelsack, der Radulatasche.

Die besondere systematische Bedeutung der Radula ist darin gegeben, daß ihre Formbildung zwar überall in deutlicher Beziehung zu der artspezifischen Form des Nahrungserwerbs steht, daß sie darüber hinaus aber Feinheiten aufweist, die funktionell offenbar indifferent sind, wodurch in diesem Bereich „außerhalb der Zweckmäßigkeit“ eine ungehemmte und von keiner Auslese kontrollierte Äußerung art- und gruppenspezifischer Formungstendenzen möglich wird.

Die Radula ist stets mit Zähnchen und Platten besetzt, die in Querreihen angeordnet sind. Alle Querreihen einer Radula gleichen einander in ihrer Zusammensetzung aus Zähnchen und Platten bestimmter Form und Anordnung; die Untersuchung einer einzigen Querreihe genügt daher, um den Radulabau einer Art kennen zu lernen. Innerhalb einer Querreihe sind die Elemente bilateral-symmetrisch angeordnet. In den meisten Fällen wird die Symmetrieebene durch einen unpaaren Mittel(Rhachis-)zahn gekennzeichnet, der jedoch auch fehlen kann. Seitlich vom Mittelzahn oder von der von ihm eingenommenen Stelle liegen Zähne oder Platten bestimmter Form und meist geringer Anzahl, die sogenannten Zwischenplatten, denen sich nach außen hin die oft sehr zahlreichen Rand- (oder Seiten-)platten anschließen. Allgemein kann gelten, daß Arten mit ursprünglicherem Bauplan Radulae mit be-

sonders zahlreichen Elementen, vor allem mit zahlreichen Seitenplatten, aufweisen und daß mit fortschreitender Differenzierung die Zahl der Einzelteile abnimmt.

Unter Berücksichtigung des Radulabaues lassen sich die Prosobranchier in die vier großen Gruppen der Rhipido-, Doko-, Taenio- und Stenoglossa aufteilen, die auch sonst vergleichend-anatomisch gut gekennzeichnet sind.

Die Rhipidoglossen („Fächerzüngler“) haben rechts

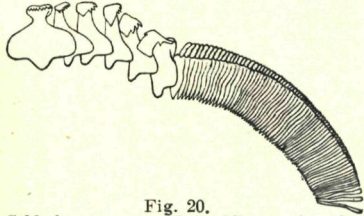


Fig. 20.
Gibbula cineraria (L.); Mitte und rechte Hälfte einer Querreihe der Radula.
Nach LOVEN.

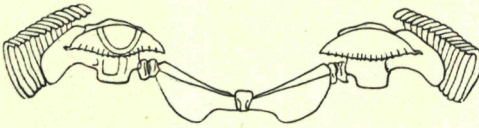


Fig. 21.
Theodoxus fluviatilis (L.), eine Querreihe der Radula; Randzähne nur z. T. dargestellt.
Nach LOVEN.

und links der Mittelplatte eine beschränkte Zahl von Zwischenplatten, denen sich nach außen besonders zahlreiche, gleichartig gebaute Randplatten anschließen; die Randplatten sind, wie die Falten eines Fächers, dicht aneinander

gereiht (Fig. 20). Eine eigenartige Differenzierung zeigen die Zwischenplatten bei *Theodoxus fluviatilis* (Fig. 21).

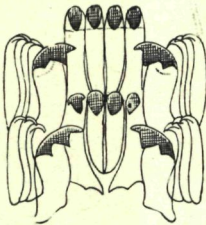


Fig. 22.
Patella vulgata L.; zwei Querreihen der Radula; bei *Patella* ist die unpaare Mittelplatte zwar vorhanden, aber sehr klein und trägt keine Schneide (in vorliegender Abbildung ist sie fälschlich überhaupt nicht dargestellt); die ablösbaren Schneiden der Zwischenzähne sind schwarz gehalten, die Randzähne haben keine Schneiden. — Nach G. O. SARS aus P. FISCHER.

Die Radula der Dokoglossen („Balkenzünger“) zeigt sehr eigenartige Merkmale. Die Zähne auf dem mittleren Teil der Radula, die man, wenn man will, mit der Mittelplatte und den Zwischenplatten der Rhipidoglossen gleichsetzen kann, haben eine auffallend braungelbe Farbe und sind besonders hart und brüchig. Ihre dunkelbraunen Schneiden lassen sich von den der Grundmembran fest aufsitzenden Basalteilen durch Behandlung mit Laugen ablösen. Die Mittelplatte ist häufig rudimentär (*Patell-*

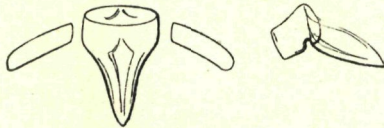


Fig. 23.
Homalogyra atomus (Phil.); eine Querreihe der Radula, links von der Fläche; rechts Mittelzahn, von der Seite gesehen.
Nach G. O. SARS aus P. FISCHER.

idae) (Fig. 22) oder ganz verschwunden (*Acmaeidae*; Fig. 74), oder mehrere Schneiden der mittleren Platten sind nach der Mitte zu

einer einzigen verschmolzen (*Lepetidae*). Die äußerste der Zwischenplatten ist meist zweiteilig ausgebildet (*Patellidae*, *Acmaeidae*). Rand-

platten sind bei den *Patellidae* jederseits dreivorhanden, bei den *Acmaeidae* fehlen sie (den im Gebiet

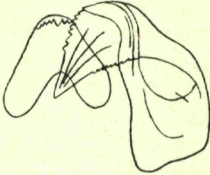


Fig. 24.
Lamellaria perspicua
(L.); Mittelplatte und
eine Zwischenplatte der
Radula. — Aus BRONN.



Fig. 25.
Rissoëlla globularis
(Jeffer.). Querreihe der
Radula; Randzähne
fehlen. — Nach
G. O. SÆRS aus BRONN.

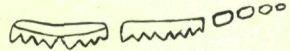


Fig. 26.
Triphora perversa; Mitte
und rechte Hälfte einer
Querreihe
der Radula. —
Nach MÖBIUS aus P. FISCHER.

vorkommenden Arten), bei den *Lepetidae* sind es stets zwei.

Das Gebiß der Tännioglossen („Bandzüngler“) zeigt in der Regel sieben Platten in jeder Reihe: eine Mittelplatte, jederseits eine Zwischenplatte und zwei Randplatten. Je nach der Bewegungsphase der Radula können die Randplatten nach innen gewendet oder nach außen geklappt werden (Fig. 92), was natürlich funktionell von Bedeutung ist. Ein typisches Tännioglossengebiß ist z. B. das der *Hydrobiidae* (Fig. 79). Besonderheiten

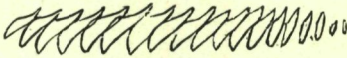


Fig. 27.
Scala clathrus (L.); Mitte und rechte
Hälfte einer Querreihe der Radula.
— Aus BRONN.

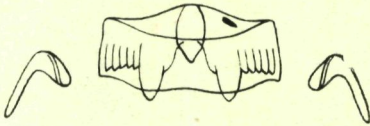


Fig. 28.
Tritonalia erinaceus (L.): eine Querreihe der
Radula. — Nach TROSCHEL aus P. FISCHER.

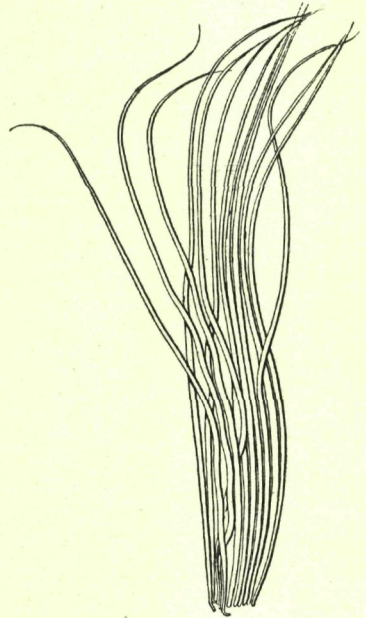


Fig. 29.
Lora turricula (Mont.); ganze Radula.
— Aus BRONN.

finden sich bei *Homalogyra*, *Lamellaria* und *Rissoëlla globularis*; hier fehlen die Randplatten (Fig. 23, 24, 25). *Triphora perversa* hat sehr kleine Platten, von denen nur Mittelplatte und Zwischenplatte kurze Zähnnchen tragen (Fig. 26). Bei den „Ptenoglossen“ („Federzünglern“), die ihren sonstigen Merkmalen nach sicher den Tännioglossen einzu-reihen sind, lassen sich Mittel-, Zwischen- und Randplatten überhaupt nicht mehr unterscheiden, eine Querreihe der Radula besteht aus zahl-

reichen, ungefähr gleichartig geformten, in der Größe abgestuften Platten (Fig. 27).

Die letzte Gruppe, die der *Stenoglossen* („Engzüngler“), hat als einheitliches Merkmal eine schmale Radula. Bei der Mehrzahl der Formen finden sich eine Mittelplatte und jederseits eine Seitenplatte, wobei die stärkere Ausbildung entweder bei der Mittelplatte (*Muricidae*; Fig. 28, 71) oder bei den Seitenplatten (*Fasciolaridae*; Fig. 72) liegen kann oder aber beide ungefähr gleichartige Größe und Differenzierung zeigen (*Buccinidae*, Fig. 73; *Nassidae*). Bei *Liomesus dalei*, einer Art, die nach ihren sonstigen Merkmalen zu den *Buccinidae* gehört, ist die Mittelplatte rückgebildet (Fig. 70). Außer diesen Formen sind unter die *Stenoglossen* noch die *Pleurotomidae* einzureihen, die einen ganz abweichenden Radulabau haben; hier sind die Seitenplatten zu langen, pfeil-, messer- oder stilettförmigen Gebilden geworden, Mittelplatten und Zwischenplatten fehlen fast immer (z. B. Fig. 29). In einigen Fällen ist auch die Basalmembran der Radula rückgebildet, und die langen, gelegentlich mit Widerhaken versehenen Zähne liegen dann einzeln im Rüssel. Über die physiologische Bedeutung dieser höchst eigenartigen Mundbewaffnung ist nichts Sicheres bekannt. Man hat die ganze Gruppe auch als „*Toxoglossa*“ („Giftzüngler“) bezeichnet, weil man annimmt, daß die Pfeile in Verbindung mit einer Giftdrüse stehen.

Systematik

I. Übersicht über die Familien.

A. *Rhipidoglossa*

1. *Scissurellidae*, 2. *Fissurellidae*, 6. *Trochidae*, 7. *Cyclostrematidae*, 8. *Turbinidae*, 9. *Neritidae*

B. *Docoglossa*

3. *Patellidae*, 4. *Acmaeidae*, 5. *Lepetidae*

C. *Tacnioglossa*

10. *Viviparidae*, 11. *Valvatidae*, 12. *Adeorbidae*, 13. *Rissoëllidae*, 14. *Rissoidae*, 15. *Hydrobiidae*, 16. *Skeneopsidae*, 17. *Homalogyridae*, 18. *Truncatellidae*, 19. *Assimineidae*, 20. *Lacunidae*, 21. *Littorinidae*, 22. *Turritellidae*, 23. *Caecidae*, 24. *Cerithiidae*, 25. *Scalidae*, 26. *Acrididae*, 27. *Melanelidae*, 28. *Stiliferidae*, 29. *Entoconchidae*, 30. *Pyramidellidae*, 31. *Naticidae*, 32. *Trichotropidae*, 33. *Lamellariidae*, 34. *Cypraeidae*, 35. *Calyptraeidae*, 36. *Capulidae*, 37. *Aporrhaidae*

D. *Stenoglossa*

38. *Muricidae*, 39. *Buccinidae*, 40. *Nassidae*, 41. *Fasciolaridae*, 42. *Pleurotomidae*

II. Bestimmungstabelle der Familien.

Vorbemerkung. Die Bestimmungstabelle soll dem im engeren Gebiet nicht heimischen Biologen die Bestimmung des lebenden Tieres gestatten und ihn mit Sicherheit wenigstens bis zur Gattung führen. Der Suchende wird aus diesem Grunde so lange wie irgend möglich an Hand äußerer Merkmale geleitet, deren Erkennung zahlreiche Abbildungen erleichtern sollen. Nur zur Bestätigung oder dort, wo andere, hinreichend kennzeichnende Eigenschaften fehlen (*Stenoglossa*) wird auf die Form der Radula oder sonst auf Merkmale verwiesen, die erst nach Zergliederung des Tieres erkannt werden können. Diese Fassung der Bestimmungstabelle beschränkt ihre An-

wendbarkeit auf die im Artenverzeichnis genannten Tiere. Voraussetzung für ihren Gebrauch ist die Lektüre des Kapitels „Eidonomie und Anatomie“ (s. S. IX. b 1 bis 21).

Bei der Bestimmung eines Tieres ist zunächst an Hand der vorliegenden Tabelle die Familie festzustellen, sodann im Artenverzeichnis (S. IX. b 33 bis 63) unter der betreffenden Familie weiter zu suchen.

1. Tier mit Schale 2.
- Tier ohne Schale, schlauchförmig; im Innern von Holothuriern (*Synapta*, *Stichopus*) lebend. (29) *Entoconchidae* (s. S. IX. b 51).
2. Schale spiralig, evolut gewunden 3.
- Schale von anderer Form 22.
3. Schale mit spiralig verlaufendem Schlitz
bzw. Schlitzband (Fig. 5, 30); Deckel

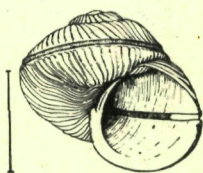


Fig. 30.
Scissurella crispata Flem.;
Schale mit Schalenschlitz
und Schlitzband;
Maßstab 1 mm.
Original nach einem
Exemplar aus dem
Berliner Museum.



Fig. 31.
Scala clathrus
(L.); Schale;
etwa nat. Gr.
Original.

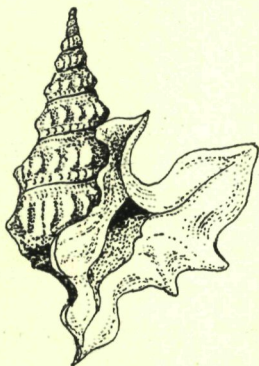


Fig. 32.
Aporrhais pes pelecani (L.),
Schale von der Mündungsseite;
nat. Gr. — Nach JEFFREYS.

„hornig“, mit mehreren schmalen Windungen

(1) *Scissurellidae* (s. S. IX. b 34).

- Schale ohne spiralig verlaufenden Schlitz (bzw. Schlitzband) . 4.
4. Schale getürmt, mit regelmäßig gestellten, radialen, erhabenen Rippen und kreisförmigem Mundsaum (Fig. 31); Deckel „hornig“, mit wenigen, spiraligen Windungen; Radula aus zahlreichen, gleichförmigen Zähnen zusammengesetzt (Fig. 27)

(25) *Scalidae* (s. S. IX. b 48).

- Schale von anderer Form 5.
5. Mundsaum mit flügelartigem Fortsatz an der Außenlippe (Fig. 32); Deckel eiförmig, mit fast endständigem Kern; Männchen mit Penis
(37) *Aporrhaidae* (s. S. IX. b 57).
6. Schale getürmt, dekolliert (Fig. 6); Deckel mit wenigen Windungen und exzentrischem Kern, ♂ mit walzenförmigem Penis; Tier nicht über 4 bis 5 mm groß, in der Uferzone lebend

(18) *Truncatellidae* (s. S. IX. b 45).

- Schale nicht dekolliert 7.
7. Schale trägt am Apex eine linksgewundene Embryonalschale (Fig. 33) 29.
- Schale ohne deutlich abgesetzte Embryonalschale oder mit Embryo-

nalschale, die in gleichem Sinne wie die endgültige Schale gewunden ist 8.

8. Tier mit jederseits mindestens 3 Epipodialtentakeln (Fig. 34) 30.

— Tier ohne Epipodialtentakel 9.



Fig. 33.
Partidula spiralis
(Mont.);
Apex der Schale, mit
links gewundener
Embryonalschale;
stark vergr.
Original.

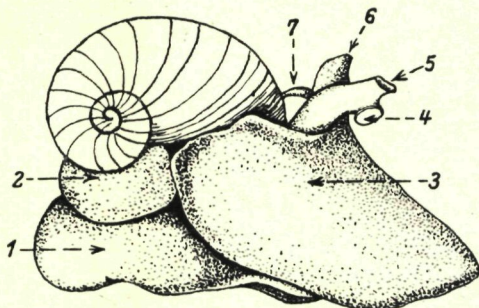


Fig. 36.
Natica josephina. — 1 Metapodium, 2 Schalenlappen des
Metapodium, 3 Propodium, 4 Bohrdrüse, 5 Rüssel, am
Ende die Mundöffnung, 6 vom Propodium gebildetes
Atemwasserrohr, 7 Fühler; nat. Gr.
Umgezeichnet nach P. SCHIEMENZ.

9. Tier mit 2 „Nackenlappen“ (Fig. 35), entweder mit verdicktem rechten Fühler (♂, Fig. 35 A) oder mit Embryonen im Brutraum

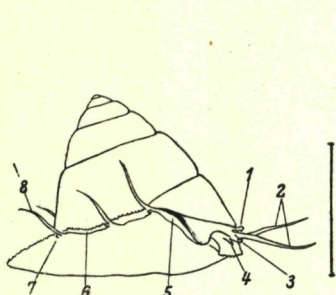


Fig. 34.
Gibbula cineraria (L.);
Tier kriechend, von der Seite gesehen.
1 Palmette, 2 Kopffühler, 3 gestielte
Augen, 4 Anhang am Grunde des
Augenstieles, 5 rechter Epipodial-
lappen, 6 Epipodium, 7 Sinnesorgan
am Grunde des Epipodialfühlers,
8 letzter Epipodialfühler der rechten
Seite; Maßstab 10 mm.
Im Anschluß an eine Zeichnung
PELSENEERS.

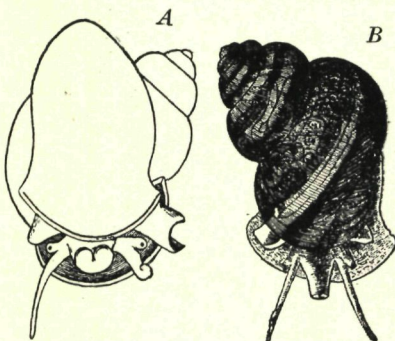


Fig. 35.
Viviparus viviparus (L.). A von unten, um die
(zum Mantel gehörigen) „Nackenlappen“ und
den zum Penis umgebildeten rechten Fühler zu
zeigen; B von oben, um die Fühler, die Nacken-
lappen und den (durch die Schale schimmernden)
mit Embryonen gefüllten Brutraum zu
zeigen; etwa nat. Gr.
A nach P. FISCHER, B nach WOODWARD;
beide aus P. FISCHER.

(♀, Fig. 35 B); Schale wenig getürmt; Deckel „hornig“, konzen-
trisch; Süßwasserformen, die auch im Brackwasser vorkommen

(10) *Viviparidae* (s. S. IX. b 38).

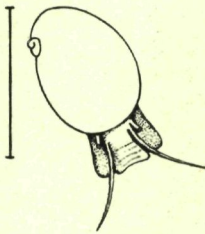


Fig. 37.
Theodoxus fluviatilis (L.),
kriechendes Tier (Exem-
plar aus dem Süßwasser)
von oben, zeigt die
gestielten Augen;
Maßstab 10 mm.
Original.

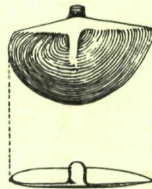


Fig. 40.
Rissoëlla diaphana
(Alder); Deckel von
der Außenseite und von
der Kante, um den an
der Innenseite stehenden
Fortsatz zu zeigen;
stark vergr.
Nach FORBES & HANLEY.

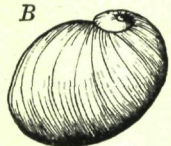


Fig. 38.
Theodoxus fluviatilis
(L.). A Schale von
der Mündungsseite;
B von der entgegen-
gesetzten Seite betrachtet
(Exemplar aus der Ost-
see, Brandungszone bei
Warnicken, Samland);
Maßstab 4 mm.
Original, nach Material
aus dem Mus. Berlin.

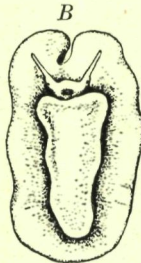
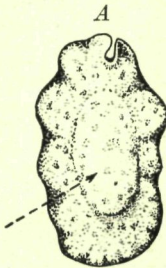


Fig. 41.
Lamellaria perspicua L. — A von oben; die Schale
liegt unter dem Mantel verborgen (Pfeil);
B von unten, vorn die vom Mantel gebildete Rinne
für das Atemwasser; nat. Gr.
Original in Anlehnung an eine Abbildung von
G. O. Sars aus P. FISCHER.

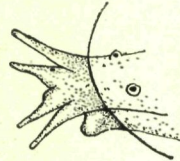


Fig. 39.
Rissoëlla diaphana
(Alder); Vorderende des
kriechenden Tieres; zeigt
die Durchsichtigkeit
der Schale und die
4 tentakelartigen Fort-
sätze; stark vergr.
Nach FORBES & HANLEY.



Fig. 42.
Velutina velutina
(O. F. Müller), kriechendes
Tier, von der rechten Seite
gesehen; Maßstab 10 mm.
Nach MEYER & MÖBIUS.

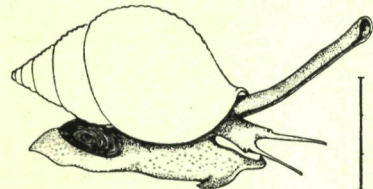


Fig. 43.
Buccinum undatum L.; kriechendes Tier
von der rechten Seite gesehen, um Schale,
Fuß, Kopf und Siphon zu zeigen;
Maßstab 30 mm.
Umgezeichnet nach MEYER & MÖBIUS.

- Tier ohne Nackenlappen **10.**
- 10.** Schale wenig getürmt, rundlich, *Helix*-artig, genabelt; Nabel offen oder von einem Spindelwulst $\pm$ verdeckt; Deckel meist „hornig“, selten verkalkt, spiralig, mit wenigen Windungen und exzentrischem Kern; Schale im Leben vom Schalenlappen des Meta- und Propodiums eingehüllt; Kopf vom Propodium verdeckt; Rüssel mit „Bohrdrüse“ (Fig. 36) . . . (31) *Naticidae* (s. S. IX. b 54).
- Schale und Tier von anderer Gestalt **11.**
- 11.** Schale deutlich genabelt, $\pm$ getürmt oder fast in einer Ebene gewunden **32.**
- Schale ungenabelt oder verdeckt genabelt **12.**
- 12.** Tier ohne Kopftentakel, mit gestielten oder ungestielten Augen . **37.**
- Tier mit Kopftentakeln, mit gestielten oder ungestielten Augen . **13.**
- 13.** Tier mit einem Paar Kopftentakel und mit gestielten Augen (Fig. 37), die außen an der Basis der Tentakel sitzen; Schale mit durch ein Septum verengter, ohrförmiger Mündung, Außenlippe scharf (Fig. 38); Deckel spiralig, mit wenigen Windungen und exzentrischem Kern (Fig. 38 A), mit einem inneren Fortsatz; Radula mit einer Mittelplatte, eigenartig geformten Zwischenplatten und zahlreichen gleichförmigen Randplatten (Fig. 21); Kiefer fehlen; Süßwasserformen, die auch im Brackwasser vorkommen
(9) *Neritidae* (s. S. IX. b 38).
- Tier mit 2 Paar tentakelartigen Fortsätzen oder mit einem Paar Tentakeln und ungestielten Augen **14.**
- 14.** Tier mit 4 tentakelartigen Fortsätzen am Kopf, Augen sitzend (Fig. 39); Schale durchsichtig; Deckel mit einem Kiel in der Mitte (Fig. 40); Radula wie Fig. 25 oder Fig. 77
(13) *Rissoëllidae* (= *Jeffreysiidae*; s. S. IX. b 39).
- Tier mit 2 Tentakeln und sitzenden Augen **15.**
- 15.** Schale im Leben vom Mantel gänzlich (Fig. 41) oder zum Teil (Fig. 42) bedeckt; Schale dünn, mit weiter, ohrförmiger Mündung; ohne Deckel; ♂ (und Zwitter, *Velutina*) mit Penis
(33) *Lamellariidae* (s. S. IX. b 55).
- Schale im Leben vom Mantel frei **16.**
- 16.** Schale mit Siphonalrinne; Tier mit einem deutlichen, im Leben weit über die Mündung herausragenden Siphon (Fig. 43); die ♂ mit Penis; die Radula hat nicht mehr als 3 Platten in jedem Glied (*Stenoglossa*) **38.**
- Schale ohne deutliche Siphonalrinne; Tier ohne Siphon **17.**
- 17.** Schale steil getürmt; Deckel „hornig“, eng spiralig gewunden (Fig. 44); Mantelrand gefranst (Fig. 45)
(22) *Turritellidae* (s. S. IX. b 47).
- Der Deckel hat eine andere Form oder fehlt; Mantelrand glatt . **18.**
- 18.** Das Tier hat meist keine Radula; Radula, wenn vorhanden (*Strombiformis*) mit sehr kleinen, etwas gebogenen, spitzen Zähnen; Fuß ohne Mentum (vgl. *Aclididae*, S. IX. b 49); Schale steil getürmt, glatt, mit zahlreichen, wenig abgesetzten Windungen, porzellanartig oder emailliert aussehend; Mündung eiförmig, nach oben zugespitzt

(Fig. 46); Längsachse der Schale häufig leicht durchgebogen; älteste Windungen häufig abgestoßen; Deckel vorhanden; ♂ mit Penis; Osphradium doppelfiedrig; Tiere meist Ektoparasiten oder Kommensalen an oder in Echinodermen

(27) *Melanellidae* (= *Eulimidae*; s. S. IX. b 50).

— Das Tier hat eine Radula; Schale von anderer Form . . . 19.

19. Die Radula ist mehrfach so lang wie das Tier und liegt zusammengerollt hinter dem Schlundkopf (Fig. 98); Deckel „hornig“, mit



Fig. 44.
Turritella communis
Lam.,
Deckel; vergr.
Nach G. O. Sars

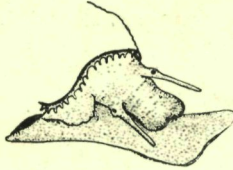


Fig. 45.
Turritella communis Lam.:
Vorderende des kriechenden
Tieres; zeigt den gefranzten
Mantelrand; schwach vergr.
Nach FORBES & HANLEY.

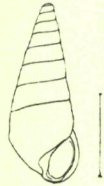


Fig. 46.
Eulima alba
(da Costa);
Schale;
Maßstab 1 mm.
Original nach einem
Exemplar aus dem
Berliner Museum.
aus P. FISCHER.

wenigen Windungen (Fig. 10)

(21) *Littorinidae* (s. S. IX. b 46).

— Die Radula ist nicht länger als das Tier, nicht zusammengerollt . 20.

20. Mündung der Schale ohrförmig, unten mit einer schwachen Rinne;

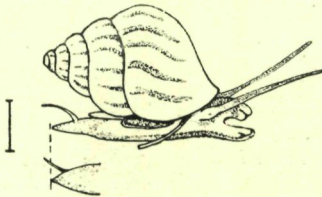


Fig. 47.
Rissoa inconspicua Alder;
der hintere Abschnitt des Fußes ist beim
Tier von der Seite gesehen, darunter
von unten gesehen gezeichnet;
Maßstab 1 mm,
Nach MEYER & MÖBIUS umgezeichnet.

Schale getürmt (Fig. 8), rechts oder links (*Triphora perversa*) gewunden; Deckel „hornig“ spiralig gewunden, mit fast zentralem Kern; Radula bei *Cerithiopsis*-Arten lang, sonst kurz, bei *Triphora* abweichend gebaut (Fig. 26) . (24) *Cerithiidae*

(s. S. IX. b 48).

— Mündung der Schale eiförmig, ohne Rinne . . . 21.

21. Fuß des kriechenden Tieres hinten spitz zulaufend, meist mit einem fadenförmigen oder dreieckigen Anhang hinter dem

Deckel (Fig. 47); Mantelsaum an der rechten Seite mit einem fühlertartigen Fortsatz (Fig. 47) . (14) *Rissoidae* (s. S. IX. b 40).

— Fuß des kriechenden Tieres hinten meist abgerundet (Fig. 48), stets ohne Anhang hinter dem Deckel; Mantelsaum häufig an der rechten Seite mit einem fühlertartigen Fortsatz (Fig. 125); stets mit Penis am Nacken (Fig. 135), der zuweilen einen Seitenast hat (Fig. 134); wenn ♂ fehlen, ♀ lebendgebärend (Fig. 177); Schalen wie Fig. 78, Radula wie Fig. 79 . (15) *Hydrobiidae* (s. S. IX. b 43).

22. Schale der von *Dentalium* ähnlich (S. IX. c 69), röhrenförmig, leicht gebogen, dekolliert (Fig. 4, 7); Deckel „hornig“, terrassenförmig aus Lagen zunehmender Größe aufgebaut (Fig. 49); ♂ mit Penis (23) *Caecidae* (s. S. IX. b 47).
 — Schale von anderer Form 23.

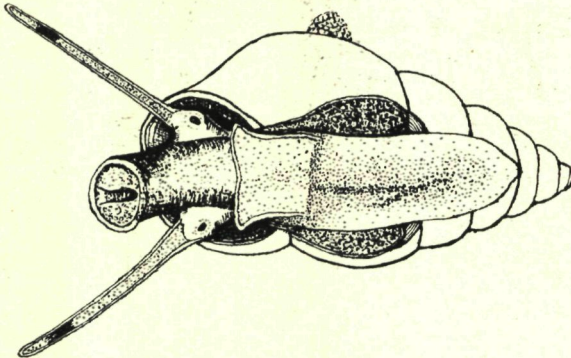


Fig. 48. *Hydrobia ulvae*, an der Glasscheibe kriechendes Tier von unten.
 Nach MEYER & MÖBIUS.

23. Schale spiralig, involut oder konvolut gewunden (Fig. 50), im Leben zum Teil vom Mantel bedeckt (Fig. 196 F), Mündung schlitzförmig; Deckel fehlt; ♂ mit Penis (Fig. 80) (34) *Cypreaeidae* (s. S. IX. b 56).
 — Schale von anderer Form 24.

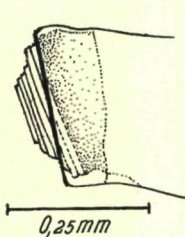


Fig. 49.
Caecum glabrum (Mont.);
 Mündung und Deckel von
 der Seite; Maßstab 0,25 mm.
 Original.

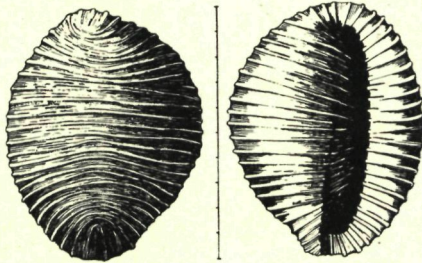


Fig. 50.
Trivia arctica (Mont.); Schale in zwei Ansichten;
 Maßstab 10 mm. — Original.

24. Schale mützenförmig (Fig. 2, 51), ohne Schlitz am Rande oder Öffnung am Apex; ohne Deckel 25.
 — Schale schildförmig (Fig. 3, 52, 75, 205), mit oder ohne Schlitz am Rande, mit oder ohne Öffnung am Apex; ohne Deckel . . . 26.
 25. Schale ohne innere Lamelle; Apex spiralig gekrümmt (Fig. 2); Periostrakum meist nur in der Nähe der Mündung erhalten (36) *Capulidae* (s. S. IX. b 57).

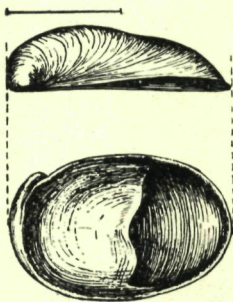


Fig. 51.
Crepidula fornicata (L.);
Schale von der Seite und von
unten; Maßstab 10 mm.
Original.

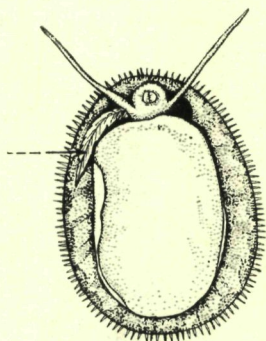


Fig. 53.
Acmaea testudinalis (Müll.); Tier von
unten, zeigt die sekundäre Nacken-
kieme (Pfeil) und die feinen Fortsätze
am Mantelrand; Maßstab 10 mm.
Nach JEFFREYS, etwas verändert.

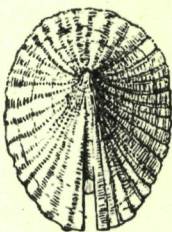


Fig. 52.
Emarginula fissura (L.);
Schale von oben;
Maßstab 5 mm. — Original.

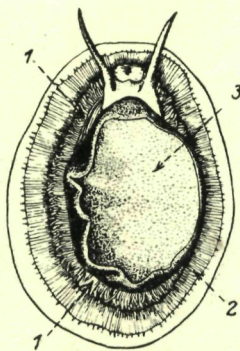


Fig. 54.
Patella spec., von unten;
1 Kranz der akzessorischen
Kiemen, 2 Mantelrand, 3 Fuß.
Original, unter Anlehnung an
eine Abb. in BREHM'S Tierleben.



Fig. 55.
Pelseneeria styliifera
(Turt.), Schale;
Maßstab 1 mm.
Original nach einem
Exemplar aus dem
Berliner Museum.

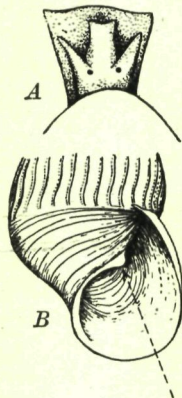


Fig. 56.
Partidula spiralis
(Mont.).
A Vorderende des
kriechenden Tieres von
oben, B Mündung der
Schale mit Zahn (Pfeil)
am Spindelrand;
Maßstab 2 mm.
Im Anschluß an JEFFREYS.

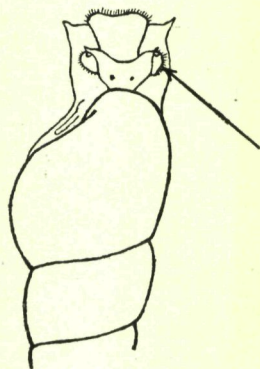


Fig. 57.
Liostoma clavula (Lov.);
Vorderende des kriechenden
Tieres von oben, um die
wimpernden Organe (Pfeil),
das Mentum und die Lage der
Augen zu zeigen.
Nach LOVEN.

- Schale mit innerer Lamelle (Fig. 51), linker Mantelrand wulstförmig verdickt; Tiere bilden Ketten aus Individuen verschiedener Größe (Fig. 127) (35) *Calyptraeidae* (s. S. IX. b 57).
- 26.** Schale mit Schlitz am Rande (Fig. 52) oder mit Öffnung am oder vor dem Apex (Fig. 3); zwei doppelfiedrige Kiemen in der Mantelhöhle (Fig. 118) (2) *Fissurellidae* (s. S. IX. b 34).
- Schale ohne Schlitz am Rande oder ohne Öffnung am Apex . . . **27.**
- 27.** Tier mit (sekundärer) Nackenkieme in der Mantelhöhle (Fig. 53); Radula ohne Mittelplatte und ohne Randplatten, jederseits mit zwei hintereinanderliegenden Zwischenplatten (Fig. 74) (4) *Acmaeidae* (s. S. IX. b 35).
- Tier ohne Kiemen in der Mantelhöhle **28.**
- 28.** Tier mit akzessorischen, fast oder ganz den Körper umgebenden Kiemen an der Unterseite des Mantels (Fig. 54); Radula wie Fig. 22 (3) *Patellidae* (s. S. IX. b 35).
- Tier ohne akzessorische Kiemen und ohne Augen; Radula mit Mittelplatte und jederseits zwei Randplatten (5) *Lepetidae* (s. S. IX. b 36).
- 29.** Schale mit stielartig gegen die jüngeren Windungen abgesetzter Embryonalschale (Fig. 55), im Leben zum Teil von einer mantelartigen Bildung (Scheinmantel, Fig. 210) umhüllt; ohne Deckel; Tier am ganzen Körper bewimpert; zwittrig, jedes Tier mit Penis; parasitisch an Seeigeln (28) *Stiliferidae* (s. S. IX. b 50).
- Schale eiförmig bis hoch getürmt, Spindelrand häufig mit einer Falte, einem Zahn oder mit mehreren Zähnen (Fig. 56); Fuß vorn mit einer abgesetzten Verdickung (Mentum, Fig. 57), die einen am Vorderrande ausmündenden Blindsack enthält; Mantelhöhle ohne Kieme; Fühler ohrförmig, mit einer stark wimpernden Grube auf der Außenseite (Fig. 57, Pfeil); Augen an der Innenseite der Fühler (Fig. 56, 57); Rüssel weit ausstreckbar (Fig. 99); Radula fehlt; häufig Kommensalen an Muscheln und Prosobranchiern (30) *Pyramidellidae* (s. S. IX. b 51).
- 30.** Schale mit in sich geschlossenem, vollständigem Mundsäum, fast oder völlig scheibenförmig, nicht perlmuttrig, nicht über 2,5 mm im Dm.; Deckel „hornig“, dünn, mit wenigen Windungen (7) *Cyclostrematidae* (s. S. IX. b 38).
- Mundsäum unvollständig; Schale im Dm. größer als 2,5 mm . . . **31.**
- 31.** Schale kreiselförmig oder turmförmig, perlmuttrig; Deckel „hornig“, mit vielen engen Windungen und zentralem Nucleus (Fig. 11); zwischen den Tentakeln des Tieres stehen „Palmetten“, die Augen sind gestielt (Fig. 34); Radula mit Mittelplatte, 5 Zwischenplatten und sehr zahlreichen gleichförmigen Randplatten (Fig. 20) (6) *Trochidae* (s. S. IX. b 36).
- Schale lebhaft gefärbt, nicht perlmuttrig, glänzend, ungenabelt; Deckel kalkig, nach außen gewölbt, mit wenigen, exzentrischen Windungen, glatt und glänzend; Fußsohle mit medianer Längsrinne; Augen gestielt (8) *Turbinidae* (s. S. IX. b 38).

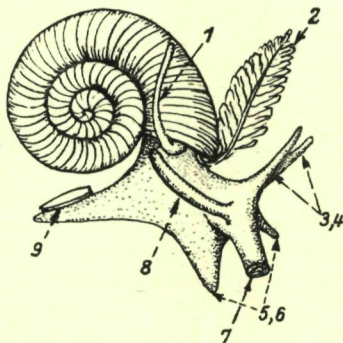


Fig. 58.
Valvata cristata Müll. — 1 fadenförmiger
Anhang der rechten Seite (= Rest der
rechten Kieme?); 2 linke Kieme;
3, 4 Fühler; 5, 6 vordere Zipfel des
Fußes; 7 Schnauze; 8 Penis, 9 Deckel;
etwa 10:1. — Nach GRUTHUISEN.

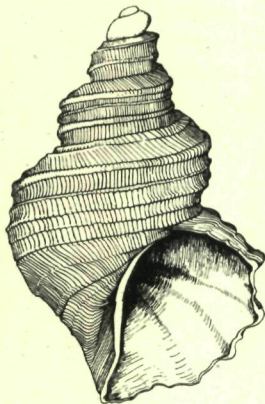


Fig. 59.
Trichotropis borealis Brod. & Sow.,
Schale; Maßstab 3 mm.
Original nach einem Exemplar aus
dem Berliner Museum;
häufig ist die Schale etwas steiler
getürmt als die Zeichnung angibt
(vgl. auch Fig. 219).



Fig. 60.
Trichotropis borealis
Brod. & Sow.,
Deckel.
Nach G. O. Sars
aus P. FISCHER.

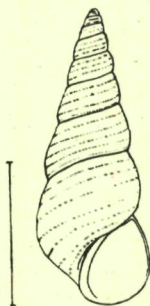


Fig. 61.
Actis ascaris
(Turt.), Schale.
Maßstab 1 mm.
Original nach einem
Exemplar aus dem
Berliner Museum.



Fig. 62.
Actis minor Brown;
Vorderende des
kriechenden Tieres;
vergrößert.
Nach JEFFREYS.

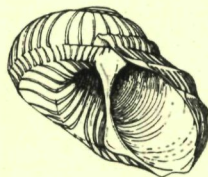


Fig. 64.
Adeorbis subcarinatus
(Mont.); Schale von vorn;
Maßstab 0.5 mm.
Original nach einem Exemplar
aus dem Berliner Museum.

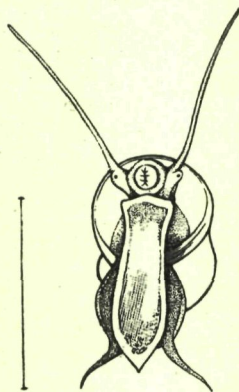


Fig. 63.
Lacuna divaricata (Fabr.),
an der Glasscheibe des
Aquariums kriechend, von
unten gesehen;
Maßstab 10 mm.
Nach MEYER & MÖBIUS.

32. Jedes Tier mit Penis hinter dem rechten Fühler, einer im Leben frei getragenen linken, doppelfiedrigen Kieme und einem rechten pfriemenförmigen Fortsatz; Augen an der Innenseite der Fühler sitzend; Fuß mit zwei zipfeligen Fortsätzen vorn (Fig. 58); zwittrig; Süßwasserformen, die auch im Brackwasser vorkommen
(11) *Valvatidae* (s. S. IX. b 39).
- Tier von anderem Aussehen 33.
33. Schale gleichmäßig skulptiert (Fig. 59), an lebenden Exemplaren mit starkem, borstentragendem Periostrakum, Mündung mit angedeuter Rinne, Embryonalschale deutlich abgesetzt; Deckel wie Fig. 60, schwach spiralig, mit endständigem Nucleus; ♂ mit Penis hinter dem rechten Fühler . (32) *Trichotropidae* (s. S. IX. b 55).
- Schale von anderer Form; Periostrakum glatt 34.
34. Schale steil getürmt (Fig. 61), nicht über 5 mm lang, Mundsaum scharf, unvollständig; Fuß vorn beilartig verbreitert (Fig. 62); Deckel eiförmig, „hornig“, mit wenigen Windungen; Radula klein, mit zahlreichen dünnen, einfach zugespitzten Zähnen („ptenogloss“); Mantelhöhle ohne Kieme . . (26) *Aclididae* (s. S. IX. b 49).
- Schale wenig getürmt oder fast in einer Ebene gewunden . . . 35.
35. Tier trägt hinter dem Deckellappen 2 fadenförmige Anhänge (Fig. 63); Deckel „hornig“, mit wenigen Windungen
(20) *Lacunidae* (s. S. IX. b 46).
- Tier ohne Anhänge hinter dem Deckellappen 36.
36. Schale wenig getürmt, mehrfach gekielt (Fig. 64); Deckel spiralig, mit wenigen Windungen (Fig. 65); Tier mit 2 kurzen Mantelfortsätzen auf der rechten Seite; im Leben wird das Ktenidium aus der Mantelhöhle herausgestreckt (Fig. 65); ♂ ohne Penis
(12) *Adeorbidae* (s. S. IX. b 39).
- Schale durchsichtig, fast planspiral, nicht über 2,5 mm im Dm.; Mündungssaum vollständig, rund (Fig. 9); ♂ mit Nackenpenis
(16) *Skeneopsidae* (s. S. IX. b 45).
37. Tier mit gestielten Augen (Fig. 66); Schale kegelförmig (Fig. 67); Mantelhöhle ohne Kieme; Deckel „hornig“, mit wenigen Windungen; Radula wie Fig. 67 B; ♂ mit Penis (Fig. 133)
(19) *Assimineidae* (s. S. IX. b 45).
- Tier mit ungestielten Augen (Fig. 68); Schale planspiral; Deckel spiral, mit wenigen Windungen; Tier nicht über 3 mm im Dm. groß (Fig. 68); Radula nur aus Mittel- und Zwischenplatten bestehend (Fig. 23); ♂ mit Kopfpenis
(17) *Homalogyridae* (s. S. IX. b 45).
38. Tier mit Fuß, der hinten zweilappig ist und meist auf jedem Lappen einen fadenförmigen Fortsatz trägt (Fig. 69)
(40) *Nassidae* (s. S. IX. b 60).
- Tier mit hinten abgerundetem oder spitz zulaufendem Fuß, ohne Anhänge 39.
39. Radula ohne oder mit sehr kleiner Mittelplatte 40.
- Radula mit wohlausgebildeter Mittelplatte 41.

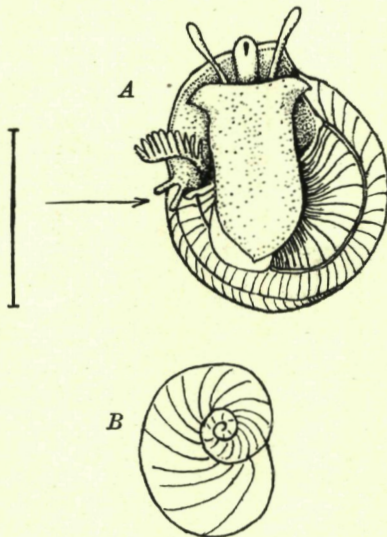


Fig. 65.

Adeorbis subcarinatus (Mont.).
A kriechendes Tier von unten, zeigt den Fuß,
die herausgestreckte Kieme und die Mantel-
fortsätze (Pfeil); B Deckel;
Maßstab 1 mm. — Nach WOODWARD.



Fig. 68.

Homalogyra atomus (Phil.);
kriechendes Tier von der Seite;
Maßstab 1 mm. — Nach JEFFREYS.

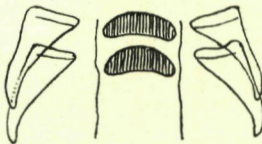


Fig. 70.

Liomesus dalei (J. Sow.);
zwei Querreihen der Radula.

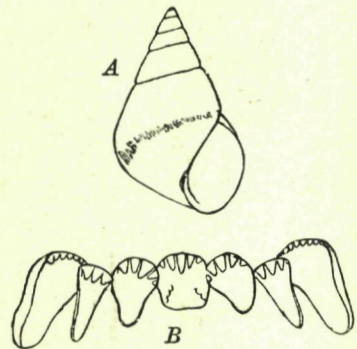


Fig. 67.

Assimineea grayana Leach.
A Schale (etwa 6:1); B Radula.
Nach VAN BENTHEM JUTTING.

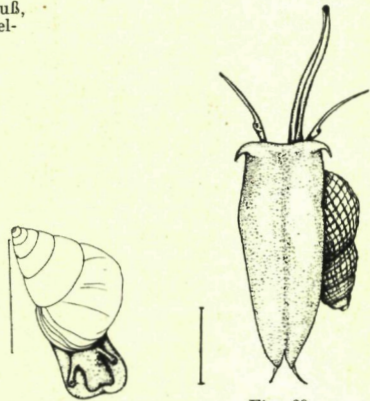


Fig. 69.

Nassa reticulata (L.);
an der Glaswand des
Aquariums kriechendes
Tier, von der Unterseite
gesehen, zeigt die zipfel-
artigen Fortsätze des
Fußes am vorderen und
hinteren Ende, die Fühler
und den (unten
geschlitzten) Siphon;
etwa nat. Gr.,
Maßstab 10 mm.
Original.

Assimineea grayana
Leach;
kriechendes Tier von
oben, zeigt die
gestielten Augen;
Maßstab 4 mm.

40. Seitenplatten der Radula langgestreckt, pfeil-, messer- oder stilettförmig (Fig. 29), Basalmembran in manchen Fällen fehlend; Tier mit oder ohne Deckel, Schale getürmt, ohne deutliche Spindelfalten
(42) *Pleurotomidae* (= *Turridae*; s. S. IX. b 61).

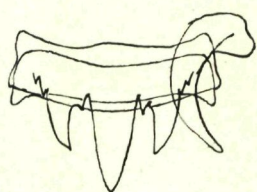


Fig. 71.
Nucella lapillus; eine Querreihe der Radula.
Nach KOBELT.

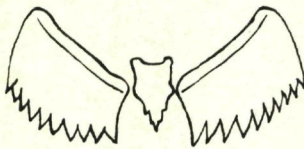


Fig. 72.
Buccinofusus bernicensis;
eine Querreihe der Radula.
Nach KOBELT.

- Seitenplatten der Radula kurz (Fig. 70)

Liomesus Stimpson (s. S. IX. b 59) (*Buccinidae*).

41. Seitenplatten der Radula mit nur einem großen Zahn oder Dorn (Fig. 28, 71); Tier mit Purpurdrüse in der Mantelhöhle²⁾; Deckel mit endständigem Kern (Fig. 13); ♂ mit Penis hinter dem rechten Fühler (Fig. 111)

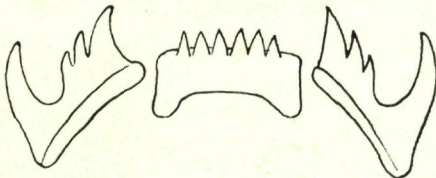


Fig. 73.
Buccinum undatum; eine Querreihe der Radula.
Nach KOBELT.

(38) *Muricidae* (s. S. IX. b 58).

- Seitenplatten der Radula von anderer Form; Tier ohne Purpurdrüse

42. Seitenplatten der Radula kammförmig, mit vielen kleinen Zähnen (Fig. 72); Deckel „hornig“, mit endständigem Kern; Schale spindelförmig, mit langem Mündungskanal

(41) *Fasciolaridae* (s. S. IX. b 61).

- Seitenplatten der Radula mit 3 bis 7 Zähnen (Fig. 73); Deckel mit zentralem Kern (Fig. 12); ♂ mit großem Penis (Fig. 131)

(39) *Buccinidae* (s. S. IX. b 59).

III. Artenliste.

Vorbemerkungen: Die folgende Liste der im Gebiet vorkommenden Arten ist literarisch aus den im Verzeichnis genannten Schriften gewonnen. Sie hat Mängel, die sich aus diesem Verfahren ergeben. Als erste derartige Zusammenstellung für das Gebiet wird sie aber im Laufe der Jahre an Wert gewinnen, wenn sich die Fachgenossen bereit finden, das Ergebnis von Nachprüfungen dem Autor zu übermitteln.

Im Rahmen des Werkes war es nicht angängig, jede der 175 Prosobranchier-Arten durch eine Figur zu kennzeichnen. Es wurde aber Wert darauf gelegt, bei jeder Species einen oder mehrere Hinweise zu bringen, die den Benutzer zu guten Abbildungen

²⁾ Man überzeugt sich vom Vorhandensein einer Purpurdrüse, indem man die Schnecke entschalt, die Mantelhöhle öffnet und die Innenseite des Mantels dem Sonnenlicht aussetzt; das Sekret der entlang dem Enddarm verlaufenden Purpurdrüse färbt sich dann nach kurzer Zeit blauröt (vgl. Fig. 111).

führen. An erster Stelle steht dabei das wohl in allen marinen Stationen vorhandene Werk von FORBES & HANLEY (in der nachfolgenden Liste als „F. & H.“ abgekürzt); außerdem wurden gelegentlich JEFFREYS, KOBELT, MEYER & MÖNIUS („M. & M.“), SCHWARZ VON MOHRENSTERN, ODHNER herangezogen. Ihren vollen Gebrauchswert erhält die Liste also erst bei Benutzung gemeinsam mit diesen Werken. Bei der Zusammenstellung der Artenliste sind von fremden Faunenlisten die britischen der Conchological Society (2. edit.; 1902) und von WINCKWORTH (1932, 1933, 1934), die niederländische von VAN BENTHEM JUTTING (1927), im übrigen die unten aufgeführten Schriften zu Rate gezogen worden.

Der Autor ist bemüht gewesen, jeder Art den Namen zu geben, der nach den internationalen Nomenklaturregeln der augenblicklich gültige ist; in fraglichen Fällen ist er der Namengebung THIELES (1927) gefolgt; der Namengebung von WINCKWORTH hat er sich nicht in allen Fällen anschließen können. Um im einzelnen Falle jeden Zweifel auszuräumen, sind stets alle in der Literatur anzutreffenden Synonyme aufgeführt. Eine Aufzählung der meist zahlreichen „Varietäten“ hätte die Artenliste allzu unübersichtlich und umfangreich werden lassen. Auch hier muß also der Benutzer auf FORBES & HANLEY, JEFFREYS usw. zurückgreifen.

Die unter jeder Art wiederkehrenden Rubriken: „Größe“, „Abbildungen“, „Verbreitung im Gebiet“, „sonstige Verbreitung“, „Tiefenverbreitung“, „Biotop“ und „Bemerkungen“ konnten nicht in allen Fällen mit Angaben gefüllt werden. Wo solche fehlen, liegen also Aufgaben vor. Volksnamen sind verständlicherweise nur bei wenigen Arten überhaupt vorhanden.

1. Familie *Scissurellidae*.

Einzige Gattung *Scissurella* Orbigny 1823

nur mit:

1. *S. crispata* Fleming (Schale: Fig. 30; Fig. 5 zeigt das Tier der nahe verwandten, im Gebiet bisher nicht nachgewiesenen Art *S. costata* var. *laevigata* Orbigny). — Größe: 2 mm lg., 3 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 63, fig. 6, ODHNER, Taf. 2, fig. 26, 27; Verbreitung im Gebiet (*Verbr. i. G.*): Shetland-Inseln, norwegische W- und S-Küsten, Oslofjord, Bohuslän; sonstige Verbreitung (*sonst. Verbr.*): O-Grönland, Spitzbergen, Eismeer-Küsten, N- und W-Küsten von England und Irland, französische Küsten, Mittelmeer, Azoren, Westindien; Tiefenverbreitung (*Tiefe*): 2 bis 2000 m.

2. Familie *Fissurellidae*.

Schlüssel der Gattungen.

a. Schale mit Schlitz am Vorderrande, ohne Septum im Innern

Emarginula.

— Schale mit Öffnung vor dem Apex oder am Apex b.

b. Schale mit Öffnung vor dem Apex, im Innern mit Septum (unter dem hinteren Abschnitt der Öffnung) *Puncturella*.

— Schale mit Öffnung am Apex, im Innern ohne Septum

Fissurella.

1. Gattung *Emarginula* Lamarck 1801

nur mit:

2. *E. fissura* (Linné) [= *E. mülleri* Forbes, *E. reticulata* Sowerby] (Fig. 52). Größe: 10 mm lg., 4 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 63, fig. 1; ODHNER, Taf. 2, fig. 42 bis 45; *Verbr. i. G.*: Holland, und belg. Küsten, Doggerbank, engl. O-Küste, Orkneys, Shetlands, norweg. W- und S-Küsten, Oslofjord, Bohuslän (Gullmarfjord), Kattegat, Eingang des Öresundes (Hellebæk); *sonst. Verbr.*: Finnmarken, Færøer, W-Küsten von England, französ., über. und Eismeerküsten, Beringsmeer, Japan, O-Kanada, Patagonien, Falkland-Inseln; *Tiefe*: bis 600 m; *Biotop*: Im Gullmarfjord in den durch *Alcyonium*, *Ascidia obliqua*, *Crania* und *Chaetopterus* gekennzeichneten Gemeinschaften in 18 bis 33 m Tiefe.

2. Gattung *Puncturella* Lowe 1827

mit einer Art:

3. *P. noachina* (Linné) (Fig. 3). — Größe: 10 mm lg., 7 mm br. (skandinav. Stücke); Abb.: F. & H., Taf. 62, fig. 10–12, Taf. BB, fig. 4–6 (Tier kriechend, von der Seite; Tier von unten; Kopf von oben); *Verbr. i. G.*: Holland, und belg. Küsten, Doggerbank, engl. O-Küsten, norweg. W- und S-Küsten, Oslofjord, Bohuslän, Kattegat; *sonst. Verbr.*: Grönland, Spitzbergen, Island, Færøer, Hebriden, W-Küsten von England, französ., über. und Eismeerküsten, Beringsmeer, Japan, O-Kanada, Patagonien, Falkland-Inseln; *Tiefe*: bis 600 m; *Biotop*: Im Gullmarfjord in den durch *Alcyonium* und *Mycale* gekennzeichneten Gemeinschaften in 22 bis 60 m Tiefe.

3. Gattung *Fissurella* Bruguière 1789

wieder mit nur einer Art:

4. *F. graeca* (Linné) [= *Diodora apertura* (Mont.)]. — Größe: 27 mm lg., 21 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 63, fig. 4, 5 (Schale), Taf. BB, fig. 7 (Tier); Verbr. i. G.: nur Orkney- und Shetland-Inseln; sonst. Verbr.: Färøer, S- und W-Küsten Englands, französ. Küste, Mittelmeer, Madeira, Kanaren; Tiefe: bis 50 m.

3. Familie *Patellidae*.

Schlüssel der Gattungen.

- a. Kiemenkranz ununterbrochen; Schale derb, undurchsichtig. *Patella*.
— Kiemenkranz vorn unterbrochen; Schale zart, durchsichtig, mit radiär verlaufenden, blau irisierenden Streifen. . . . *Helcion*.

1. Gattung *Patella* Linné 1758

nur mit:

5. *P. vulgata* Linné (Fig. 54). — Volksnamen, holl., fläm.: schaalhoren, engl.: limper, flither; Gr.: 35 bis 58 mm lg.; Abb. F. & H., Taf. 61, fig. 5, 6; OHNER, Taf. 1, fig. 24—26; Verbr. i. G.: Fehlt in der Deutschen Bucht, selten u. stellenweise an der holl. u. belg. Küste, Doggerbank (vermutlich nur Schalen); engl. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Oslofjord, Bohuslän, W-Küste Jütlands (?); sonst. Verbr.: Atlantische Küsten von Lofoten bis Kapverden und den Azoren, Mittelmeer; Tiefe: Nur in der Gezeitenzone; Biotop: Felsküste in der Gezeitenzone, nur an Stellen, die frei sind von anderem Bewuchs (*Balanus* usw.); Bemerk.: Je nach dem Standort verschiedene Schalenformen (vgl. S. IX. b 205).

2. Gattung *Helcion* Montfort 1810

mit:

6. *H. pellucidum* (Linné) [= *Patina pellucida* (L.), = *Patella p. L.*]. — Gr.: 20 mm lg., 15 mm br. (Helgoländer Stücke); Abb.: F. & H., Taf. 61, fig. 3, 4 (Schale), Taf. AA, fig. 1 (Tier); Verbr. i. G.: W-Küste Jütlands, Helgoland, belg. Küste (sehr selten), Doggerbank, engl. O-Küste Orkneys, norweg. W- u. S-Küsten, Oslofjord, Kattegat N von Lesø, Bohuslän, N-Eingang des Øresundes; sonst. Verbr.: Murman-Küste, Island, Färøer, engl. W-Küsten, französ. u. über. Küsten, Mittelmeer; Tiefe: bis 36 m; Biotop: Mit Vorliebe an Laminarien.

4. Familie *Acmaeidae*

mit der einzigen

Gattung *Acmaea* Eschscholtz 1830.

Schlüssel der beiden Arten.

- a. Innere und äußere Zwischenzähne der Radula verschieden, die äußeren kleiner als die inneren (Fig. 74)

A. testudinalis.

- Innere und äußere Zwischenzähne der Radula nicht verschieden. *A. virginea*.

7. *A. testudinalis* (Müller) [= *Tectura t.* Müll., *Patelloida tessulata* (Müller)] (Fig. 53). — Gr.: 20 bis 30 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 62, fig. 8, 9 (Schale), Taf. AA, fig. 2 (Tier); M. & M., Taf. bei p. 6, fig. 6—9; OHNER, Taf. 1, fig. 1—7, Taf. 6, fig. 1; Verbr. i. G.: Doggerbank, engl. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Oslofjord, Kattegat, Limfjord, Bohuslän, Øresund, Kieler Förde; sonst. Verbr.: Grönland, Island, Färøer, Azoren, russ. Lappland, Murmanküste, Weißes Meer, Beringsmeer, Japan, O-Kanada, Mexiko, Antillen; Tiefe: bis 250 m (?); Biotop: In der Kieler Förde auf Steinen, im Sund auf *Zostera*, im Gullmarfjord in der sogen. „oberen Asziden-Assoziation“ auf 11 m Tiefe.

8. *A. virginea* (Müller) [= *Tectura v.* (Müller), *Patelloida v.* (Müller)]. — Gr.: 7 bis 14 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 61, fig. 1, 2; OHNER, Taf. 1, fig. 9—15; Verbr. i. G.: Helgoland, Doggerbank, holl. u. belg. Küste, engl. O-Küste, Orkneys u.

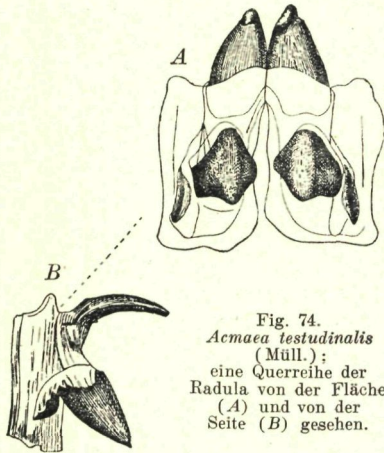


Fig. 74.
Acmaea testudinalis
(Müll.);
eine Querreihe der
Radula von der Fläche
(A) und von der
Seite (B) gesehen.

Shetlands, norweg. W- u. S-Küste, Oslofjord, Kattégat, Bohuslän, Øresund; *sonst.* Verbr.: Island, Færøer, W-Küsten Englands, französ. u. über. Küste, Mittelmeer, Kanaren, Kapverden, Azoren, St. Helena; *Tiefe:* bis 350 m (?); *Biotop:* In Helgoland (selten) auf Steinen, die mit Krusten der roten Kalkalge *Lithoderma* bedeckt sind.

5. Familie *Lepetidae*.

- a. Mittelplatte der Radula fünf spitzig, Seitenplatten ungezähnt; Schale ohne inneres Septum, Embryonalschale nicht erhalten . *Lepeta*.
 — Mittelplatte der Radula dreispitzig, Seitenplatten gezähnt; im Innern der Schale an der Spitze ein kleines Septum, Embryonalschale meist erhalten *Propilidium*.

1. Gattung *Lepeta* Gray 1847.

Schlüssel der beiden Arten.

- a. Apex über der Mitte der Schale oder dem Vorderende nur wenig genähert (Fig. 75 A) *L. caeca*.
 — Apex dem Vorderrande genähert (Fig. 75 B) *L. fulva*.

9. *L. caeca* (Müller). — Gr.: 10 bis 18 mm lg.; Abb.: ODHNER, Taf. 2, fig. 2 bis 17; Verbr. i. G.: Shetlands, norweg. W- u. S-Küste, Oslofjord, Skagerak, Kattégat, Bohuslän, Øresund; *sonst.* Verbr.: Spitzbergen, Grönland, Island, Færøer, Küsten des nördl. Eismeres, O-Kanada, Westindien, Azoren, Japan; *Tiefe:* von 10 bis 1200 m; *Biotop:* Im Gullmarfjord in der sogen. „Volsella-Assoziation“ auf 15 m Tiefe (GISLEN).

10. *L. fulva* (Müller) [= *Scutellina* f. (Müll.), *Pilidium* f. (Müll.), *Tectura* f. Müll.]. — Gr.: 7 bis 9 mm; Abb.: F. & H., Taf. 62, fig. 6, 7 (Schale), Taf. AA, fig. 3 (Tier); ODHNER, Taf. 2, fig. 18–23; Verbr. i. G.: Bei Helgoland bisher nicht sicher nachgewiesen; engl. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Oslofjord, Bohuslän, Kattégat, Eingang des Sundes (Hellebæk); *sonst.* Verbr.: engl. W-Küsten, französ. Küste (selten), Azoren; *Tiefe:* bis 600 m.

2. Gattung *Propilidium* Forbes & Hanley 1849

nur mit:

11. *P. ancyloide* Forbes (Fig. 75 C) [= *P. exiguum* (Thompson)]. — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 62, fig. 3–5 (Schale), Taf. AA, fig. 4 (Tier); ODHNER, Taf. 2, fig. 24; Verbr. i. G.: O-Küste Englands (nur Moray Firth), Shetlands, norweg. W- u. S-Küste, Oslofjord, Bohuslän; *sonst.* Verbr.: Lofoten, engl. W-Küsten, Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe:* 7 bis 80 m; *Biotop:* An der schwed. Küste zusammen mit *Mytilus adriaticus* und *Branchiostoma lanceolatum*.

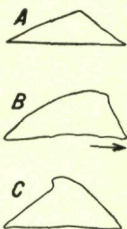


Fig. 75.

Umrisse der 3 im Gebiet vorkommenden Lepetiden-Arten:
 A *Lepeta caeca*, nat. Gr.; B *L. fulva*, 3,7:1; C *Propilidium ancyloide*, 3,7:1; der Pfeil gibt für alle 3 Figuren die Richtung „vorn“ an. — Nach den Photographien von N. HJ. ODHNER.

6. Familie *Trochidae*.

Schlüssel der Gattungen.

- a. Schalenöffnung viereckig b.
 — Schalenöffnung rund, Schale genabelt *Margarites*.
 b. Schale genabelt *Gibbula*.
 — Schale ungenabelt *Calliostoma*.

1. Gattung *Margarites* (Leach) Gray 1847

(Syn. *Margarita* Leach 1819, *Eumargarita* P. Fischer 1885)

nur mit der Art:

12. *M. helticinus* Fabricius. — Gr.: 4 bis 9 mm lg., 5 bis 11 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 68, fig. 4, 5, Taf. 74, fig. 10, Taf. CC, fig. 4; ODHNER, Taf. 3, fig. 26 bis 34, Taf. 6, fig. 3–5; Verbr. i. G.: Engl. O-Küste (Berwickshire, Northumberland, Durham, Yorkshire, aber nicht 8 davon), Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Bohuslän; *sonst.* Verbr.: Grönland, Island, Kaiser-Franz-Josephs-Land, Eis-

meerküsten, Beringsmeer, N-Japan, Alëuten, Vancouver-Inseln, O-Kanada; *Tiefe*: bis 226 m, junge Tiere in 386 m; *Biotop*: In der Nordsee in der Laminarien-Zone, an den Laminarien oder unter Steinen, typische Küstenform; *Bemerk.*: Eine ausgesprochen nördliche Form.

2. Gattung *Gibbula* Risso 1826

mit 3 Arten im Gebiet vertreten:

13. *G. cineraria* (Linné 1758) [*Trochus c.* (L.)] (Fig. 34). — *Volksnamen*: Holl.: tolhoren; *Gr.*: 12 bis 20 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 65, fig. 1—3 (Schale), Taf. DD, fig. 1, 1a (Tier); *ODHNER*, Taf. 3, fig. 4—7; *Verbr. i. G.*: Helgoland, W-Küste Jütlands, holl., belg. Küsten, Doggerbank, engl. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, W- u. S-Küsten Norwegens, Oslofjord, Bohuslän, Kattegat, Limfjord, Øresund; *sonst. Verbr.*: Französ. u. über W-Küsten, Mittelmeer, Schwarzes Meer; *Tiefe*: bis 100 m; *Biotop*: Bei Helgoland in unmittelbarer Nähe der Insel auf Felsengrund, namentlich auf den pflanzenbewachsenen Gründen; im Gullmarfjord in der oberen Aszidiengemeinschaft und in der *Acyonium*-Gemeinschaft auf 4 bis 24 m Tiefe; außerdem auch in den durch *Suberites massa*, *Flustra*, *Volsella*, *Furcellaria* und *Metridium* gekennzeichneten Gemeinschaften (GISLEN).

14. *G. tumida* (Montagu 1803) [*Trochus tumidus* Mont.]. — *Gr.*: 10 bis 14 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 65, fig. 8, 9 (Schale), Taf. DD, fig. 2 (Tier); *ODHNER*, Taf. 3, fig. 8—15; *Verbr. i. G.*: Helgoland, Doggerbank, holl. u. belg. Küsten, engl. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Oslofjord, Kattegat, Bohuslän, Göteborg, Øresund; *sonst. Verbr.*: Island, Färøer, französ. u. über W-Küste, Gibraltar, Mittelmeer; *Tiefe*: bis 350 m; *Biotop*: In Helgoland gemein jenseits der Tidenregion auf grobsandigem, steinigem und schlickigem Grund, zusammen mit *Cardium fasciatum*, *Venus ovata*, *Nucula nucleus* und *Chiton asellus*, die bezeichnende Molluskenfauna des „Pümpgrundes“ der Tiefen Rinne im SW der Insel bildend (HEINCKE); im Gullmarfjord vor allem in den durch *Laminaria hyperborea* u. *Halidrys* gekennzeichneten Gemeinschaften, ferner in der sog. oberen Aszidiengemeinschaft (GISLEN).

15. *G. magus* (Linné 1758) [*Trochus m.* (L.)]. — *Gr.*: 11 bis 20 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 65, fig. 6, 7 (Schale), Taf. DD, fig. 3 (Tier); *ODHNER*, Taf. 3, fig. 3; *Verbr. i. G.*: Lebend nur bei den Orkney- und Shetland-Inseln; leere Schalen bei Scarborough (O-England) und an der Bohuslänküste gefunden; *sonst. Verbr.*: S- u. W-Küsten Englands, belg. Küste (selten), französ. u. über Küsten, Mittelmeer, Madeira, Kanaren, Azoren; *Tiefe*: 15 bis 20 m.

3. Gattung *Calliostoma* Swainson 1840

(Syn.: *Ziziphinus* Gray 1847)

mit 4 Arten im Gebiete:

16. *C. miliare* (Brocchi 1814) [*Trochus millegranus* Philippi 1836]. — *Gr.*: 12 bis 18 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 66, fig. 9, 10; *ODHNER*, Taf. 3, fig. 16—20; *Verbr. i. G.*: Belg. Küste (selten), O-Küste Englands (Durham, Northumberland, Aberdeen), Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Oslofjord, Bohuslän, Göteborg, Kattegat (S von Anholt), Øresund; *sonst. Verbr.*: Engl. W-Küste, französ. u. über Küsten, Mittelmeer; *Tiefe*: 10 bis 200 m; *Biotop*: Im Gullmarfjord in der *Chaetopterus*-Gemeinschaft auf 24 m Tiefe (GISLEN).

17. *C. conuloide* (Lamarck 1822) [*Trochus ziziphinus* Jeffreys 1865, nec Linné 1758] (Fig. 76). — *Gr.*: 6 bis 18 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 67, fig. 1—6; *ODHNER*, Taf. 3, fig. 21—23; *Verbr. i. G.*: W-Küste Jütlands, Helgoland, belg. Küste (selten), Doggerbank, O-Küsten Englands, Orkneys u. Shetlands, W- u. S-Küste Norwegens, Oslofjord, Väderåarna, Bohuslän; *sonst. Verbr.*: N-Küsten Norwegens, Färøer, französ. u. über Küsten, Mittelmeer, Madeira, Kanaren, Azoren; *Tiefe*: 6 bis 300 m; *Biotop*: In Helgoland spärlich auf den pflanzenleeren, grobsandigen und steinigen Gründen jenseits der Tidenregion, namentlich im N der Insel (HEINCKE); im Gullmarfjord in der durch *Stenogorgia* gekennzeichneten Gemeinschaft auf 24 m Tiefe (GISLEN).



Fig. 76.
Calliostoma conuloide (Lam.),
kriechend. — Nach P. FISCHER.

18. *C. occidentale* (Mighels & Adams 1841) [= *Trochus o.* Mighels, *T. formosus* Forbes]. — *Gr.*: 12 bis 20 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 66, fig. 7, 8; *ODHNER*, Taf. 3, fig. 24, 25; *Verbr. i. G.*: Doggerbank, O-Küste Großbritanniens (Scarborough, Aberdeen, Moray Firth), Orkneys u. Shetlands (25 bis 50 m), norweg. W-Küste (Bergen, N von Havøysund), Nordsee (58° 55' N 3° 28' O, in etwa 100 m Tiefe); *sonst. Verbr.*:

N-Küste Norwegens, Færøer, Hebriden, Murmanküste, O-Küste Kanadas u. Nordamerika; *Tiefe*: bis 1000 m; *Bemerk.*: Eine ausgesprochen nördliche Art.

19. *C. montagui* (W. Wood) [= *Trochus* m. W. Wood, *Cantharidus* m. (W. Wood)]. — *Gr.*: 10 bis 12 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 65, fig. 10, 11; *Verbr.* i. G.: Doggerbank, O-Küste Englands (nur bei Scarborough), Orkney-Inseln, fehlt an den skandinavischen Küsten; *sonst. Verbr.*: W-Küsten Großbritanniens, Kanal-Inseln, französ. u. iber. Küsten, Mittelmeer; *Tiefe*: bis 50 m.

7. Familie Cyclostrematidae

mit der einzigen

Gattung *Cyclostrema* Maryatt 1818

(Syn.: *Delphinoidea* Brown 1827, *Skenea* Fleming 1824)

mit 3 Arten:

20. *C. nitens* (Philippi) [= *Trochus pusillus* (Jeffreys)]. — *Gr.*: Knapp 1 mm i. Dm.; *Abb.*: F. & H., Taf. 73, fig. 3, 4; *Verbr.* i. G.: Yorkshire-Küste, Moray Firth, Orkneys u. Shetlands; *sonst. Verbr.*: W-Küsten Großbritanniens, Mittelmeer; *Tiefe*: ?.

21. *C. serpuloides* (Montagu 1808) [= *Skenea ?divisa* Forbes & Hanley 1853]. — *Gr.*: Dm. geringer als 1 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 74, fig. 4–6; *Verbr.* i. G.: Engl. O-Küste, SW-Küste Schwedens (Väderöarna); *Verbr.*: Französ. W-Küste, Mittelmeer; *Tiefe*: bis 15 m; *Biotop*: Laminarien-Zone.

22. *C. basistriatum* (Jeffreys) G. O. Sars 1878. — *Gr.*: 2 mm hoch, 2,5 mm breit; *Abb.*: ODHNER, Taf. 5, fig. 40, 42, Taf. 7, fig. 8; *Verbr.* i. G.: Shetlands, norweg. W-Küste (Bergen, Kristiansund), Skagerak; *sonst. Verbr.*: Spitzbergen, Lofoten, französ. u. iber. Küsten; *Tiefe*: bis 600 m.

8. Familie Turbinidae

mit der einzigen

Gattung *Phasianella* Lamarck 1804

und einer Art:

23. *Ph. pulvis* (Linné) [= *Tricolia p.* (L.)]. — *Gr.*: 10 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 69, fig. 1–3 (Schale), Taf. DD, fig. 5 (Tier); *Verbr.* i. G.: O-Küste Großbritanniens, selten und lokal (Aberdeen); *sonst. Verbr.*: W- u. S-Küsten Englands, Kanal-Inseln, französ. u. iber. Küsten, Kanaren, Mittelmeer, Schwarzes Meer; *Tiefe*: bis 30 m; *Biotop*: Litoral unterhalb der Tidenregion, Laminarienzonen, mit Vorliebe an *Chondrus*-Arten.

9. Familie Neritidae.

Im Gebiet nur vertreten durch die

Gattung *Theodoxus* Montfort 1810

mit einer Art:

24. *Th. fluviatilis* (Linné) [= *Neritina f.* (L.) forma *litoralis* Linné 1758] (Fig. 37, 38). — *Gr.*: 7 bis 10 mm lg.; die im Brackwasser vorkommenden Tiere sind durchschnittlich kleiner als die im Süßwasser lebenden (vgl. auch S. IX. b 205); *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 1, 2 (Schale), Taf. HH, fig. 1 (Tier); *Verbr.* i. G.: Im Brackwasser der Zuiderzee und an anderen Stellen der holl. Küste, im Brackwasser der dän. Küsten (Randersfjord) und der Ostsee; z. B. Innenbucht der Schlei, Haddesbyer Moor, Neustädter See, Neustädter Bucht, Kirchsee auf der Insel Poel bei Wismar, Warnowmündung (bei Rostock), Küste Rügens, Hiddensee, Rykmündung (Greifswald), Bornholm, Küste bei Danzig, Samlandküste, Frisches Haff, Gotland, finnische Küste, Hangö, Tvärminne (vgl. die Karte Fig. 83); *sonst. Verbr.*: Über das Vorkommen im Brackwasser außerhalb des Gebietes ist nichts bekannt; *Tiefe*: meist gering; *Biotop*: Litoral, im Brackwasser bis zu etwa 16‰ Salzgehalt; mit Vorliebe in der Brandungszone.

10. Familie Viviparidae

mit der

Gattung *Viviparus* Montfort 1810

(Syn.: *Paludina* Lamarck 1812)

mit zwei auch im Süßwasser lebenden Arten:

25. *V. viviparus* (Linné 1758) [= *Paludina vivipara* Drap., *Vivipara vera* Erfld., *V. contecta* Millet, *Viviparus c.* (Millet)] (Fig. 35). — *Volksnamen*: deutsch: Sumpfschnecke, dän.: Den buggede Sumpsnegl, holl.: moeraslak; *Gr.*: 30 bis 45 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 16; *Verbr.* i. G.: Im Brackwasser der Nord- und Ostseeküsten, z. B. Randersfjord, Frisches u. Kurisches Haff, Rigaischer u. Finnischer Busen; *sonst. Verbr.*: Über das Vorkommen im Brackwasser außerhalb des Gebietes

ist nichts bekannt; *Biotop*: Liebt im Gegensatz zur folgenden Art stillstehende Gewässer; im Randersfjord in 3 bis 4 m Tiefe bis zu 3‰ Salzgehalt; unter den übrigen Süßwasserschnecken sonst die empfindlichste gegen Erhöhungen des Salzgehaltes.

26. *V. fasciatus* (Müller) [= *Paludina achatina* Drap., *P. vivipara* Linné pt., *Viviparus achatinus* Drap.]. — *Volksn.*, dän.: Linnés Sumpsnegle, holl.: moerasslak; *Gr.*: 30 bis 33 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 14, 15 (Schale), Taf. HH, fig. 2 (Tier); *Verbr. i. G.*: Im Brackwasser der Nord- und Ostseeküsten, z. B. Randersfjord, Stockholm, Frisches Haff, Kurisches Haff (var. *diluvianiformis* Hilbert), Rigaischer Busen; *sonst. Verbr.*: Über das Vorkommen im Brackwasser außerhalb des Gebietes ist nichts bekannt; *Tiefe*: Bis etwa 6 m; *Biotop*: Liebt fließende Gewässer, im Randersfjord bis zu einem Salzgehalt von 3‰.

11. Familie Valvatidae

nur mit der

Gattung *Valvata* O. F. Müller 1774.

Schlüssel der Arten.

a. Schale scheibenförmig, posthornschnckenartig, Nabel flach (Fig. 58) . . . *V. cristata*.
— Schale kegelförmig, Mündung so hoch wie das Gewinde . . . *V. piscinalis*.

27. *V. cristata* O. F. Müller 1774. — *Volksn.*, dän.: Den lille Fjergællesnegl; *Gr.*: 1.0 bis 1.2 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 11–13; *Verbr. i. G.*: Im Brackwasser der Nord- und Ostseeküsten, z. B. Randersfjord, Stockholm; *sonst. Verbr.*: Über das Vorkommen im Brackwasser außerhalb des Gebietes ist nichts bekannt; *Tiefe*: Bis etwa 1 m; *Biotop*: Bis zu einem Salzgehalt von 2‰.

28. *V. piscinalis* O. F. Müller 1774. — *Volksn.*, dän.: Den alm. Fjergællesnegl; *Gr.*: 5 bis 6 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 9, 10; *Verbr. i. G.*: Brackwasser der Nord- und Ostseeküsten, z. B. Randersfjord, Innenbucht der Schlei, Unterwarnow, Haffe, Bottnischer und Finnischer Busen; *sonst. Verbr.*: Über das Vorkommen im Brackwasser außerhalb des Gebietes ist nichts bekannt; *Tiefe*: bis etwa 2 m; *Biotop*: Flußmündungen, Haffe u. dergl., bis über 2‰ Salzgehalt.

12. Familie Adeorbidae.

Gattung *Adeorbis* S. V. Wood 1842

[Syn.: *Tornus* (Turton) Jeffreys 1867].

29. *A. subcarinatus* (Montagu) [= *Tornus s.* (Montagu)] (Fig. 64, 65). — *Gr.*: 1 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 68, fig. 6–8 (diese Abbildung ist nicht sehr genau; vgl. Fig. 64, 65!); *Verbr. i. G.*: Holl. Küste, brit. O-Küste (Dover, Aberdeenshire); *sonst. Verbr.*: Brit. W-Küsten, französ. Küste, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis etwa 3 m; *Biotop*: Unter großen, tief in den Untergrund eingebetteten Steinen nahe der Niedrigwasser-Linie zusammen mit *Lepidopleurus scabridus* Jeffer. (s. S. IX. a 27), *Alvania* (= *Rissoa*) *cancellata* (da Costa), *Alvania lactea* (Michaud) und anderen *Rissoidae*.

13. Familie Rissoëllidae (Jeffreysiidae).

Hierher als einzige

Gattung *Rissoëlla* Gray 1847

(Syn.: *Jeffreysia* Alder 1849).

Schlüssel der Arten
(im Anschluß an P. FISCHER).

- a. Randplatten der Radula fehlen (Fig. 25) . . . *R. globularis*.
— Randplatten der Radula vorhanden (Fig. 77) . . . b.
b. Zwischenplatten mit großen Zacken . . . *R. diaphana*.
— Zwischenplatten mit kleinen Zacken³ (Fig. 77) . . . *R. opalina*.

30. *R. diaphana* (Alder) (Fig. 39, 40). — *Gr.*: 2 bis 3 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 74, fig. 1; *Verbr. i. G.*: Engl. O-Küste (Northumberland; Cullercoats), Orkneys u. Shetlands; *sonst. Verbr.*: Französ. Küste, Mittelmeer;

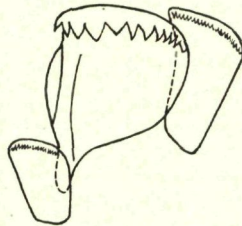


Fig. 77.

Rissoëlla opalina (Jeffer.);
eine halbe Querreihe der
Radula. — Nach THIELE.

³) Die bei P. FISCHER zu findende Bezeichnung „innerme“ ist nicht zutreffend (vgl. Fig. 77!).

Tiefe: Nicht viel tiefer als die Niedrigwasser-Grenze; *Biotop*: An *Delesseria hypoglossum* (Jeffreys) und anderen Algen; zusammen mit *R. opalina* und *R. globularis* an den Whalsey-Inseln (Shetlands).

31. *R. opalina* (Jeffreys) (Fig. 77). — *Gr.*: 2 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 133, fig. 6; *Verbr. i. G.*: Whalsey-Schären (O-Shetlands); *sonst. Verbr.*: W-Küsten Englands; *Tiefe*: Oberhalb und unterhalb der Niedrigwassergrenze; *Biotop*: Zusammen mit den beiden anderen Arten und mit *Margarites helacinus* (Whalsey-Schären).

32. *R. globularis* (Jeffreys) (Fig. 25). — *Gr.*: 0.5 bis 1 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 133, fig. 5; *Verbr. i. G.*: Whalsey-Schären (O-Shetlands); *sonst. Verbr.*: W-Küste Großbritanniens (Croulin- u. Skye-Insel); *Tiefe*: Oberhalb und unterhalb der Niedrigwasserzone; *Biotop*: Wie bei 30 und 31.

14. Familie *Rissoidae*.

Die Familie der *Rissoidae* umfaßt eine große Zahl kleiner, z. T. schwer unterscheidbarer Arten, die zudem stark zur Bildung von Lokalrassen neigen. Anatomisch ist so gut wie nichts bekannt, infolgedessen steht auch die Systematik der Gruppe auf schwachen Füßen. Eine Bestimmungstabelle der Arten könnte daher vom Bearbeiter ohne eingehende persönliche Studien über die Familie nicht verantwortet werden und würde auch durch die Menge der nötigen Abbildungen den Rahmen dieses Werkes sprengen. Eine (unvollständige) Bestimmungstabelle der Gattungen ist mit dem Vorbehalt, der sich aus dem Gesagten ergibt, versucht. Im übrigen sei auf die Abbildungen in FORBES & HANLEY (British Mollusca) und auf die Monographie SCHWARZ VON MOHRENSTERNs „Die Familie der Rissoinen“ verwiesen.

Bestimmungstabelle der Gattungen.

- a. Deckel mit einem Fortsatz an der Innenseite *Barleeia*.
— Deckel ohne Fortsatz b.
- b. Tier mit faden- oder zungenförmigen Anhängen oder mit einem fadenförmigem Anhang auf dem First des Fußes (bei Kriechstellung) hinter dem Deckel c.
— Tier ohne Anhang auf dem First des Fußes hinter dem Deckel
Hyala vitrea (Schale farblos und durchscheinend), *Cingula trifasciata* (?).
- c. Tier mit einem fadenförmigem Anhang (Fig. 47)
Rissoa, *Manzonina*, *Zippora*, *Onoba*, *Setia*.
— Tier mit drei fadenförmigen Anhängen oder mit einem dreispitzigen Anhang *Alvania*, *Cingula semistriata*.

1. Gattung *Rissoa* (Fréminville) Desmarest 1814

mit 4 Arten:

33. *R. parva* (da Costa 1778) [= *Turboella parva* (da Costa)]. — *Gr.*: 3 bis 4 mm lg., 1 bis 2 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 76, fig. 2, Taf. 77, fig. 6, 7, Taf. 82, fig. 1—4; *Schw. v. M.*⁴, Taf. 2, fig. 12; *Verbr. i. G.*: Helgoland, W-Küste Jütlands, holländ. u. belg. Küste, O-Küste Englands, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, Kattegat N von Läsö, Limfjord, Bohuslän; *sonst. Verbr.*: französ. u. iber. Küsten, Mittelmeer, N-Afrika, Kanaren; *Tiefe*: Nur im Littoral; *Biotop*: Die außerordentlich variable Schnecke kommt bei Helgoland in ungeheuren Mengen zwischen Pflanzen aller Art vor, namentlich in den kurzen Pflanzenrasen auf den Kreideklippen der Düne, auch tief in den Spalten des Kalkgesteins, häufig im Auftriebe (HEINCKE).

34. *R. inconspicua* Alder [= *R. albella* Lovén] (Fig. 47). — *Gr.*: 2.3 bis 4.4 mm lg., 1 bis 1.3 mm br.; die an der französischen Küste gefundenen nach LOCARDs Angaben

*) Hier und im folgenden = SCHWARZ VON MOHRENSTERN: Familie der Rissoinen.

kleiner als die nördlicher lebenden; *Abb.*: F. & H., Taf. 76, fig. 7, 8, Taf. 82, fig. 5—9; Schw. v. M., Taf. 2, fig. 22, M. & M., Taf. bei p. 30, fig. 1—8; *Verbr.* i. G.: W-Küste Jütlands, Doggerbank, engl. u. norweg. Küsten, Kattegat, Limfjord, dänische Inseln, S-Schweden; in der Ostsee: Kieler Bucht, Neustädter Bucht, Travemünder Bucht, Kaiser-Wilhelm-Kanal; auf Helgoland bisher nicht festgestellt; *sonst. Verbr.*: Kanal, Mittelmeer, Adria; *Tiefe*: Nur im Littoral; *Biotop*: In der Kieler Bucht vom Strande bis in die Region der roten Algen (M. & M.); *Bemerk.*: Eine offenbar besonders variable Form.

35. *R. violacea* Desmarest [= *R. ruflabrum* (Leach) Alder; *R. lilacina* Récluz]. — *Gr.*: ♀ 5 mm lg., 2 bis 3 mm br., doppelt so groß wie die ♂ (JEFFREYS); *Abb.*: F. & H., Taf. 77, fig. 8, 9; Schw. v. M., Taf. 3, fig. 42; *Verbr.* i. G.: Engl. O-Küsten?, norweg. u. schwed. Küsten bis zum Kattegat, Limfjord; in Helgoland bisher nicht festgestellt; *sonst. Verbr.*: Engl., französ. u. über. W-Küsten, Mittelmeer; *Tiefe*: Nur im Littoral; *Biotop*: Algenregion der Küste.

36. *R. guérini* Récluz [= *R. costulata* Alder]. — *Gr.*: 5 bis 6 mm hoch, 2 bis 2,25 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 77, fig. 4, 5 (als *R. costulata*); Schw. v. M., Taf. 3, fig. 32, 32a; *Verbr.* i. G.: Engl. O-Küste; *sonst. Verbr.*: Französ. u. über. W-Küsten, Mittelmeer; *Tiefe*: Flachwasserbewohner; *Biotop*: Nach JEFFREYS kommt die Art in flachem Wasser, vor allem an *Codium tomentosum* vor und an anderen kleinen Algen; *Bemerk.*: Eine südliche Form; vermutlich Geschlechtsdimorphismus (große und kleine Schalen).

2. Gattung *Alvania* Risso 1826

mit 4 Arten:

37. *A. lactea* (Michaud 1830) [= *Rissoa l.* Mich.]. — *Gr.*: 5 bis 6 mm lg., 2,75 bis 3 mm br. (französ. Exemplare); *Abb.*: F. & H., Taf. 79, fig. 3, 4; *Verbr.* i. G.: In S-Schweden (MALM) und bei Helgoland (HEINCKE) sind leere Schalen gefunden worden, ebenso an der holländ. Küste; *sonst. Verbr.*: Kanal, Kanalinseln, S-Küste Englands, französ. u. über. W-Küsten, Mittelmeer; *Biotop*: Gezeitenzone; *Bemerk.*: Eine ausgesprochen südliche Form.

38. *A. reticulata* (Montagu) [= *Rissoa r.* Montagu, *R. beanii* Hanley, *R. cimicoides* Forbes]. — *Gr.*: 3 bis 4 mm lg., 1,75 bis 2 mm br. (französ. Stücke); *Abb.*: F. & H., Taf. 79, fig. 5, 6 (als *Rissoa beanii*); *Verbr.* i. G.: Helgoland?, dän. Küsten?, holl. u. engl. Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten (Bohuslän); *sonst. Verbr.*: Brit., französ. u. über. W-Küsten, Mittelmeer; *Tiefe*: 2 bis 15 m (nach JEFFREYS).

39. *A. punctura* (Montagu) [= *Rissoa p.* Mont., *Arsenia p.* (Mont.), *Alvania puncturata* Mont.]. — *Gr.*: 2,5 bis 3 mm lg., 1 bis 1,25 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 80, fig. 8, 9; *Verbr.* i. G.: Doggerbank, engl. Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten (Bohuslän), Kattegat; *sonst. Verbr.*: Französ. u. über. W-Küsten, Mittelmeer, Kanaren; *Tiefe*: 3 bis 18 m; *Biotop*: Tiefere Abschnitte der Laminarienzone.

40. *A. subsoluta* (Aradas) [= *Rissoa abyssicola* Forbes]. — *Gr.*: 2 mm lg., 1,25 mm br. (französ. Exemplare); *Abb.*: F. & H., Taf. 78, fig. 1, 2 (als *R. abyssicola*); *Verbr.* i. G.: An der engl. O-Küste nicht sicher nachgewiesen, Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten (Bohuslän), Kattegat; *sonst. Verbr.*: W-Küste Frankreichs, Mittelmeer; *Tiefe*: 15 bis 100 m; *Biotop*: Schlamm?; *Bemerk.*: Die Mittelmeere Exemplare sind kleiner als die des Gebiets; vermutlich außerdem Größendimorphismus der Geschlechter.

3. Gattung *Manzonina* Brusina 1870

mit 2 Arten:

41. *M. zelandica* (Montagu) [= *Rissoa z.* Mont., *Alvania z.* Mont.]. — *Gr.*: 3 bis 3,5 mm lg., 2 bis 2,25 mm br. (französ. Exemplare); *Abb.*: F. & H., Taf. 80, fig. 1, 2 (als *Rissoa zelandica*); *Verbr.* i. G.: Brit. Küsten, Orkneys u. Shetlands, W-Küste Schwedens (Bohuslän); *sonst. Verbr.*: Französ. u. über. Küsten, Mittelmeer; *Tiefe*: 3 bis 20 m.

42. *M. costata* (J. Adams) [= *Rissoa c.* Ad., *M. crassa* Kanmacher?, *Alvania costata* Adams]. — *Gr.*: 2,5 bis 3 mm lg., 1,25 mm Dm. (französ. Exempl.); *Abb.*: F. & H., Taf. 77, fig. 6, 7; *Verbr.* i. G.: Helgoland (leere Schalen), Holland, engl. Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten (Bohuslän); *sonst. Verbr.*: Kanal-Inseln, Plymouth, Küsten des Atlantik bis zu den Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe*: Nur im Littoral; *Biotop*: Tiefere Abschnitte der Laminarienzone.

4. Gattung *Zippora* Leach (in: Gray 1852)

[Syn.: *Goniostoma* (Megerle) Villa 1841]

mit nur einer Art:

43. *Z. membranacea* (J. Adams) [= *Rissoa m.* J. Adams, *R. labiosa* Mont., *R. octona* (L.) pt.]. — *Gr.*: 6 bis 10 mm lg., 1 bis 3,5 mm Dm., aber sehr variabel!;

Abb.: F. & H., Taf. 76, fig. 5, Taf. 77, fig. 1—3, Taf. 81, fig. 3; M. & M., Taf. b. S. 30, fig. 9—14 (als *Rissoa octona* (L.), Schw. v. M., Taf. 1, fig. 7, 7a, 8; *Verbr. i. Geb.*: Deutsche Bucht, jedoch bei Helgoland noch nicht nachgewiesen, dän. u. holländ. Küsten, Zuiderzee, engl., norweg. u. schwed. Küsten, Kattegat (außer im SW-Teil), Limfjord, Kieler Bucht, Kaiser-Wilhelm-Kanal, Travemünder Bucht, Wismarer Bucht, Warnemünde; *sonst. Verbr.*: Atlantische Küsten bis zu den Kanaren, Mittelmeer, Schwarzes Meer; *Tiefe*: Gezeitenzone bis zu einigen m Tiefe; *Biotop*: *Zostera* und Algen des Meer- und Brackwassers; Brackwasser bis etwa 6‰ (12‰, JOHANSEN); *Bemerk.*: Die Schnecke ist außerordentlich variabel, vor allem im Schalenbau; dabei sind Abhängigkeiten vom Salzgehalt und von der geographischen Lage des betr. Vorkommens festzustellen. A. C. JOHANSEN hat die „forma crassa“ bei 15 bis 20‰, die „f. octona“ bei 12 bis 13‰ und die „f. minor“ bei 7‰ gefunden. Zweifellos ist auch die *Rissoa octona*, die MEYER & MÖBIUS für eine eigene Art hielten, nichts weiter als eine für die Kieler Bucht charakteristische Varietät (vgl. Fig. 203); bei Fünen, Langeland und Taasing kommt nach denselben Autoren die „wahre *Rissoa membranacea*“ vor. Die geographische Lage des Vorkommens scheint insofern von Einfluß zu sein, als die Schale immer dünner wird, je weiter die Art nach N vorrückt; besonders dünnchalige Formen finden sich im Kattegat. Inwieweit andere Umweltbedingungen dabei eine Rolle spielen, ist freilich nicht untersucht.

5. Gattung *Onoba* H. & A. Adams 1854

nur mit:

44. *O. striata* (J. Adams) [= *Rissoa* s. J. Ad., *O. candida* (Brown), ? *R. semicostata* (Montagu)]. — *Gr.*: 3 mm lg., 1,3 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 78, fig. 8, 9; M. & M., Taf. b. S. 34, fig. 1—5 (irrtümlich als *Rissoa proxima*); *Verbr. i. G.*: Doggerbank, holländ. Küste, brit. O-Küste, norweg. Küste, Kattegat, Bohuslän, Kieler Bucht; nach KOBELT (1861) 8 ml NW von Helgoland; *sonst. Verbr.*: Grönland, Island, Eismeerküsten, atlantische Küsten Europas, Mittelmeer; bei Teneriffa eine Zwergform; *Tiefe*: Nach JEFFREYS von 1 bis 150 m; *Biotop*: Gezeitenzone, unter Steinen, Laminarien; *Bemerk.*: ♀ größer als ♂.

6. Gattung *Hyalia* H. & A. Adams 1854

wieder mit nur einer Art:

45. *H. vitrea* (Montagu) [= *Rissoa* v. Mont., *Cingula* v. Mont.]. — *Gr.*: 3 mm lg., 1,3 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 75, fig. 5, 6 (als *Rissoa vitrea*); *Verbr. i. G.*: Bei Helgoland leere Schalen gedregt, engl. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten bis Bohuslän, Kattegat; *sonst. Verbr.*: Atlantische Küste Europas, Mittelmeer; *Tiefe*: 35 bis 55 m; *Bemerk.*: Tiere hängen sich an einem Schleimfaden auf.

7. Gattung *Setia* H. & A. Adams 1854

(Syn.: *Pseudosetia* Monterosato 1884)

wieder mit nur einer Art:

46. *S. obtusa* (Cantraine) [= *Rissoa soluta* Philippi, *Cingula* o. Cantr., *R. oldri* Jeffreys]. — *Gr.*: 1 mm lg., 0,25 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 75, fig. 3, 4 (als *Rissoa soluta*); *Verbr. i. G.*: Doggerbank, engl. O-Küsten, norweg. Küste; *sonst. Verbr.*: Atlantische Küste Europas, Mittelmeer; *Tiefe*, *Biotop*: Unterhalb der Tidenregion in der „coralline zone“ (JEFFREYS).

8. Gattung *Cingula* (Fleming 1828) H. & A. Adams 1854

mit 2 Arten:

47. *C. semistriata* (Montagu) [= *Rissoa* s. Mont.]. — *Gr.*: 3 mm lg., 1,5 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 80, fig. 4, 7 (als *Rissoa semistriata*); *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste, Kattegat; *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; *Tiefe*, *Biotop*: Laminarienzonen, auf *Fucus vesiculosus*, an der Unterseite von Steinen; *Bemerk.*: Lebt nach JEFFREYS in „family groups“; eine südliche Form.

48. *C. trifasciata* J. Adams [= *Rissoa cingillus* Montagu, *C. c.* (Mont.)]. — *Gr.*: 5 mm hoch, 2 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 79, fig. 9, 10 (als *Rissoa cingillus*). Taf. JJ, fig. 4 (Operculum u. Tier); *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste; *sonst. Verbr.*: Kanal, Island, atlantische Küsten Europas, Mittelmeer; *Tiefe*: Gezeitenzone; *Biotop*: Unter Steinen, in verschlammten Spalten.

9. Gattung *Barleeia* Clark 1855

mit

49. *B. rubra* (Montagu) [= *Rissoa* r. Mont., *B. unifasciata* (Mont.)]. — *Gr.*: 3 mm lg., 1,5 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 78, fig. 4, 5 (als *Rissoa rubra*); *Verbr. i. G.*: Nach KOBELT 8 ml NW von Helgoland gedregt, brit. O-Küsten; *sonst. Verbr.*:

Atlantische Küsten Europas, Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe, Biotop*: Gezeitenzone; *Bemerk.*: Die Schnecke ist an der einheitlich tiefroten Farbe des Gehäuses ohne weiteres kenntlich; eine farblose Varietät kommt vor; ♂ kleiner als ♀.

15. Familie *Hydrobiidae*⁵⁾.

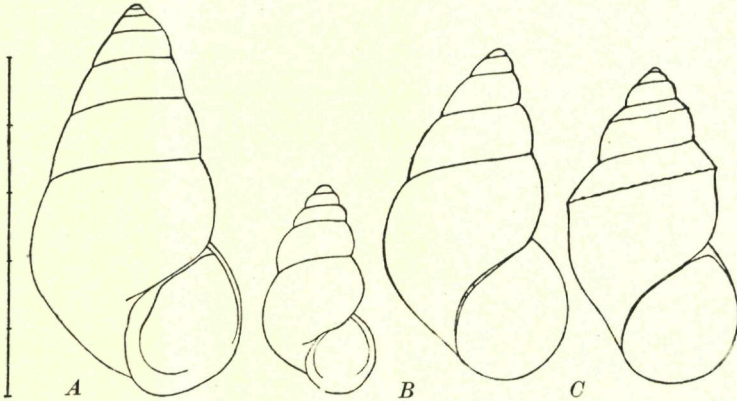


Fig. 78. *A Hydrobia ulvae* (Penn.); Umriß der Schale nach der Photographie der Kotypen im Britischen Museum bei DOLLFUS; *B H. stagnalis* (Bast.); Umriß nach einer von DOLLFUS gegebenen Photographie eines Tieres; *C H. jenkinsi* (Smith), ungekielte und gekielte Form; Umriß der Schalen; nach VAN BENTHEM JUTTING; 9:1, Maßstab 5 mm. — Aus ANKEL.

Bestimmungstabelle.

- | | |
|--|-------------------------------|
| a. Deckel unverkalkt | b. |
| — Deckel verkalkt; Penis der ♂ gegabelt (Fig. 134) | d. |
| b. ♀ lebendgebärend (Fig. 177), ♂ fehlend; Schale wie Fig. 78 C; Radula wie Fig. 79 A | <i>Hydrobia jenkinsi</i> . |
| — ♀ eierlegend, ♂ mit einfachem Nackenpenis (Fig. 135) | c. |
| c. Tiere mit Schale wie Fig. 78 A und Radula wie Fig. 79 C (kriechendes Tier s. Fig. 1, 48); Eiablage auf den Schalen der Artgenossen (Fig. 148) | <i>Hydrobia ulvae</i> . |
| — Tier mit Schale wie Fig. 78 B und Radula wie Fig. 79 B; Gelege s. Fig. 166 | <i>Hydrobia stagnalis</i> . |
| d. Schale 10 bis 12 mm hoch, mit 5 bis 6 Umgängen, Naht mäßig tief; Gelege wie Fig. 142 | <i>Bithynia tentaculata</i> . |
| — Schale 6 bis 6.5 mm hoch, mit 4 bis 5 Windungen, Naht tief, rinnenartig | <i>Bithynia leachi</i> . |

1. Gattung *Hydrobia* Hartmann 1821

mit 3 nach vorstehendem Schlüssel⁶⁾ zu bestimmenden Arten:

50. *H. ulvae* (Pennant) [= *Peringia u.* (Pennant), *Paludestrina u.*, *Sabinea*

⁵⁾ *Lithoglyphus naticoides* Fér. ist in die Liste nicht aufgenommen worden. Die Schnecke kommt zwar in der Unterelbe und im Stettiner Haff (NEUBAUER 1927) vor, geht aber nicht ins eigentliche Brackwasser und fehlt in England und den skandinavischen Ländern.

⁶⁾ Über die Pigmentierung des Weichkörpers vgl. SEIFERT (1935).

u.] (Fig. 1, 48, 78, 79). — Gr.: Bis 6 mm lg., 3 bis 3.5 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 81, fig. 4, 5, Taf. 87, fig. 2, 8; M. & M., Taf. b. p. 34, fig. 6–12; Verbr. i. G.: Wattenregion des ganzen Gebietes bis in die brackigen Flußmündungen hinein, nicht an der freien Seeküste; in der Ostsee noch bei Reval, im Bottnischen Busen bis 62° 6' N; sonst. Verbr.: Finnmarken bis Mittelmeer; Tiefe: 1 bis 20 m; Biotop: Schelf- und Wattenboden, mit Vorliebe auf Schlick und zwischen Beständen von *Ulva*; Seewasser bis Brackwasser von etwa 1.5‰ Salzgehalt; nicht im Süßwasser.

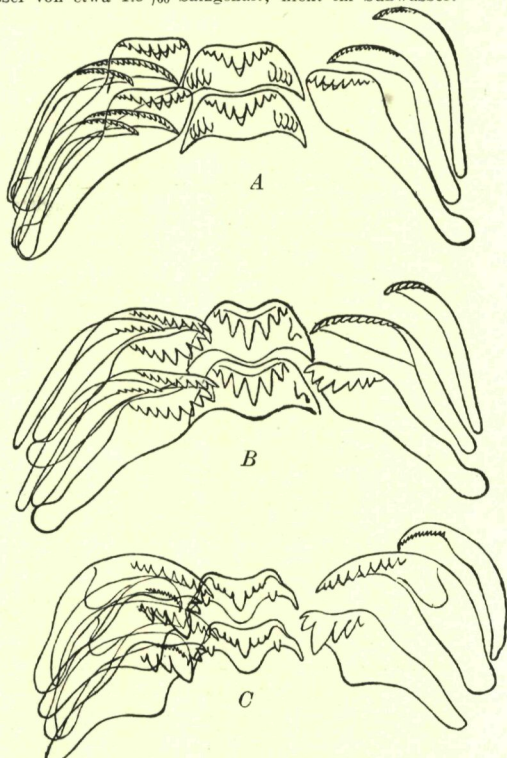


Fig. 79. A *Hydrobia jenkinsi* (Smith); Radula, nach WOODWARD; B *H. stagnalis* (Bast.); Radula, nach WOODWARD; C *H. ulvae* (Penn.); Radula, im Anschluß an MEYER & MÖBIUS. — Links sind die Zähne von 2 Querreihen in natürlicher Lage, rechts die Zähne einer Reihe getrennt gezeichnet; 250:1. — Aus ANKEL.

51. *H. stagnalis* (Baster) [= *H. ventrosa* (Montagu), *Paludestrina v.* (Mont.), *P. stagn.* (Baster), *Paludina balthica* Nilsson, vermutlich auch *Hydrobia minuta* Totten (Fig. 78, 79)]. — Volksn., holl.: drijfhoentje (zuerst von JOB BASTER so genannt wegen der Gewohnheit, an der Wasseroberfläche hängend zu treiben); Gr.: 3 mm lg., 1.5 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 87, fig. 1, 5–7; Verbr. i. G.: Im Brackwasser und in Flußmündungen des ganzen Gebietes, nicht an der freien Seeküste!; Tiefe: Nur in flachem Wasser; Biotop: Meist in Wasser geringeren Salzgehaltes als *Hydrobia ulvae*; in reinem Salzwasser selten und in reinem Süßwasser nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

52. *H. jenkinsi* Smith [= *Paludestrina jenkinsi* (Smith), nach Ansicht THIELES der Gattung *Potamopyrgus* einzureihen, nach Ansicht C. R. BOETGERS identisch mit der westindischen Art *P. crystallinus* (vgl. S. IX. b 208!)] — Gr.: 5 bis 6 mm lg., 2.5 bis 3 mm br.; Fig. 177, Fig. 78, 79; Verbr. i. G.: Seit 1883 aus der Themse (JENKINS) und seit 1908 aus dem Breitling bei Warnemünde (STREUSLOFF) bekannt, vermutlich aber schon 1899 in den Kaiser-Wilhelm-Kanal eingeschleppt (DECHOW), seitdem überall im Vordringen, vor allem ins Süßwasser; sonst. Verbr.: Anscheinend nur im

Gebiet; *Tiefe*: Nur in flachem Wasser; *Biotop*: Brack- und Süßwasser und, verglichen mit *Hydrobia stagnalis*, geringeren Salzgehalt bevorzugend; nach JOHANSEN von 0‰ bis 16‰.

2. Gattung *Bithynia* Leach 1818

mit den beiden nach der Tabelle auf S. IX. b 43 zu bestimmenden Arten:

53. *B. tentaculata* (Linné) [= *Bythinia t.* (Linné)]. — *Volksn.*, dän.: Den store Kærnegl; *Gr.*: 12 bis 14 mm lg., 7 bis 9 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 5, 6, Taf. HH, fig. 3; *Verbr. i. G.*: In ganz Europa im Süßwasser, von der Küste ins Brackwasser vordringend, so im Randersfjord und in der Zuiderzee; *sonst. Verbr.*: Über die Verbreitung im Brackwasser außerhalb des Gebietes ist nichts bekannt; *Tiefe*: Nur in flachem Wasser; *Biotop*: Im Brackwasser bis zu einem Salzgehalt von 3 bis 4‰ (A. C. JOHANSEN).

54. *B. leachi* Sheppard [= *Bythinia l.* Shepp.]. — *Volksn.*, dän.: Den lille Kærnegl; *Gr.*: 5 bis 6 mm lg., 2,5 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 71, fig. 7, 8, Taf. HH, fig. 4; *Verbr. i. G.*: Im Süßwasser, an den Küsten ins Brackwasser vordringend; seltener als *Bithynia tentaculata*.

16. Familie *Skeneopsidae*

mit der einzigen

Gattung *Skeneopsis* Iredale 1915

und einer Art:

55. *S. planorbis* (Fabricius) [= *Skenea p.* Fabr.] (Fig. 9). — *Gr.*: Dm. 1 bis 1,5 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 74, fig. 1–3, Taf. GG, fig. 1, 1a; *Verbr. i. G.*: Helgoland, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten, Bohuslän; *sonst. Verbr.*: Spitzbergen, Island, Grönland, atlantische Küsten Europas u. Nordamerikas, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 70 m gedredgt; *Biotop*: Bei Helgoland in Gezeitentümpeln des Felswatts zwischen *Cladophora*, *Pylaiella*, *Ectocarpus*, *Plocamium*- und *Polysiphonia*-Rasen, zusammen mit *Rissoa inconspicua* und *Zippora membranacea* sowie dem Opisthobranchier *Limapontia capitata* Müller (nach LINKE).

17. Familie *Homalogyridae*.

Gattung *Homalogyra* Jeffreys 1867

mit 2 Arten:

56. *H. atomus* (Philippi) (Fig. 68). — *Gr.*: 1,1 bis 1,5 mm Dm.; *Abb.*: F. & H., Taf. 73, fig. 7–9 (als *Skenea nitidissima*); *Verbr. i. G.*: Helgoland, brit. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste bis Bohuslän, W-Kattegat, Kieler Bucht (REMANE); *sonst. Verbr.*: Atlantische Küsten Europas, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 20 m; *Biotop*: Oberer Abschnitt der Laminarienzzone, nahe der Niedrigwassergrenze.

57. *H. rota* (Forbes & Hanley). — *Gr.*: 1 bis 1,25 mm; wohl die kleinste bisher bekannte prosobranchiate Schnecke!; *Abb.*: F. & H., Taf. 73, fig. 10; Taf. 88, fig. 1, 2; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste, sonst sicher nur an der Küste Bohuslans; *sonst. Verbr.*: Atlantische Küsten Europas, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 20 m.

18. Familie *Truncatellidae*.

In Betracht kommt allein die

Gattung *Truncatella* Risso 1826

und die Art:

58. *T. truncata* (Montagu) [= *T. truncatula* Drap., *T. montagu* Forbes & Hanley] (Fig. 6). — *Gr.*: 5 mm lg., 2 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 99, fig. 1 (als *Truncatella montagu*), Taf. FF, fig. 10; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste (lebende Exemplare nicht mit Sicherheit nachgewiesen); *sonst. Verbr.*: Brit. W-Küsten, atlantische Küsten Europas, Mittelmeer, Kanaren; *Tiefe*, *Biotop*: Amphibische Strandform, lebt ähnlich wie die Littorinen am Rande der Hochwasserzone, kann aber auch im Wasser untergetaucht leben, mit Vorliebe unter Steinen, lieb Brackwasser; *Bemerk.*: Eine südliche Form.

19. Familie *Assimineidae*

mit der einzigen

Gattung *Assiminea* (Leach) Fleming 1828

und der Art:

59. *A. grayana* Leach [= *Assiminia g.* Jeffreys] (Fig. 66, 67). — *Gr.*: 6 bis

7 mm lg., 4 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 71, fig. 3, 4, Taf. HH, fig. 6; Verbr. i. G.: Watt der Deutschen Bucht, dän. u. holländ. Küsten, brit. O-Küste, jedoch genauere Verbreitung noch unbekannt; Ostsee?; sonst. Verbr.: Brackwasser der engl. Küsten (Themsemündung); Biotop: Brackwassertümpel oberhalb der Hochwasserlinie, in Gemeinschaft mit der opisthobranchiaten Nacktschnecke *Alderia modesta* den diatomeenreichen Schlick abweidend (nach briefl. Mitt. H. SCHÜTTES); mit Vorliebe über dem Wasserspiegel.

20. Familie *Lacunidae*

mit der einzigen

Gattung *Lacuna* Turton 1827.

Schlüssel der Arten.

- | | |
|--|------------------------|
| a. Windungen fast in einer Ebene liegend, letzte ohrförmig erweitert | b. |
| — Windungen getürrt, letzte nicht ohrförmig erweitert | c. |
| b. Mündungsrand erreicht die Höhe des Apex | <i>L. pallidula</i> . |
| — Mündungsrand erreicht die Höhe des Apex nicht | <i>L. puteolus</i> . |
| c. Schale glatt, ohne markierte Anwachsstreifen | <i>L. divaricata</i> . |
| — Schale skulptiert, mit deutlich abgesetzten Anwachsstreifen | <i>L. crassior</i> . |

60. *L. crassior* (Montagu). — Gr.: 10 mm lg., 3,5 bis 4 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 72, fig. 5, 6; Verbr. i. G.: Brit. O-Küste, Orkneys u. Shetlands; sonst. Verbr.: Grönland (als *L. glacialis* Möller), Eismeerküsten, Kanal-Inseln, Normandie; Biotop: Zwischen Steinen und leeren Schalen auf sandigem, mit Detritus gemischtem Grund, von der Niedrigwasserlinie bis in beträchtliche Tiefe; Bemerk.: Eine nördliche Form.

61. *L. divaricata* (Fabricius) [= *L. vineta* Montagu]. — Gr.: 10 bis 14 mm lg., 6 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 72, fig. 10–12 (als *L. vineta*), Taf. 74, fig. 7, 8 (als *L. vineta* var. *gracilis*), Taf. 86, fig. 6 (als *L. vineta* var. *quadrifasciata*), Taf. 86, fig. 7, 8 (als *L. vineta* var. *labiosa*), Taf. GG, fig. 4 (als *L. vineta*); M. & M., Taf. bei p. 24, fig. 1–7; Verbr. i. G.: Helgoland, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten, Kattegat (mit Ausnahme des SW-Teiles), Limfjord, Bohuslän, Sund, Kieler Bucht, mecklenburgische Küste; sonst. Verbr.: Grönland, Island, Färøer, Weißes Meer, Kanal, atlant. Küsten Frankreichs (doch hier bereits selten) u. Nordamerikas; Tiefe: Von der Strandlinie bis in etwa 20 m Tiefe; Biotop: An Algen, Tangen und Seegras der Tidenregion, doch auch tiefer auf steinigem und kiesigem Grund; im Gullmarfjord in den durch *Ceramium*, *Polysiphonia brodiaei*, *Chordaria* und *Zostera* gekennzeichneten Gemeinschaften in 0,5 bis 5 m Tiefe (GISEN); in der Zuiderzee bis 20⁰/₀₀ Salzgehalt; Bemerk.: Nördliche Form.

62. *L. puteolus* Turton [= *L. parva* (da Costa)]. — Gr.: 5 mm lg., 5 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 72, fig. 7–9, Taf. 74, fig. 9; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten, norweg. u. schwed. Küsten bis Bohuslän; sonst. Verbr.: Kanal-Inseln, Küste Europas; Biotop: An Algen, vor allem *Chondrus crispus* und *Nitophyllum laciniatum*, an der Niedrigwassergrenze.

63. *L. pallidula* (da Costa) [= *Nerita pallidulus* da Costa]. — Gr.: Starker Geschlechtsdimorphismus, ♀: 8 bis 10 mm, ♂: 2 bis 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 62, fig. 1, 2, Taf. 62, fig. 3, 4 (letztere als *L. patula*); Verbr. i. G.: Helgoland, brit. O-Küste, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste, Kattegat (mit Ausnahme des SW-Teiles), Limfjord, Bohuslän, Sund, S-Küste Fünens, Kieler Bucht, Neustädter Bucht; sonst. Verbr.: Spitzbergen, Island, Grönland, atlant. Küsten Frankreichs u. Nordamerikas; fehlt an der holländ. Küste; Tiefe: Von der Niedrigwassergrenze bis etwa 15 m; Biotop: Laminarien und andere Algen; Bemerk.: Ob *Lacuna puteolus* und *L. pallidula* wirklich zwei als Arten zu trennende Formen sind, müßte erst noch durch eingehendere Untersuchungen festgestellt werden; es scheinen gleitende Übergänge vorhanden zu sein (MEYER & MÖBIUS), und gelegentlich sind schon junge Exemplare von *L. pallidula* als solche von *L. puteolus* beschrieben worden.

21. Familie *Littorinidae*

mit der einzigen

Gattung *Littorina* Férussac 1821.

Schlüssel der Arten (vgl. Fig. 206!).

- | | |
|--|----------------------|
| a. Schale kegelförmig, mit spitzem Apex | b. |
| — Schale kugelförmig, mit stumpfem Apex (Fig. 206 A) | <i>L. obtusata</i> . |
| b. Schale erwachsener Tiere selten höher als 11 bis 12 mm; Tiere meist oberhalb der Hochwasserlinie lebend | c. |
| — Schale erwachsener Tiere höher als 11 bis 12 mm (Fig. 206 B); Tiere meist unterhalb der Hochwasserlinie lebend; Laich planktonisch ⁵ (Fig. 169) | <i>L. littorea</i> . |

c. Schale mit deutlich gewölbten Windungen (Fig. 206 D); lebendgebärend (Fig. 178)

— Schale mit wenig gewölbten Windungen (Fig. 206 C); Laich planktonisch⁷⁾ (Fig. 170)

64. *L. obtusata* (Linné) [= *L. littoralis* Linné]. — *Volksn.*, holländ.: stompe alikruik; *Gr.*: 13 mm hoch; *Abb.*: F. & H., Taf. 84, fig. 3–7 (als *L. littoralis*), Taf. 86, fig. 2–3 (als *L. fabalis*); M. & M., Taf. bei p. 14, fig. 6–11; *Verbr. i. G.*: An allen Nordseeküsten, Helgoland, Kattegat, Limfjord, Sund, Flensburger, Kieler, Neustädter Bucht; *sonst. Verbr.*: Vom Weißen Meer und Island bis nach den Azoren, im Mittelmeer bei Malaga u. Korsika; *Tiefe, Biotop*: Gezeitenzone; von den drei *Littorina*-Arten am tiefsten gehend, mit Vorliebe auf *Fucus serratus*, im Brackwasser bis 19‰; *Bemerk.*: Sehr zu Varietätenbildung neigend.

65. *L. saxatilis* (Oliv.) — *Volksn.*, holländ.: ruwe alikruik; *Gr.*: 10 bis 11 mm lg., 8 bis 9 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 83, fig. 1–3, 5–7, Taf. 83, fig. 4 (als *Littorina tenebrosa*), Taf. 86, fig. 1, Taf. 84, fig. 11, 12 (als *Litt. tenebrosa*); M. & M., Taf. b. p. 20, fig. 1–6 (als *Litt. tenebrosa*); *Verbr. i. G.*: Alle Nordseeküsten, Helgoland, Kattegat, Limfjord, Sund, Kieler Bucht, Ostsee bis W-Küste Rügens; *sonst. Verbr.*: Spitzbergen, atlant. Küsten Europas u. Nordamerikas; *Tiefe, Biotop*: Innerhalb der Gezeitenzone am weitesten nach oben vordringend unter den 4 Arten; lebt oberhalb der Hochwassergrenze am Gestein, mit Vorliebe in feuchten Vertiefungen; *Bemerk.*: Eine äußerst variable Form, bei der eine Reihe von Subspecies unterschieden werden können. Die häufige subspec. *tenebrosa* (Mont.) geht nach LINKE bis zu 2 m über die Hochwasserlinie, während die typische *saxatilis* von der Mittelwasserlinie an bis dicht unter die Hochwasserlinie vorkommt. Ferner gehören hierhin die Formen: *jugosa* (Montagu), *patula* Thorpe, *sulcata* Leach (= *nigrolineata* Gray), *rudis* (Maton); eine grönländische Form, *groenlandica* Menke (= *similis* Jeffreys), wird bis 20 mm hoch.

66. *L. neritoides* (Linné). — *Gr.*: 5 bis 6 mm lg., 4 bis 5 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 84, fig. 1, 2; *Verbr. i. G.*: Vermutlich an den meisten Nordseeküsten vorkommend, aber wegen ihrer Ähnlichkeit mit gewissen Subspecies von *L. saxatilis* übersehen. Bei Helgoland, nach LINKE, fehlend; *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten, Mittelmeer, Kanaren; *Biotop*: Wie 65; *Bemerk.*: Durch die Auffindung des planktonischen Geleges (LINKE, LEBOUR: vgl. Fig. 170) ist die Existenz der Art jetzt sicher erwiesen.

67. *L. littorea* (Linné). — *Volksn.*, helgoländ.: hölkers, engl.: periwinkle (allgem.), couvins (Scarborough), pinpatches (Suffolk), wilks (Shetlands), schwed.: pupunge, franz.: vignot, bigourneau, breton.: brélin, holländ.: alikruik of kreukel; *Gr.*: Bis 20 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 83, fig. 8, 9; M. & M., Taf. bei p. 14, fig. 1–5; *Verbr. i. G.*: Alle Nordseeküsten; in der Ostsee bis vor Malmö, Kjöge und bis zur O-Küste von Bornholm und Rügen; *sonst. Verbr.*: Weißes Meer (nördliche Verbreitungsgrenze, auf Spitzbergen fehlend), Grönland, atlant. Küsten Europas u. N-Amerikas; *Tiefe*: Von der Tidenregion bis etwa 15 m; *Biotop*: Gezeitenzone an *Fucus*, Stein- und Pfahlwerk, aber auch im Schlick des Watts und dort als einzige der 4 Arten; mit Vorliebe über dem Wasserspiegel, geht aber nicht so hoch wie *L. saxatilis*; *Bemerk.*: Auch diese Art ist sehr variabel und bildet wohl gekennzeichnete Standortsformen; sie ist ausgesprochen euryök.

22. Familie Turritellidae

mit der einzigen

Gattung *Turritella* Lamarck 1799

und einer Art:

68. *T. communis* Lamarck [= *T. terebra* (Linné)]. — *Volksn.*, deutsch: Turmschnecke, holl.: penhoren; *Gr.*: Bis 50 mm lg., bis zu 19 Windungen; *Abb.*: F. & H., Taf. 89, fig. 1–3, Taf. JJ, fig. 4, 4a; *Verbr. i. G.*: Deutsche Bucht bei Helgoland, holländ. Küste (Terschellingbank), Doggerbank, O-Küste Englands, norweg. S- u. W-Küsten, Kattegat, schwed. W-Küste S bis Kullen; *sonst. Verbr.*: W-Küste Großbritannien u. Irlands, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 200 m; *Biotop*: Auf schlackigen Gründen; in der *Venus-gallina*-Gemeinschaft manchmal massenhaft auftretend (Ford).

23. Familie Caecidae

mit der einzigen

Gattung *Caecum* Fleming 1824.

Schlüssel der beiden Arten.

a. Schale geringelt, undurchsichtig *C. imperforatum*.
— Schale glatt, durchscheinend *C. glabrum*.

⁷⁾ Hält man während der Laichzeit eine Anzahl Tiere der betreffenden Arten in einem kleinen Aquarium, so lassen sich die Gelege leicht gewinnen, wenn man das Wasser durch ein Planktonsieb gießt.

69. *C. glabrum* (Montagu). — Gr.: 2,5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 69, fig. 5; Verbr.: i. G.: Helgoland, dän. Küsten, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. W-Küsten, Bohuslän; sonst: Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 20 bis 150 m; Biotop: Rotalgazone; bei Helgoland zahlreich auf dem *Amphioxus*-Grund der Tiefen Rinne.

69a. *C. imperforatum* (Kammacher) [= *C. trachea* Montagu]. — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 69, fig. 4, Taf. KK, fig. 1a–c (als *C. trachea*); Verbr. i. G.: Engl. O-Küste (Yorkshire); sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Mittelmeer, Kanaren. Kuba; Tiefe: Bis 15 m; Bemerk.: Im Gebiet überall selten!

24. Familie *Certhiidae*.

Bestimmungstabelle der Gattungen.

- | | |
|--|------------------------------|
| a. Schale rechtsgewunden | b. |
| — Schale linksgewunden | <i>Triphora.</i> |
| b. Augen beim kriechenden Tier am Grunde der Fühler außerhalb | <i>Cerithiella, Bittium.</i> |
| — Augen beim kriechenden Tier am Grunde der Fühler innerhalb | <i>Cerithiopsis.</i> |

1. Gattung *Triphora* Blainville 1828

mit nur einer Art:

70. *T. perversa* (Linné) [= *Triforis* p. (L.), *Cerithium perversum* (L.), *C. adersum* (Montagu)]. — Gr.: 4,5 (Kieler Bucht) bis 8 mm lg.; Abb. f. H. & H., Taf. 91, fig. 5, 6; M. & M., Taf. bei p. 44, fig. 7—14; *Verbr.* i. G.: Brit. O-Küste (Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küste, Bohuslän, SW-Kattegat, Seeland, Kieler Bucht; *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten Europas, Madeira, Kanaren, Mittelmeer: *Tiefe*: Bis etwa 200 m; *Biotoip*: In der Kieler Bucht auf Algen.

2. Gattung *Cerithiella* Verrill 1882

mit

71. *C. metula* (Lovén) [= *Lovénella* m. (Lov.), *Newtoniella metula* (Lov.), *Cerithium* m. Lov., *C. nitidum* Forbes]. — Gr.: 7.5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 91, fig. 3, 4; *Verbr. i. G.*: Shetlands, norweg. Küste (Bergen bis Öxfjord); *sonst. Verbr.*: N-Amerika; *Tiefe*: Bis etwa 250 m.

3. Gattung *Bittium* (Leach) Gray 1847

wieder mit nur einer Art:

72. *B. reticulatum* (da Costa) [= *Cerithium r.* da Costa] (Fig. 8). — Gr.: 9 bis 12 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 91, fig. 1, 2, Taf. JJ, fig. 2; Verbr.: i. G.: Deutsche Bucht, Doggerbank, O.-Küste Englands (Yorkshire), norweg. Küsten, Kattegat, Limfjord, Sund, dän. Inseln, Kieler Bucht, Travemünder Bucht? (leere Schalen); sonst. Verbr.: Von den Lofoten bis zu den Kanaren, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer, Schwarzes Meer; Tiefe: Bis 250 m; Biotop: Laminarienzone.

4. Gattung *Cerithiopsis* Forbes & Hanley 1849

mit 2 Arten:

73. *C. tubercularis* (Montagu). — Gr.: 5 bis 6 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 91, fig. 7, 8, Taf. OO, fig. 1, 2; Verbr.: i. G.: O-Küste Englands (Yorkshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. W-Küste (Löken); sonst. Verbr.: W-Küste Englands, Kanal, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer, Azoren; Tiefe: 20 bis 100 m; Biotop: Unter Steinen, Laminarienzone.

74. *C. costulata* (Möller) [= *Eumetula arctica* (Mörch)]. — Gr.: 8 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Taf. 81, fig. 6; Verbr. i. G.: Shetlands, norweg. Küste, schwed. Küste (Väderöarne); sonst. Verbr.: Grönland, Island; Tiefe: Bis etwa 200 m; Biotop: Größere Tiefen (150 m) in feinem, schlickigem Sand; Bemerk.: Eine nördliche Form.

25. Familie *Scalidae*

mit der einzigen

Gattung *Scala* Bruguière 1792

(Syn.: *Scalaria* Lamarck 1801)

mit 4 Arten:

75. *S. turtonis* (Turton) [= *Scalardia turtonae* (Turton), *Clathrus turtonis* (Turton), *Scalardia tenuicosta* Michaud]. — Gr.: 30 bis 40 mm lg., 10 bis 15 mm br.;

Abb.: F. & H., Taf. 70, fig. 1, 2; *Verbr. i. G.*: Holländ. Küste (Ameland, Zandvoort), brit. O-Küsten (Scarborough, Aberdeen), Doggerbank, norweg. Küste (Bergen), Kattegat N von Läsö, Bohuslän; *sonst. Verbr.*: Brit. W-Küsten, atlant. Küsten Europas, Madeira, Mittelmeer; *Tiefe*: 1.5 bis 15 m.

76. *S. clathrus* (Linné) [= *S. communis* (Lamarck), *Scalaria comm.* Lam.] (Fig. 31). — *Volksw.*, deutsch: Unechte Wendeltreppe, holl.: wendeltrap; *Gr.*: 30 bis 40 mm lg., 10 bis 15 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 70, fig. 9, 10; *Verbr. i. G.*: Deutsche Bucht (Helgoland, Pümpgrund der Tiefen Rinne, Austernbank), Doggerbank, holländ. Küste, engl. O-Küste (Scarborough), norweg. Küsten, Kattegat, Bohuslän; *sonst. Verbr.*: Von Finnmarken an den atlant. Küsten bis zu den Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe*: 15 bis 70 m.

77. *S. trevelyana* (Leach in: JOHNSTON) [= *Scalaria t.* (Leach)]. — *Gr.*: 20 bis 25 mm lg., 8 bis 10 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 70, fig. 7, 8, Taf. FF, fig. 1–3; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küsten (Yorkshire, Scarborough, Moray Firth, Firth of Forth), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten (Christiansund, Oslofjord), schwed. Küste bis Bohuslän, Kattegat N von Läsö; *sonst. Verbr.*: Brit. W-Küsten, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; *Tiefe*: 25 bis 200 m.

78. *S. clathratula* (Kammacher) [= *Scalaria c.* (Adams)]. — *Gr.*: 15 bis 18 mm lg., 5 bis 6 mm br.; *Abb.*: F. & H., Taf. 70, fig. 3, 4; *Verbr. i. G.*: Helgoland, brit. O-Küste, Orkneys u. Shetlands; bisher an der norweg. Küste und im Kattegat nicht nachgewiesen; *sonst. Verbr.*: W-Küsten Großbritanniens, atlant. Küsten Europas. Mittelmeer; *Tiefe*: 7 bis 130 m; *Biotop*: Bei Helgoland im Pümpgrund der Tiefen Rinne nach HEINCKE „nicht selten“, aber in den letzten Jahren nicht gefunden.

26. Familie Aclididae

mit den 4 Gattungen *Graphis*, *Aclis*, *Pherusina* und *Cima*.

1. Gattung *Graphis* Jeffreys 1867

(Syn.: *Cioniscus* Jeffreys 1869)

nur mit:

79. *G. albidia* (G. Adams) [= *C. unicus* (G. Ads.), *Aclis unica* (Montagu)]. — *Gr.*: 2 bis 3 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 90, fig. 4, 5; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste (Moray Firth, Northumberland, Durham, Yorkshire, Scarborough), skandinav. Küsten?, Limfjord; *sonst. Verbr.*: Brit. W-Küsten, Kanal, atlant. Küsten Europas; *Tiefe*, *Biotop*: An der Niedrigwassergrenze, auf schlickigem Boden, „that had an offensive odour“ (JEFFREYS).

2. Gattung *Aclis* Lovén 1846

mit 3 Arten:

80. *A. ascaris* (Turton) (Fig. 61). — *Gr.*: 4 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 88, fig. 8; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küsten (Yorkshire, Aberdeenshire, Scarborough), O der Shetlands, norweg. Küste (Bergen), Kattegat (SW-Teil); *sonst. Verbr.*: Brit. W-Küsten, Kanal, atlant. Küste Frankreichs; *Tiefe*: Bis 150 m.

81. *A. minor* (Brown) [= *A. supranitida* (S. Wood)] (Fig. 62). — *Gr.*: 6 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 90, fig. 2, 3; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste (Aberdeenshire), norweg. Küste?, schwed. Küste (Bohuslän), Kattegat; *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten Europas, Madeira, Mittelmeer; *Tiefe*: 15 bis 36 m.

82. *A. walleri* (Jeffreys). — *Gr.*: 3 mm lg.; *Abb.*: JEFFREYS Bd. 5, Taf. 72, fig. 4; *Verbr. i. G.*: O-Küste der Shetlands, norweg. Küste (Molde); *sonst. Verbr.*: Mittelmeer (Sizilien); *Tiefe*: 130 m.

3. Gattung *Pherusina* Norman 1888

nur mit einer Art:

83. *Ph. gulsonae* (Clark) [= *Aclis g.* (Clark)]. — *Gr.*: 4 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 132, fig. 6; *Verbr. i. G.*: Südliche Abschnitte der O-Küste Englands (Clacton), Shetlands; *sonst. Verbr.*: ?; *Tiefe*, *Biotop*: „Coralline zone“ JEFFREYS; *Bemerk.*: Selten.

4. Gattung *Cima* Chaster 1898

wieder mit nur einer Art:

84. *C. minima* (Jeffreys) [= *Odostomia m.* Jeffr.]. — *Gr.*: 1.5 mm lg.; *Abb.*: JEFFREYS, Bd. 5, Taf. 72, fig. 6; *Verbr. i. G.*: O-Küsten der Shetlands (Lerwick-Sound); *sonst. Verbr.*: S-England (Falmouth), Kanal-Inseln (Guernsey); *Tiefe*: ?; *Biotop*: An den Wurzeln von Laminarien (JEFFREYS); *Bemerk.*: Selten oder ihrer Kleinheit wegen häufig übersehen.

27. Familie *Melanellidae* (= *Eulimidae*).

Schlüssel der Gattungen.

- a. Schlundkopf enthält eine Radula mit zahlreichen sehr kleinen, etwas gebogenen, spitzen Zähnnchen und Drüsenbildungen. *Strombiformis*.
— Schlundkopf ohne Radula *Eulima*.

1. Gattung *Eulima* Risso 1826 (Syn.: *Melanella* Bowdich 1822)

mit 3 Arten:

85. *Eu. alba* (da Costa) [= *Eu. polita* (Linné)]. — Gr.: 15 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 92, fig. 1, 2. Taf. KK, fig. 3a, 3b; Verbr. i. G.: 8 sm NW von Helgoland (KOBELT), Doggerbank, O-Küste Englands (Yerkschire), norweg. Küste; sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Tiefe: 12 bis 90 m; Biotop: Schlickiger Sand und sog. *Amphiozus*-Grund.

86. *Eu. intermedia* Cantraine [= *Balcis lubrica* (Monterosato), *Eu. nitida* Forbes]. — Gr.: 10 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Taf. 77, fig. 4; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Coquet- u. Berwick-Bay), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten?, Kattegat; sonst. Verbr.: W- u. S-Küsten Englands, Kanal, Kanalinsele, N-Atlant. Küsten bis zu den Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 25 bis 110 m.

87. *Eu. philippi* (Rayn & Ponzi) [= *Eu. distorta* Deshayes, *Eu. gracilis* Forbes, *Balcis distorta* (Philippi), *Balcis devians* (Monterosato)]. — Gr.: 4 bis 8 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 92, fig. 4—6, Taf. KK, fig. 4 (als *Eu. distorta*); Verbr. i. G.: Orkneys u. Shetlands, wahrscheinlich auch sonst in der Nordsee verbreitet, wenn auch nicht häufig; Kattegat, Bohuslän; sonst. Verbr.: Kanal, atlant. Küsten von Finnmarken bis zu den Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 18 bis 200 m; Biotop: Von der Niedrigwassergrenze bis in größere Tiefen, zwischen *Zostera* und unter Steinen, auf Sand (JEFFREYS) und zwischen Schwämmen (Plymouth Marine Fauna); nach ROSEN parasitisch in *Holothuria intestinalis*.

2. Gattung *Strombiformis* da Costa 1778

mit 3 Arten:

88. *S. stenostoma* (Jeffreys) [= *Eulima st.*]. — Gr.: 9 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Bd. 5, Taf. 77, fig. 6; Verbr. i. G.: O-Küste der Shetlands, 45 bis 50 sm SO zu O der Walsey-Klippen, in Tiefen von etwa 160 m, N-Norwegen; Tiefe: Bis etwa 160 m; Bemerk.: Es scheint sich um eine augenlose (JEFFREYS) Tiefenform zu handeln.

89. *S. bilineatus* (Alder) [= *Eulima b.* (Alder), *Leiostraca b.* (Alder), *Eu. trifasciata* (Adams)]. — Gr.: 5 bis 10 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 92, fig. 9, 10, Taf. KK, fig. 5 (als *Eu. bilineata*); Verbr. i. G.: O-Küste der Shetlands, skandinav. Küsten, auch sonst wahrscheinlich in der ganzen Nordsee verbreitet, aber nicht häufig; sonst. Verbr.: Kanal, Kanalinsele, Plymouth, atlant. Küsten Frankreichs; Tiefe: 25 bis 365 m.

90. *S. glaber* (da Costa) [= *Leiostraca g.* (da Costa), *Eulima subulata* (Donovan), *Eu. glabra* (da Costa)]. — Gr.: 14 bis 15 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 92, fig. 7, 8; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Scarborough), Orkneys u. Shetlands; sonst. Verbr.: Brit. W-Küsten, Irische See, atlant. Küsten Europas, Madeira, Mittelmeer; Tiefe: Küste bis etwa 200 m.

28. Familie *Stiliferidae*

bei uns vertreten durch

Gattung *Pelseneeria* Koehler & Vaney 1908

mit einer Art:

91. *P. stylifera* (Turton) [= *Rosénia s.* (Turt.), *Stilifer stylifer* (Turt.), *S. turtoni* Broderip, *Turtonia stylifera* Turt.) (Fig. 55). — Gr.: 3 bis 4 mm lg., 1.5 bis 2 mm br.; Abb.: F. & H., Taf. 90, fig. 8, 9, Taf. OO, fig. 5 (als *S. turtoni*); Verbr. i. G.: An Seeigeln, vermutlich im ganzen Gebiet, die Ostsee ausgenommen; Nachweise von Yorkshire, Scarborough, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten, Kattegat N von Läsö; sonst. Verbr.: Vermutlich an den atlant. Küsten Europas bis zu den Kanaren; Biotop: Nur auf lebenden Seeigeln, zwischen deren Stacheln lebend; bisher gefunden bei: *Echinus esculentus*, *E. saxatilis*, *Strongylocentrotus dröbachiensis*, *E. neglectus*, *Paracentrotus lividus* (?).

29. Familie *Entoconchidae*.

In Betracht kommt für uns nur die

Gattung *Enteroxenos* Bonnevie 1902

mit der einzigen Art:

92. *E. östergreni* Bonnevie (Fig. 211, 212). — Gr.: Geschlechtsreif 6 bis 8 cm lg., 4 bis 5 mm dick; Abb.: BONNEVIE⁸, Taf. 37, fig. 1—5; Verbr. u. Biotop: Oslofjord, Bergen und andere Orte der norweg. Küste; in der Leibeshöhle von *Stichopus tremulus*.

30. Familie *Pyramidellidae*.

Zahlreiche Arten und Gattungen der artenreichen Familie sind auf Grund konchyliologischer Befunde aufgestellt worden. Es besteht kein Zweifel, daß eine vergleichend-anatomische Bearbeitung, die sehr erwünscht wäre, an der systematischen Auffassung manches ändern würde. Vergleichende Untersuchungen an einem größeren Material würden im übrigen wahrscheinlich auch dazu führen, manche Arten als Lokalrassen zu erkennen. Die folgende, literarisch gewonnene Liste ist also unter diesen Voraussetzungen zu bewerten.

Übersicht der Gattungen.

a. Arten mit deutlicher Spindelfalte („Zahn“)

Odostomia, *Jordaniella*, *Brachystomia*.

b. Arten mit nur schwach ausgeprägter (Fig. 56) oder gelegentlich fehlender Spindelfalte *Parthenina*, *Partidula*.

c. Arten ohne Spindelfalte

Liostomia, *Evalea*, *Noemiamea*, *Pyrgiscus*, *Turbonilla*, *Eulimella*.

1. Gattung *Odostomia* Fleming 1817

mit 6 Arten:

93. *O. lukisi* Jeffreys. — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Bd. 5, Taf. 73, fig. 2; Verbr. i. G.: Doggerbank, Shetlands; sonst. Verbr.: ?; Tiefe: 18 bis 45 m.

94. *O. conoidea* (Brocchi). — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 95, fig. 4; Verbr. i. G.: Doggerbank, Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten von Hammerfest bis Götting; sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 16 bis 150 m.

95. *O. umbilicaris* (Malm). — Gr.: 3.5 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Bd. 5, Taf. 73, fig. 7; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. W-Küste (Eggers Bank), schwed. W-Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: ?; Tiefe: 20 bis 270 m; Biotop: Bei Bohuslän in etwa 20 m Tiefe zusammen mit *Mytilus adriaticus* (nach JEFFREYS).

96. *O. acuta* Jeffreys. — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Bd. 5, Taf. 73, fig. 8; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire, Aberdeenshire), Doggerbank, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste, schwed. Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Teneriffa; Tiefe: 20 bis 55 m.

97. *O. conspicua* Alder. — Gr.: 7.5 mm; Abb.: F. & H., Taf. 95, fig. 6; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, schwed. Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Tiefe: 18 bis 36 m; Biotop: „Corallina-Zone“ (JEFFREYS).

98. *O. unidentata* Montagu. — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 95, fig. 7, 8; Verbr. i. G.: Engl. O-Küsten (Yorkshire), Doggerbank, norweg. Küsten, schwed. W-Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: Alle engl. Küsten, atlant. Küste Frankreichs; Tiefe: 18 bis 90 m; Biotop: Unter Steinen an der Niedrigwassergrenze von Springtiden, *Laminaria*- und *Corallina*-Zone, an alten Austerschalen und an *Pecten maximus* (JEFFREYS); Bemerk.: *O. turrita* Hanley (Abb.: F. & H., Taf. 95, fig. 9) ist vermutlich eine Varietät dieser Art.

⁸) BONNEVIE, KRISTINE: *Enteroxenos östergreni*, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode; in: Zool. Jahrb., (Anat.), Bd. 15; 1902.

2. Gattung *Jordaniella* Chaster 1898(Syn.: *Jordanula* Chaster 1901)

mit 2 Arten:

99. *J. nirova* (Montagu) [= *Odostomia n.* Mont., *O. cylindrica* Forbes & Hanley]. — Gr.: 2 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 96, fig. 7 (als *O. cylindrica*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Scarborough, Aberdeenshire, Yorkshire, Moray Firth); sonst. Verbr.: W- u. S-Küsten Englands u. Irlands, Kanal, Kanalinseln; Tiefe: ?; Biotop: Oberer Abschnitt der *Laminaria*-Zone.

100. *J. truncatula* (Jeffreys) [= *Odostomia t.* Jeffr.]. — Gr.: 5.5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 96, fig. 8 (als *O. truncatula*); Verbr. i. G.: Engl. O-Küste (Yorkshire); sonst. Verbr.: Engl. S-Küste, Kanal; Tiefe: Bis 36 m.

3. Gattung *Liostomia* G. O. Sars 1878(Syn.: *Cremula* Iredale 1915)

nur mit einer Art:

101. *L. clavula* (Lovén) [= *Odostomia c.* (Lov.), *Eulimella c.* (Lov.)] (Fig. 57). — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 98, fig. 8 (als *Eulimella clavulus*); Verbr. i. G.: Engl. O-Küste?, schwed. W-Küste; sonst. Verbr.: Engl. S- u. W-Küsten; Tiefe: 10 bis 90 m; Biotop: Schlickiger Sand, Schlick, zusammen mit *Pennatula*.

4. Gattung *Brachystomia* Monterosato 1884(Syn.: *Zastoma* Iredale 1915)

mit 2 Arten:

102. *B. rissoides* (Hanley) [= *Odostomia scalaris* Macgillivray, *O. rissoides* Hanley] (Fig. 209). — Abb.: F. & H., Taf. 96, fig. 4 (als *O. rissoides*), Taf. 94, fig. 7, (als *O. nitida* var.?), Taf. 96, fig. 5 (als *O. rissoides* var. *albella*); Verbr. i. G.: Dän. Küsten, brit. O-Küsten, Shetlands, norweg., schwed. Küsten (Bohuslän); sonst. Verbr.: Engl. S- u. W-Küsten, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Biotop: Untere Bezirke der Strandzone: Laminarienzonen; als Parasit an *Mytilus*.

103. *B. ambigua* (Maton & Rackett) [= *Odostomia a.* Mat. & Rack., *O. eulimoides* Hanley, *O. pallida* (Montagu)]. — Gr.: 4 bis 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 95, fig. 1, 2 (als *O. eulimoides*), fig. 3 (als var. *crassa*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küste?, Shetlands, norweg., u. dän. Küsten, schwed. Küsten (Göteborg, Bohuslän); sonst. Verbr.: Irische Küsten, W-Küsten Englands, Kanal, atlant. Küsten Frankreichs u. Ibers, Mittelmeer; Tiefe: 20 bis 130 m; Biotop: An den „Ohrchen“ von *Pecten opercularis* und *P. maximus* (höchst wahrscheinlich als Kommensalen oder Parasiten! ANKEL).

5. Gattung *Evalea* A. Adams 1860(Syn.: *Auriculina* Gray 1847, *Ondina* Folin 1870)

mit 3 Arten:

104. *E. divisa* (J. Adams) [= *Odostomia insculpta* (Montagu)]. — Gr.: 3.5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 96, fig. 6 (als *O. insculpta*); Verbr. i. G.: Engl. O-Küste, norweg. Küste (Oslofjord), SW-Schweden (Kullen, Göteborg); sonst. Verbr.: Lofoten, engl. W-Küsten; Tiefe: 18 bis 180 m.

105. *E. diaphana* (Jeffreys) [= *Odostomia d.* Jeffreys]. — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: JEFFREYS, Bd. 5, Taf. 74, fig. 5; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands; sonst. Verbr.: S-engl. Küsten, Hebriden; Tiefe: 20 bis 90 m; Biotop: „*Corallina*-Zone“ (JEFFREYS).

106. *E. obliqua* (Alder) [= *Odostomia o.* Alder]. — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 96, fig. 6; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Tynemouth, Aberdeenshire, Yorkshire), Orkneys u. Shetlands, S-Schweden (Löken); sonst. Verbr.: Engl. u. irische W-Küsten, Kanal, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Tiefe: Bis 36 m.

6. Gattung *Noemiamea* (Folin) Hoyle 1886(Syn.: *Noemia* Folin 1872 nec Pasco 1857, *Oda* Monterosato 1901)

mit nur einer Art:

107. *N. dolioliformis* (Jeffreys) [= *Odostomia d.* Jeffreys]. — Gr.: 2.5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 97, fig. 5 (als *O. dolioliformis*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Aberdeenshire, Yorkshire, Scarborough); sonst. Verbr.: W- u. S-Küsten Englands, Mittelmeer.

7. Gattung *Parthenina* Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus 1883

mit 4 Arten:

108. *P. decussata* (Montagu) [= *Odostomia d.* (Mont.), *Chrysallida d.* (Mont.)]. — Gr.: 3.5 bis 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 97, fig. 6, 7; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Moray Firth), Orkneys u. Shetlands; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten.

109. *P. indistincta* (Montagu) [= *Odostomia i.* (Mont.)]. — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 94, fig. 2, 3; Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire), Doggerbank, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten (Oslofjord), schwed. W-Küste (Bohuslän), Kattegat; sonst. Verbr.: Brit. S. u. W-Küsten, atlant. Küsten Europas, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 7 bis 110 m.

110. *P. obtusa* (Brown) [= *P. interstincta* (Mont.), *Odostomia i.* (Mont.)]. — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 97, fig. 1; Verbr. i. G.: Dän. Küsten, engl. O-Küste (Yorkshire), Doggerbank, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten (Bohuslän), Kattegat, Limfjord; sonst. Verbr.: Im ganzen N-Atlantik, von den Lofoten bis zur Fynenhalbinsel, Mittelmeer; Tiefe: 5 bis 90 m; Biotop: Laminarienzone, zwischen Steinen und in Felstümpeln.

111. *P. eximia* (Jeffreys) [= *Odostomia e.* (Jeffreys)]. — Gr.: 2 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 90, fig. 1 (als *Rissoa e.*); Verbr. i. G.: In tiefem Wasser O der Shetlands, norweg. Küsten (Oxfjord, Bergen, Oslofjord); sonst. Verbr.: Hebriden, W-Küsten Englands; Tiefe: In 110 m.

8. Gattung *Partidula* Schaufuss 1869

(Syn.: *Spiralina* Chaster 1898, *Spiralinella* Chaster 1901)

nur mit einer Art:

112. *P. spiralis* (Montagu) [= *Odostomia s.* (Mont.), *Chrysallida s.* (Mont.)] (Fig. 56). — Gr.: 3 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 97, fig. 2, Taf. FF, fig. 8, 9 (als *Odost. spiralis*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire), Doggerbank, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. W-Küste, Kattegat; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar; Tiefe: 15 bis 75 m.

9. Gattung *Miralda* A. Adams 1864

(Syn.: *Lia* Folin 1870, *Ividia* Dall & Bartsch 1904, *Ividella* Dall & Bartsch 1909)

wieder mit nur einer Art:

113. *M. excavata* (Philippi) [= *Odostomia e.* (Phil.)]. — Gr.: 4 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 97, fig. 3, 4; Verbr. i. G.: Engl. O-Küste (Yorkshire); sonst. Verbr.: Engl. W-Küste, Kanal, atlant. Küsten Frankreichs u. Iberiens, Mittelmeer; Tiefe: 9 bis 36 m; Biotop: „Corallina-Zone“ (JEFFREYS).

10. Gattung *Pyrgiscus* Philippi 1841

(Syn.: *Pyrgostelis* Monterosato 1884, *Pyrgisculus* Mont. 1884)

mit 2 Arten:

114. *P. scalaris* (Philippi) [= *Odostomia s.* (Phil.), *Chemnitzia s.* Phil., *Turbonilla jeffreysii* (Forbes & Hanley)]. — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 94, fig. 5, Taf. FF, fig. 5 (als *Chemnitzia s.*), F. & H., Taf. 94, fig. 6, Taf. FF, fig. 6 (als *Ch. rufescens*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: W- u. S-Küsten Englands, Kanal, atlant. Küsten bis Gibraltar, Mittelmeer, N-Amerika, atlant. Küsten (Massachusetts, Neu-England); Tiefe: 5 bis 100 m; Biotop: „Corallina-Zone“ (JEFFREYS).

115. *P. rufus* (Philippi) [= *Pyrgostelis interrupta* (Totten), *Chemnitzia r.* (Phil.), *Turbonilla crenata* (Brown)]. — Gr.: 8 bis 11 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 93, fig. 3, 4, Taf. FF, fig. 4 (als *Ch. rufa*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire), Doggerbank, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: Irische See, engl. u. irische W- u. S-Küsten, atlant. Küsten bis Madeira und zu den Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 15 bis 170 m.

11. Gattung *Turbonilla* Risso 1826

mit nur einer Art:

116. *T. lactea* (Linné) [= *Odostomia l.* (L.), *Chemnitzia elegantissima* Mont.]. — Gr.: 9 bis 10 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 93, fig. 1, 2 (als *Ch. elegantissima*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten Englands (Yorkshire, Dunbar, Aberdeen), norweg. Küste, Bohuslän; sonst. Verbr.: Atlant. Küste von Tromsö bis zu den Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: Bis 90 m; Biotop: Zone des Niedrigwassers der Springtiden, *Laminaria*-Zone; Bemerk.: Eine an den brit. Küsten häufige Form.

12. Gattung *Eulimella* (Forbes) Gray 1847

mit 3 Arten:

117. *Eu. scillae* (Scacchi) [= *Chemnitzia M'Andrei* Alder, *Odostomia scillae* Scacchi]. — Gr.: 9 bis 10 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 98, fig. 5, 6 (als *Eu. Scillae*), Taf. FF, fig. 7 (als *Ch. M'Andrei*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Berwick-Bay, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten von Finnmarken bis Bohuslän; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten bis Madeira u. Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 20 bis 370 m, in den größeren Tiefen an der skandinav. Küste; Biotop: Schlickiger Sand; Bemerk.: Hierher gehört als Varietät die Form *Eu. compactilis* (JEFFREYS).

118. *Eu. commutata* (Monterosato) [= *Odostomia acicula* (Philippi), *Eu. a. Phil.*?, *Chemnitzia a. Alder*, *Eu. laevis* (Brown)]. — Gr.: 5 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 98, fig. 9, 10 (als *Eu. acicula*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire), Doggerbank, Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten bis Bohuslän, Kattegat; sonst. Verbr.: Hebriden, brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Tiefe: 18 bis 75 m; Biotop: Sand mit Schlick, in der *Corallina*-Zone; Bemerk.: Hierher gehören als Varietäten die Formen *Eu. turris*, *Eu. obeliscus* und *Eu. ventricosa*.

119. *Eu. nitidissima* (Montagu) [= *Aclis* n. Mont., *Chemnitzia n. Alder*]. — Gr.: 3 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 90, fig. 6, 7 (als *Aclis n.*); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Scarborough, Berwick, Moray Firth), Orkneys u. Shetlands, nördl. norweg. Küsten (Mangerfjord in Finnmarken), Kieler Bucht; sonst. Verbr.: Brit. u. irische W-Küsten, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Tiefe: 2 bis 55 m; Biotop: Niedrigwasserlinie zwischen *Gigartina mammosa* und *Corallina officinalis*, Sandboden.

31. Familie *Naticidae*.

Schlüssel der Gattungen (im Anschluß an NILS HJ. ODHNER).

- a. Operculum verkalkt; Nabel durch einen Callus verschlossen. *Natica*.
— Operculum nicht verkalkt, von hornartiger Beschaffenheit. b.
b. Spindelrand mit einer Verdickung (Callus) oberhalb des Nabels.
Lunatia.
— Spindelrand ohne Verdickung oberhalb des Nabels. *Amauropsis*.

1. Gattung *Natica* Scopoli 1777

mit nur einer Art:

120. *N. clausa* Enderby & Sowerby 1829. — Gr.: 10 bis 12 mm lg. (S-skandinav. ausgewachsene Stücke); Abb.: N. HJ. ODHNER, Taf. 3, fig. 1—3, 5—14, 16, 17, Taf. 5, fig. 7—14; Verbr. i. G.: Shetlands, norweg. Küsten, Skagerak, schwed. W-Küste; sonst. Verbr.: Eismeerküsten, Island, Färøer, Grönland, atlant. Küsten N-Amerikas, W-Küsten Schottlands u. Irlands, portugies. Küste, Mittelmeer; Tiefe: Von der Küste bis in größere Tiefen (1100 m an der Küste Finnmarkens).

2. Gattung *Lunatia* Gray 1847

mit 5 Arten im Gebiet vertreten.

121. *L. nitida* (Donovan) [= *Natica pulchella* Risso, *N. intermedia* Philippi, *N. alderi* Forbes]. — Volksn., holl.: glänzende tepelhoren; Gr.: 18 mm lg. (skandinav. Stücke, 7 Windungen); Abb.: F. & H., Taf. 100, fig. 2, 3, 4 (als *Natica nitida*), Taf. PP, fig. 5 (als *N. alderi*); NILS HJ. ODHNER, Taf. 4, fig. 21, Taf. 5, fig. 20; Verbr. i. G.: Deutsche Bucht, Helgoland, W-Küste Jütlands, Doggerbank, holländ. Küste, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste (Bohuslän), Skagen, Kattegat; im Limfjord fehlend; sonst. Verbr.: Lofoten und Färøer bis Afrika, alle atlant. Küsten, Mittelmeer; Tiefe: Von der Küste bis in größere Tiefen, an der irischen Küste bis 2000 m; Biotop: Sandiger und schlickiger Boden, bei Helgoland auf dem Pümpgrund der Tiefen Rinne.

122. *L. catena* (da Costa) [= *Natica c.* (da Costa), *N. monilifera* Lamarck]. — Volksn., holl.: gewone tepelhoren; Gr.: 30 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 100, fig. 1 (als *N. monilifera*), Taf. PP, fig. 6 (irrtümlich als *N. canrena*); NILS HJ. ODHNER, Taf. 4, fig. 19, 20; Verbr. i. G.: Deutsche Bucht, Helgoland, W-Küste Jütlands, Doggerbank, holl. Küste, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, schwed. W-Küste (Bohuslän), Kattegat, Skagen; nicht an der norweg. Küste; sonst. Verbr.: Brit. W-Küsten, atlant. Küsten Europas, Mittelmeer; Tiefe: 10 bis 135 m.

123. *L. montagui* (Forbes) [= *Natica m.* Forbes, *N. montacuti* Forbes]. — Gr.: 10 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 101, fig. 3, 4, Taf. PP, fig. 4; NILS HJ. ODHNER, Taf. 4, fig. 16—18, Taf. 5, fig. 21; Verbr. i. G.: Deutsche Bucht, W-Küste Jütlands, Doggerbank, holl. Küste, brit. O-Küsten (Yorkshire, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, W-Küste Schwedens (Bohuslän), Kattegat, N von Läsö, Skagen; sonst. Verbr.: Lofoten bis Gibraltar, alle atlant. Küsten, Mittelmeer; Tiefe: Von der Küste bis in große Tiefen, z. B. bis in 1400 m vor der irischen Küste (JEFFREYS).

124. *L. pallida* (Broderip & Sowerby) [= *Natica groenlandica* Möller 1842, *N. g. Beck*, *N. pusilla* (Say?) Gould]. — Gr.: 18 bis 20 mm (Tiere mit 5 Windungen von der W-Küste Schwedens); Abb.: F. & H., Taf. 100, fig. 7 (als *N. pusilla*); NILS HJ. ODHNER, Taf. 3, fig. 15, 19—37, Taf. 4, fig. 1—8, Taf. 5, fig. 16—18; Verbr. i. G.: Doggerbank, holl. Küste, brit. O-Küste (Yorkshire, Durham, Northumberland), Ork-

neys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste (Bohuslän), Kattegat; *sonst.* Verbr.: Eismeerküsten, N-Atlantik, Spitzbergen, Island, Grönland, atlant. Küsten N-Amerikas, Japan; *Tiefe:* In größerem Abstand von den Küsten, in Tiefen bis zu 2000 m; *Bemerk.:* Vorwiegend arktische Art.

125. *L. sordida* (Philippi) [= *Natica* s. Phil., *L. fusca* Blainville]. — *Gr.:* 30 mm lg.; *Abb.:* F. & H., Taf. 100, fig. 5, 8, Taf. PP, fig. 3; *Verbr. i. G.:* Doggerbank, brit. O-Küste (Dunbar, Firth of Forth, Moray Firth), Orkneys u. Shetlands; *sonst. Verbr.:* W- u. S-Küsten Englands, Kanal, atlant. Küsten bis Gibraltar, Mittelmeer; *Tiefe:* Bis 165 m; *Biotop:* Schlickiger Sand; *Bemerk.:* Ausgesprochen südliche Form.

3. Gattung *Amauropsis* Mörch 1857

mit nur einer Art:

126. *A. islandica* (Gmelin) [= *Natica helicoides* Johnston]. — *Gr.:* 20 bis 40 mm; *Abb.:* F. & H., Taf. 100, fig. 6 (als *N. Helicoides*); N. H. ODHNER, Taf. 4, fig. 29—35; *Verbr. i. G.:* Doggerbank, W-Küste Jütlands, holl. Küste, brit. O-Küsten (Scarborough, Northumberland), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste, Kattegat, O-Küste Jütlands, Kleiner Belt; nicht im Limfjord; *sonst. Verbr.:* Hebriden, N-Küste Schottlands, Färøer, Island, Spitzbergen, Grönland, Eismeerküsten, N-Amerika; *Tiefe:* Bis 120 m; *Bemerk.:* Anscheinend nicht an den brit. W-Küsten!

32. Familie *Trichotropidae*

mit der einzigen

Gattung *Trichotropis* Broderip & Sowerby 1829

und einer Art:

127. *T. borealis* Brod. & Sow. (Fig. 59, 60, 219). — *Gr.:* 11 mm lg.; *Abb.:* F. & H., Taf. 101, fig. 5, 6, Taf. JJ, fig. 1; *Verbr. i. G.:* Doggerbank bis Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste, vermutlich nicht weiter S als Bergen; *sonst. Verbr.:* W-Küste Schottlands, N- u. W-Küste Irlands, Island, Färøer, atlant. Küste N-Amerikas; *Tiefe:* 9 bis 270 m; *Bemerk.:* Ausgesprochen atlantische Form.

33. Familie *Lamellariidae*.

Schlüssel der Gattungen.

- a. Schale vom Mantel nur zum Teil bedeckt, Randplatten der Radula sichelförmig (M. & M., Taf. bei S. 42) *Velutina*.
— Schale vom Mantel völlig eingeschlossen, Randplatten der Radula fehlend (Fig. 24) *Lamellaria*.

1. Gattung *Lamellaria* Montagu 1815

(Syn.: *Marsenia* Leach 1820, *Cryptothyra* Menke 1830)

mit der Species

128. *L. perspicua* (Linné) [= *L. tentaculata* Montagu] (Fig. 41). — *Gr.:* Tier 18 bis 27 mm, Schale 11 bis 18 mm lg.; *Abb.:* F. & H., Taf. 99, fig. 8, 9, Taf. PP, fig. 1 (als *L. perspicua*) und Taf. 99, fig. 10, Taf. PP, fig. 2 (als *L. tentaculata*); N. H. ODHNER, Taf. 1, fig. 1—5; *Verbr. i. G.:* Helgoland (Tidenregion an der W-Seite, Pümpgrund der Tiefen Rinne), O-Küste Englands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste (Bohuslän); *sonst. Verbr.:* Brit. O- u. S-Küsten, atlant. Küsten von den Färøer bis zu den Azoren, Mittelmeer, N-Amerika, Kapverden, Ceylon, Philippinen, Japan, Golf von Aden; *Tiefe:* Von der Küste bis 1200 m (Azoren); *Biotop:* Unter Steinen, in Felsstümpeln an der Niedrigwasserlinie der Springtide, Laminarien-Zone und tiefer; mit Vorliebe an Synaspidien-Kolonien, in deren Mantelsubstanz auch die Gelege versenkt werden (Fig. 175); bei Helgoland (selten) im Pümpgrund der Tiefen Rinne; *Bemerk.:* Die von JEFFERIES ausgesprochene Meinung, es handle sich bei der Form *L. „depressa“* um die ♂, trifft sicher nicht zu (N. H. ODHNER); doch erscheint eine Abtrennung dieser Form als Art nicht berechtigt; vermutlich handelt es sich um eine Standortsvarietät. Das gleiche gilt vielleicht auch für die f. „*latens*“ (Müller 1776). Bemerkenswert ist, daß, nach briefl. Mitt. H. HERTLINGs, die von ihm in Helgoland gefundenen Lamellarien denen gleichen, die M. V. LEBOUR in Plymouth beobachtet und als (?) „*Lamellaria latens* (Müller)“ bezeichnet hat. Auch die *Echinospira*-Larven sind offenbar die gleichen (HERTLING).

2. Gattung *Velutina* Fleming 1822.

Schlüssel der Arten.

- a. Mündung kreisförmig *V. velutina*.
— Mündung gleicht einem seitlich eingedellten Oval *V. plicatilis*.

129. *V. velutina* (O. F. Müller) [= *V. laevigata* (Pennant), *V. haliotoidea* (O. F. Fabricius)] (Fig. 42). — Gr.: 14 bis 26 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 99, fig. 4, 5, Taf. OO, fig. 7 (als *V. laevigata*); M. & M., Taf. bei p. 42, fig. 14—18 (als *V. haliotoidea*); Verbr. i. G.: Helgoland, Doggerbank, brit. O-Küste (Yorkshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste, schwed. W-Küste, Kattegat bis Øresund, Kieler Bucht, Fehmarnbelt; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, Grönland, Eismeerküsten, Spitzbergen, Färøer, Island, N-Amerika, atlant. Küsten Europas von Belgien bis Portugal, Mittelmeer; Tiefe: Bis etwa 1000 m; Biotop: Bei Helgoland „bezeichnend für schlickig-sandige Gründe mit vielen Aszidien (*Phallusia virginea*), so namentlich auf dem Pümpgrund der Tiefen Rinne“ (HEINCKE).

130. *V. plicatilis* (O. F. Müller) [= *Velutella flexilis* (Montagu)]. — Gr.: 10 bis 18 mm; Abb.: F. & H., Taf. 99, fig. 6, 7, Taf. OO, fig. 6a, b; Verbr. i. G.: Belg. Küste, brit. O-Küste (Yorkshire, Durham, Northumberland, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten (Bergen, Oslofjord), schwed. W-Küste (Bohuslän), Eingang des Øresundes (Hellebæk); sonst. Verbr.: Arkt. Küsten, Färøer, Island, Neufundland; Tiefe: Bis 365 m; Biotop: Lebt häufig zusammen mit *V. velutina*; mit Vorliebe an *Tubularia indivisa*.

34. Familie Cypraeidae.

Schlüssel der Gattungen.

- a. Mündungsschlitz verläuft parallel der Spindelachse; Schale mit deutlichen Leisten senkrecht zur Mündung, völlig involut gewunden; an erwachsenen Exemplaren (vgl. Fig. 196!) kein Apex sichtbar (Fig. 50) *Trivia*.
— Mündungsschlitz verläuft im spitzen Winkel zur Spindelachse; Schale glatt, nicht völlig involut gewunden; Apex stets sichtbar

Erato.

Die Vertreterin einer dritten Gattung *Simnia* Risso 1826 (= *Ovula*), *S. patula* (Pennant), hat eine vorwiegend südliche Verbreitung, kommt zwar im Kanal und an den britischen W-Küsten vor, ist aber im Gebiet bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

1. Gattung *Trivia* Gray 1832

mit einer oder 2 Arten im Gebiete.

131. *T. arctica* (Montagu) [= *Cypraea europaea* Mont. pt.] (Fig. 50). — Gr.: 10 bis 13 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114 A, fig. 6—9 (als *Cypraea europaea*; Fig. 8 zeigt

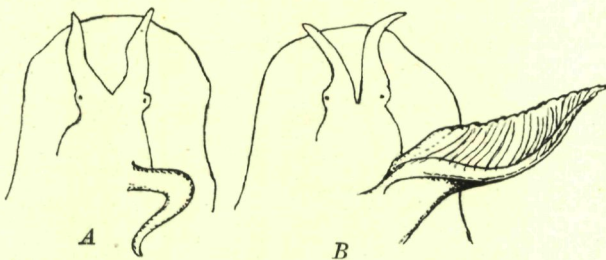


Fig. 80. A *Trivia monacha*, ♂, Kopf und Penis; B *T. arctica*, ♂, Kopf und Penis. Nach PELSENER.

die noch nicht völlig involute Schale des noch nicht erwachsenen Tieres), Taf. NN, fig. 5—7 (Tier); N. H. OHNER, Taf. 4, fig. 36—40; Verbr. i. G.: Holland. (meist Schalen) u. belg. Küste, Doggerbank, brit. O-Küsten, norweg. Küsten von Lofoten bis Oslofjord, schwed. W-Küste (Bohuslän); sonst. Verbr.: Brit. S- u. W-Küsten, Kanal, atlant. Küsten von Färøer bis Gibraltar, Mittelmeer; Tiefe: Von 9 bis 970 m; Biotop: Felsiger und steiniger Grund an der Niedrigwassergrenze, bis in größere Tiefen; auf Synaspidien; Bemerk.: Nach den Untersuchungen M. V. LEBOURS ist von *T. arctica* die Art *T. monacha* zu trennen. Diese Form hat südlichere Verbreitung und kommt vermutlich in unserem Gebiet nicht vor. Immerhin seien hier die wichtigsten Unterschiede (nach LEBOUR) genannt:

T. arctica (Mont.)

Schale ungesprenkelt
Mantel mit zahlreichen Papillen
Penis blattartig verbreitert (Fig. 80 B)
Veliger mit vierlappigem Velum (Fig. 182 H)

T. monacha (da Costa)

Schale gesprenkelt
Mantel mit wenigen Papillen
Penis zylindrisch und dünn (Fig. 80 A)
Veliger mit zweilappigem Velum (Fig. 181 F)

2. Gattung *Erato* Risso 1826

mit nur einer Art im Gebiete:

132. *E. laevis* (Donovan) [= *Marginella l.* (Donov.), *E. voluta* (Montagu)]. — Gr.: 10 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114 B, fig. 4, 5, Taf. NN, fig. 8, 9 (Tier); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, Kanal, atlant. Küsten bis Gibraltar, Mittelmeer; Tiefe: 15 bis 150 m.

35. Familie *Calyptraeidae*.

In Betracht kommt allein die

Gattung *Crepidula* Lamarck 1799

mit einer Art:

133. *C. fornicata* (Linné) (Fig. 51). — Volksn., deutsch: Pantoffelschnecke; holl.: slipper, dubbeldekker, watermuiltje; engl.: (american.) slipper limpet; Gr.: Maxim. Dm. 47 mm, 20 mm hoch; Verbr. i. G.: 1880 mit amerikanischen Austern nach England eingeschleppt und seitdem in raschem Vordringen auf den Austernbänken der engl. S- u. O-Küsten, seit 1929 auch auf Austernbänken der holl. Küste; in der Deutschen Bucht 1934 die ersten Exemplare auf holländ. Austern bei List (Sylt, Ellenbogenbank) festgestellt; sonst. Verbr.: Atlant. Küsten N-Amerikas; Tiefe: Nur in flachem Wasser der Austernbänke; Biotop: Die Tiere sitzen fast ausschließlich auf den Schalen lebender Austern; Bemerk.: Die Art ist durch die Massenhaftigkeit ihres Vorkommens und die besondere Art ihres Nahrungserwerbs (s. S. IX. b 101) ein Austernschädling und als solcher in England bereits bedeutungsvoll geworden.

36. Familie *Capulidae*

mit der einzigen

Gattung *Capulus* Montfort 1810

(Syn.: *Pileopsis* Lamarck 1812)

und einer Art:

134. *C. hungaricus* (Linné) [= *Pileopsis h.* (L.)] (Fig. 2). — Gr.: 10 bis 40 mm lg., nördliche Exemplare anscheinend kleiner als südliche; Abb.: F. & H., Taf. 60, fig. 1, 2 (als *C. hung.*), Taf. CC, fig. 3 (als *Pileopsis hung.*); Verbr. i. G.: O-Küsten Englands (Yorkshire), norweg. Küsten, Kattegat N von Läsö, Bohuslän; sonst. Verbr.: Nördl. Abschnitte der norweg. Küste (Finmarken), Lofoten, S-Küste Islands, atlant. Küsten bis Gibraltar, Mittelmeer; Tiefe: 9 bis 190 m; Biotop: An Steinen und Muschelschalen, mit Vorliebe an *Chlamys opercularis*.

37. Familie *Aporrhaidae*.

Hierher als einzige

Gattung *Aporrhais* da Costa 1778

(Syn.: *Chenopus* Philippi 1836).

Schlüssel der Arten.

a. Oberster Fortsatz des Mundrandes nie den Apex überragend, meist nicht höher als bis zur sechsten Windung unterhalb des Apex reichend; Fortsätze breitlappig

A. pes pelecani.

— Oberster Fortsatz des Mundrandes den Apex überragend; Fortsätze schmal und spitz

A. serresianus.

135. *A. pes pelecani* (Linné) [= *Chenopus p.* (L.)] (Fig. 32). — Volksn., deutsch: Pelikansfuß; holl.: pelikaansvoet; Gr.: 42 bis 50 mm; Abb.: F. & H., Taf. 89, fig. 4, Taf. JJ, fig. 3; Verbr. i. G.: Helgoland, holl. u. belg. Küste, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Kattegat, Bohuslän, Kullen; sonst. Verbr.: Atlant. Küsten von Island u. Finmarken bis Gibraltar, Mittelmeer; Tiefe: 9 bis 190 m; Biotop: Bei Helgoland im Pümpgrund der Tiefen Rinne gelegentlich gefunden; kennzeichnende Form für die mit weichem, schlackigem Sand bedeckten elitoralen Gründe der Nordsee; ein „auswählendes Weidetier“ (HUNT).

136. *A. serresianus* (Michaud) [= *A. pes carbonis* Brongniart, *A. macandreae* Jeffreys]. — Gr.: 30 bis 35 mm; Abb.: F. & H., Taf. 89, fig. 5, 6; Verbr. i. G.:

O-Küsten der Shetlands, 6 bis 50 sm vom Land, nördl. Küsten Norwegens; sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas?, Mittelmeer.

38. Familie *Muricidae*.

Schlüssel der Gattungen und Arten.

- a. Schale mit kurzer Siphonalrinne, meist über 20 mm lang . . . c.
- b. Schale mit langer Siphonalrinne, unter 20 mm lang; Mittelplatte der Radula jederseits mit einer kleinen Spitze zwischen den 3 Hauptzähnen . . . e.
- c. Schale wie Fig. 81 . . . *Urosalpinx cinerea*.
— Schale von anderer Gestalt . . . d.
- d. Schale glatt, geformt wie in Fig. 202; Radula wie Fig. 71
Nucella lapillus.
— Schale rauh, mit unregelmäßig ausgebildeten Rippen und Leisten;
Radula wie Fig. 28 . . . *Tritonalia erinaceus*.
- e. Rippen leistenartig erhaben . . . *Trophonopsis clathratus*.
— Rippen weniger ausgeprägt . . . *Trophonopsis muricatus*.

1. Gattung *Tritonalia* Fleming 1828

mit einer Art:

137. *T. erinaceus* (Linné) [= *Ocenebra e.* (L.), *Murex e.* (L.)]. — Volksn., engl.: stung winkle, oyster drill; franz. (Arcachon): cormaillet, perceur; Gr.: Bis 66 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 102, fig. 4, Taf. TT, fig. 1, a–c (Tier und Radula); Verbr. i. G.: Holländ. Küste, brit. O-Küsten (Themse-Mündung, Yorkshire, Durham, Northumberland, Berwick-Bay, Aberdeenshire, Moray Firth); fehlt an der norweg. Küste, kommt aber (nach einer Angabe LOVENS) im Kattegat vor, dort 1873 auch von STEENSTRUP ein lebendes Exemplar gefunden; sonst. Verbr.: Atlant. Küsten Europas, Madeira, Azoren, Mittelmeer, Schwarzes Meer; Tiefe: Küste bis 55 m; Biotop: Steine und Felsen, an der Niedrigwassergrenze und tiefer, Laminarien-Zone, Austernbänke.

2. Gattung *Urosalpinx* Stimpson 1865

wieder mit nur einer Art:

138. *U. cinerea* Say (Fig. 81). — Gr.: 30 mm lg.; Verbr. i. G.: An der engl. O-Küste in der Mündung des River Blackwater (Essex) und in der der Themse; sonst. Verbr.: O-Küsten N-Amerikas; Biotop: Auf Austernbänken und steinigten Gründen; Bemerk.: Seit 1920, ebenso wie *Crepidula*, mit amerikan. Austern eingeschleppt; wird auf den engl. Austernbänken schädlich.

3. Gattung *Trophonopsis* Bucquoy,

Dautzenberg & Dollfus 1882

mit 2 Arten:

139. *T. muricatus* (Montagu) [= *Trophon m.* (Mont.)]. — Gr.: 16 bis 18 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 111, fig. 3, 4 (als *Trophon muricatus*), Taf. 111, fig. 5, 6 (als *T. barvicensis*), Taf. SS, fig. 5a, 5b (als *T. echinatum*), Taf. SS, fig. 4a, 4b (als *T. barvicensis*); Verbr. i. G.: Doggerbank, brit. O-Küsten (Yorkshire, Durham, Northumberland, Berwick, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten von Finnmarken bis Bohuslän; sonst. Verbr.: Brit. W-Küsten, atlant. Küsten des europäischen Festlandes, Mittelmeer; Tiefe: 15 bis 275 m; Biotop: Von der Laminarien-Zone bis in tieferes Wasser, auf steinigem Grund; Bemerk.: Hierher gehört als Varietät die von JEFFREYS als Art geführte Form *T. barvicensis*.

140. *T. clathratus* (Linné) [= *Trophon c.* (L.), *T. truncatus* (Ström.)]. — Gr.: 15 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 111, fig. 1, 2 (als *Trophon clathratus*), Taf. SS, fig. 3 (als *T. bamfum*); Verbr. i. G.: Doggerbank, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten bis Bohuslän, SW-Kattegat; sonst. Verbr.: Brit. W-Küsten, Irland, Grönland, atlant. Küste N-Amerikas (Kanada bis Massachusetts); Tiefe: 60 bis 200 m; Biotop: Steiniger und fel-

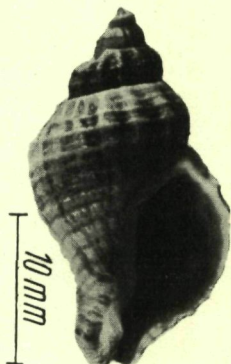


Fig. 81.
Urosalpinx cinerea; 2:1.
Original.

siger Boden in der Laminarien-Zone; *Bemerk.*: Hierher gehört als Varietät die Form *T. truncatus* (Ström).

4. Gattung *Nucella* (Bolten) Röding 1798

(Syn.: *Polytropa* Swainson 1840)

mit der Art:

141. *N. lapillus* (Linné) [= *Thais* l. (L.), *Purpura* l. (L.), *Polytropa* l. (L.)]. — *Volksn.*, deutsch: Purpurschnecke; holl.: purpurslak; Gr.: 25 bis 40 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 102, fig. 1–3, Taf. LL, fig. 4; *Verbr. i. G.*: Helgoland, Doggerbank, holl. Küste, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten S bis Kullen, im Kattegat selbst fehlend; *sonst. Verbr.*: Alle N-atlant. Küsten auf amerikan. u. europ. Seite, S bis Mexiko, Teneriffa u. Azoren; *Tiefe*: Bis 36 m; *Biotop*: Brandungszone.

39. Familie *Buccinidae*.

(Die Bestimmung geschieht am besten mit Hilfe der Ikonographie KOBELTS (1887).

1. Gattung *Buccinum* Linné 1767

mit 2 Arten im Gebiete:

142. *B. undatum* Linné (Fig. 43, 73). — *Volksn.*, deutsch: Wellhorn, Kinkhorn; helgoland.: Hummerkox; holl.: wulk, maloxe; engl.: buckie (Schottland u. Shetlands), muilag (Isle of Man), whelk; dän.: konken; keng; norweg.: buhund; franz.: buccin, bulot; Gr.: Bis 110 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 109, fig. 3, 5, Taf. LL, fig. 5; M. & M., Taf. bei p. 52, fig. 1–7; KOBELT, Taf. 16, fig. 1, Taf. 17, fig. 1–6, Taf. 19, fig. 1; *Verbr. i. G.*: Im ganzen Nordsee-Gebiet, in der Ostsee in der Kieler Bucht und bis zur mecklenburgischen Küste; *sonst. Verbr.*: Im ganzen N-Atlantik, auf europ. u. amerikan. Seite, Nordkap, Island, S bis Arcachon (S von Bordeaux) an der französ. Küste; Angaben über Vorkommen im Mittelmeer nicht gesichert; *Tiefe*: Strandregion bis 1200 m Tiefe (im N der Hebriden); *Biotop*: Auf Untergrund jeder Art unterhalb der Tidenregion (im Brackwasser bis etwa 14‰₀₀ (A. C. JOHANSEN); *Bemerk.*: Im Schalenbau ungewöhnlich variabel, was zur konchyliologischen Unterscheidung zahlreicher Varietäten geführt hat; in der Brandungszone, an Felsküsten besonders dickschalige Formen (Helgoland).

143. *B. humphreysianum* Bennett. — Gr.: 40 bis 45 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 110, fig. 1; KOBELT, Taf. 18, fig. 2, 3; *Verbr. i. G.*: O u. N der Shetlands, in Tiefen um 150 m, norweg. u. schwed. Küste bis Bohuslän; *sonst. Verbr.*: Hebriden, brit. W-Küsten (Connemara), Kanal (Cork); *Tiefe*: 70 bis 165 m.

2. Gattung *Liomesus* Stimpson 1865

(Syn.: *Buccinopsis* Jeffreys 1867)

mit einer Art:

144. *L. dalei* (J. Sowerby) [= *L. orum* (Turton)] (Fig. 70). — Gr.: 35 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 109, fig. 1, 2 (als *Buccinum dalei*); KOBELT, Taf. 21, fig. 3; *Verbr. i. G.*: Doggerbank, brit. O-Küsten (Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. W-Küsten; *sonst. Verbr.*: Nordkap, Lofoten, Ochotskisches Meer, Beringstraße; *Tiefe*: 73 bis 300 m.

3. Gattung *Chauvetia* Monterosato 1884

(Syn.: *Lachesis* Risso 1826, *Donovania* Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus 1882)

mit nur einer Art:

145. *Ch. minima* Montagu [= *Ch. brunnea* (Donovan)]. — Gr.: 5 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 101, fig. 7, 8 (als *Lachesis minima*); *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küste (Tynemouth, Cullercoats), doch nur Schalen bisher gefunden (möglicherweise mit Ballast verschleppt); *sonst. Verbr.*: Brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten Europas, Madeira, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis etwa 60 m.

4. Gattung *Neptunea* (Bolten) Röding 1798 (pt.)

wieder mit nur einer Art:

146. *N. antiqua* (Linné) [= *Fusus antiquus* (L.), *Chrysodomus* a. (L.)]. — *Volksn.*, engl.: red whelk, almond; holl.: noordhoren; Gr.: 100 bis 200 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 104, fig. 1, 2; KOBELT, Taf. 10, fig. 1, 5; *Verbr. i. G.*: Im ganzen Nordsee-Gebiet einschließlich Helgoland, in der Ostsee bis Kieler und Travemünder Bucht; *sonst. Verbr.*: An allen atlant. Küsten Europas, S bis zur Biskaja; *Tiefe*: 25 bis 75 m; *Bemerk.*: *N. despecta* (Linné) ist vermutlich eine nordische Varietät der gleichen Art, die an der norweg. Küste N des 63.° N zu finden ist.

5. Gattung *Volutopsis* Mörch 1857

mit der Species:

147. *V. norvegicus* (Chemnitz) [= *Fusus n.* (Chemn.)]. — *Volksn.*, engl.: wide mouth; *Gr.*: 80 bis 90 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 107, fig. 7—9 (Schale), Taf. 108, fig. 7, 8, 9 (Embryo, Eikapsel, Deckel); *Verbr. i. G.*: Holländ. Küste, Doggerbank, brit. O-Küsten (Yorkshire, Durham, Northumberland), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste (von Lofoten bis Vadsö); *sonst. Verbr.*: Spitzbergen, Grönland, Island, Ochotskisches Meer; *Tiefe*: 90 bis 150 m.

6. Gattung *Beringius* Dall 1879

mit

148. *B. turtoni* (Bean) [= *Fusus t.* Bean]. — *Volksn.*, engl.: long neck; *Gr.*: 120 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 105, fig. 3, 4 (als *Fusus turtoni*; Deckel, Schale), Taf. 106, fig. 2, 3, 4 (Embryonalschale, Schale, Eikapsel); *Verbr. i. G.*: Doggerbank, brit. O-Küsten (Yorkshire, Durham, Northumberland), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste N des Trondhjemfjords; *sonst. Verbr.*: Norwegische See, Spitzbergen nicht reichend; *Tiefe*: Bis etwa 180 m; *Biotop*: „*Corallina*-Zone“ (JEFFREYS).

7. Gattung *Sipho* (Klein 1753) Bruguière 1792(Syn.: *Colus* (pt.) (Bolten) Röding 1798, *Tritonofusus* Beck 1847)

mit 5 Arten:

149. *S. islandicus* (Chemnitz) [= *Fusus i.* Chemn., *Neptunea i.* (Chemn.)] — *Gr.*: 90 bis 110 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 103, fig. 1, Taf. SS, fig. 2; *KOBELT*, Taf. 13, fig. 2; *Verbr. i. G.*: Doggerbank, O-Küste Englands (Yorkshire?), im SO der Shetlands (40 bis 50 sm ab), norweg. W-Küsten, N von Christiansund häufiger; *sonst. Verbr.*: N-Norwegen, Grönland, Island, Spitzbergen; *Tiefe*: 130 m; *Bemerk.*: Verhältnismäßig selten.

150. *S. gracilis* (da Costa) [= *Fusus g.* (da C.), *Colus g.* (da C.)]. — *Volksn.*, holl.: slanke noordhoren; *Gr.*: 70 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 103, fig. 3; *KOBELT*, Taf. 13, fig. 4; *Verbr. i. G.*: Holländ. Küste, Doggerbank, brit. O-Küsten, Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste, Kattegat; *sonst. Verbr.*: Brit. W- u. S-Küsten, Küsten des N-Atlantik, Færøer, Island, Lappland, Weißes Meer; *franzö. W-Küste*, aber anscheinend nicht mehr an der span. N-Küste; *Tiefe*: 36 bis 250 m; *Biotop*: „*Corallina*- und Tiefsee-Zonen“ (JEFFREYS).

151. *S. propinquus* (Alder) [= *Fusus p.* Ald., *Neptunea p.* (Ald.)]. — *Gr.*: 45 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 103, fig. 2, Taf. SS, fig. 1; *KOBELT*, Taf. 14, fig. 6; *Verbr. i. G.*: Doggerbank, brit. O-Küsten (Yorkshire, Durham, Northumberland, Berwick-Bay, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, S-Schweden (Kap Kullen), Kattegat; *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten bis zur Biskaja; *Tiefe*: 35 bis 170 m; *Biotop*: „Schlammiger und sandiger Grund in der *Corallina*- und Tiefwasser-Zone“ (JEFFREYS).

152. *S. fusiformis* (Broderip) [= *Fusus fenestratus* Turton, *Neptunea fusiformis* Brod.]. — *Gr.*: 36 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 110, fig. 2, 3; *KOBELT*, Taf. 14, fig. 3; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küsten?, norweg. Küste N von Bergen; *sonst. Verbr.*: Finnmarken, Grönland, Atlantik zwischen England und Neufundland; *Tiefe*: 55 bis 300 m; *Bemerk.*: Selten.

153. *S. sarsii* (Jeffreys) [= *Neptunea sarsii* (Jeffr.), *T. moebii* Dunker & Metzger]. — *Gr.*: 26 mm lg.; *Abb.*: *KOBELT*, Taf. 13, fig. 7, 8; *Verbr.*: Nördl. Nordsee bis Lofoten, in der Norwegischen Rinne bis zur S-Spitze Norwegens; *Tiefe*: 350 bis 550 m.

40. Familie *Nassidae*

mit der einzigen

Gattung *Nassa* Lamarck 1799.(Syn.: *Nassarius* Froriep 1806).

Schlüssel der Arten.

- a. Schale länger als 15 mm; Fuß hinten gegabelt und mit kurzen Anhängen versehen (vgl. Fig. 69) *N. reticulata*.
 — Schale nicht länger als 15 mm, meist kürzer *N. pygmaea*.
 b. Tier mit kurz gegabeltem Fuß, ohne fadenförmige Anhänge *N. incrassata*.
 — Tier mit gegabeltem Fuß, mit fadenförmigen Anhängen *N. pygmaea*.

154. *N. reticulata* (Linné) [= *Arcularia r.* (L.), *Nassarius r.* (L.)]. — *Volksn.*, deutsch: Reusenschnecke, Netzreue; holl.: fuikhorren; dän.: dvergkonken; *Gr.*: 25 mm bis (max.) 35 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 108, fig. 1, 2, Taf. LL, fig. 3; *KOBELT*, Taf. 24, fig. 1—25, Taf. 25, fig. 1—7; M. & M., Taf. bei p. 42, fig. 1—13; *Verbr. i. G.*: Deutsche Bucht, doch nicht bei Helgoland, dän. W-Küsten, holl. Küste, Doggerbank, brit. O-Küsten einschl. Orkneys u. Shetlands, norweg. u. schwed. Küsten, Ska-

gerak, Kattegat, Limfjord, Kieler Bucht; *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten von Trondhjem bis Gibraltar, Mittelmeer, Schwarzes Meer; *Tiefe*: Bis 130 m; *Biotop*: Mit Vorliebe auf sandigen und sandig-schlickigen Gründen des Wattenmeeres; in der Kieler Bucht „an tieferen Stellen der Region des Seegrases, im faulenden Seegras und im Schlamme“ (M. & M.); im Brackwasser bis 16‰ Salzgehalt (Randersfjord, nach A. C. JOHANSEN).

155. *N. incrassata* (Ström) [= *Nassarius i.* (Ström)]. — *Gr.*: 15 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 108, fig. 3, 4, Taf. LL, fig. 1; KOBELT, Taf. 26, fig. 16—25, Taf. 27, fig. 1—8, 15—17; *Verbr. i. G.*: Deutsche Bucht, holl. Küste, Doggerbank, engl. O-Küsten (Yorkshire), norweg. u. schwed. Küsten (Bohuslän); *sonst. Verbr.*: Atlant. Küsten und tieferes Wasser von Island und Finnmarken bis Madeira und Azoren, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis etwa 200 m; *Biotop*: Bei Helgoland nur in der charakteristischen Lebensgemeinschaft der Tiefen Rinne.

156. *N. pygmaea* (Lamarck) [= *N. varicosa* Turton]. — *Gr.*: 10 bis 12 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 108, fig. 5, 6, Taf. LL, fig. 2; KOBELT, Taf. 27, fig. 9—14, 18, 19; *Verbr. i. G.*: S-norweg. Küste, schwed. W-Küste (Bohuslän), Kattegat, Limfjord (meist in tieferem Wasser), nicht an der engl. O-Küste; *sonst. Verbr.*: S-engl. Küsten, franz. Atlantik-Küste, Mittelmeer; *Tiefe*: 10 bis 200 m; *Bemerk.*: Südliche Form.

41. Familie Fascioliariidae

nur mit der

Gattung *Troschelia* Mörch 1876

(Syn.: ?*Buccinofusus* Conrad 1866, *Boreofusus* G. O. Sars 1878)

und mit einer Art:

157. *T. bernicensis* (King) [= *Buccinofusus b.* (King)] (Fig. 72). — *Gr.*: 80 bis 90 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 105, fig. 1, 2, Taf. 106, fig. 1; KOBELT, Taf. 9, fig. 1, 2; *Verbr. i. G.*: Brit. O-Küsten (Yorkshire, Northumberland, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küste (Vadsö, Christiansund); *sonst. Verbr.*: N-Atlantik, vermutlich nur an der europ. Seite; *Tiefe*: 140 bis 250 m.

42. Familie Pleurotomidae.

Übersicht über die Gattungen.

a. Arten mit Deckel *Lora*, *Typhlomangelia*, *Haedropleura*.
— Arten ohne Deckel *Mangelia*, *Thesbia*, *Philbertia*.

1. Gattung *Lora* Gistel 1848

mit 3 Arten:

158. *L. turricula* (Montagu) [= *Pleurotoma t.* (Mont.), *Mangelia t.* (Mont.), *Bela t.* (Mont.)]. — *Gr.*: 15 bis 18 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 109, fig. 7, 8, Taf. TT, fig. 2 (Tier, Radula); M. & M., Taf. bei p. 42, fig. 19; *Verbr. i. G.*: Helgoland, holl. Küste (nur Schalen), Doggerbank, brit. O-Küsten bis Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten, Kattegat, Limfjord, in der Ostsee bis Kieler Bucht; *sonst. Verbr.*: Brit. u. irische W- u. N-Küsten, Atlantik-Küste Frankreichs bis in die Biskaja, N-atlant. Küsten N-Amerikas; fehlt im Mittelmeer; *Tiefe*: 20 bis 270 m; *Biotop*: Gehört bei Helgoland zur charakteristischen Lebensgemeinschaft des Pümpgrundes der Tiefen Rinne; ferner auf der Austernbank und auf sandig-schlickigen und sandigen Gründen; *Bemerk.*: Nordische Form.

159. *L. trevelyana* (Turton) [= *Pleurotoma Trevelyana* (Turt.), *Mangelia Trevelliana* (Turt.), *Bela tr.*]. — *Gr.*: 9 bis 10 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 112, fig. 1, 2 (als *Mangelia Trevelliana*); *Verbr. i. G.*: Doggerbank, brit. O-Küsten (Yorkshire, Durham, Northumberland, Berwick Bay, Firth of Forth, Aberdeenshire), Orkneys u. Shetlands, norweg. W- u. S-Küsten, Kattegat, Bohuslän; *sonst. Verbr.*: W-Küsten Schottlands, Spitzbergen, Grönland, N-Amerika; *Tiefe*: 15 bis 365 m; *Bemerk.*: Ausgesprochen nordische Form.

160. *L. rufa* (Montagu) [= *Pleurotoma r.* (Mont.), *Mangelia r.* (Mont.), *Bela r.*]. — *Gr.*: 10 bis 13 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 112, fig. 3—5, Taf. TT, fig. 4 (als *Mangelia r.*; Tier); *Verbr. i. G.*: Doggerbank, brit. O-Küsten (Yorkshire, Durham, Northumberland, Aberdeenshire), norweg. Küste (Finnmarken, vermutlich auch S davon); *sonst. Verbr.*: Brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten Frankreichs.

2. Gattung *Typhlomangelia* G. O. Sars 1878

mit nur einer Art:

161. *T. nivalis* (Lovén) [= *Pleurotoma n.* (Lov.)]. — *Gr.*: 21 mm lg.; *Abb.*: JEFFREYS, Taf. 91, fig. 4; *Verbr. i. G.*: O der Shetlands, in 140 m *Tiefe*, norweg. Küsten (Bergen bis Finnmarken); *Tiefe*: 50 bis 275 m; *Bemerk.*: Augenlos.

3. Gattung *Haedropleura* Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus 1882 wieder mit einer Art:

162. *H. septangularis* (Montagu) [= *Pleurotoma* s. (Montagu), *Mangelia* (Bela) s. (Mont.), *H. costata* (da Costa)]. — Gr.: 13 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 112, fig. 6, 7, Taf. TT, fig. 3 (als *M. [Bela] septangularis*; Tier); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Firth of Forth), norweg. W-Küste (Bergen); sonst. Verbr.: W- u. S-Küsten Englands, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Madeira, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 10 bis 75 m.

4. Gattung *Mangelia* Risso 1826

(Syn.: *Bela* Gray 1847)

mit 5 Arten:

163. *M. striolata* (Scacchi) [= *Pleurotoma* s. (Scacchi) Phil., *P. striolatum* Phil., *M. costulata* (Forbes)]. — Gr.: 15 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114 A, fig. 1, 2; Verbr. i. G.: Norweg. W-Küsten (Christiansund), an der O-Küste Englands anscheinend fehlend; sonst. Verbr.: Brit. S- u. W-Küsten, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Madeira, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 15 bis 110 m; Biotop: „Corallina-Zone“ (JEFFREYS).

164. *M. attenuata* (Montagu) [= *Pleurotoma* a. Mont.]. — Gr.: 18 bis 19 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 113, fig. 8, 9, Taf. RR, fig. 5 (Vorderteil des Tieres); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire), W-schwed. Küste (Bohuslän), Kattegat; sonst. Verbr.: Island, brit. W- u. S-Küsten, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Teneriffa, Mittelmeer; Tiefe: 3 bis 75 m.

165. *M. costata* (Donovan) [= *Pleurotoma* c. (Donov.), *M. coarctata* (Forbes)]. — Gr.: 10 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114 A, fig. 3, 4, Taf. RR, fig. 4 (Tier kriechend von unten, Kopf von oben, 2 Radulazähne); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Yorkshire), skandinav. Küsten von Finnmarken bis Bohuslän, Kattegat N von Läsö, Seeland; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Mittelmeer; Tiefe: 10 bis 265 m; Biotop: Niedrigwassergrenze der Springtide, in Felstümpeln und auf Sand.

166. *M. brachystoma* (Philippi) [= *Pleurotoma* b. (Phil.), *P. brachystomum* (Phil.)]. — Gr.: 7 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114, fig. 5, 6 (vergrößert!), Taf. RR, fig. 2 (Tier kriechend, seitlich, Vorderteil von unten, Hinterende); Verbr. i. G.: Doggerbank, brit. O-Küsten (Aberdeenshire, Moray Firth), Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten (Christiansund bis Bohuslän), Kattegat; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Mittelmeer; Tiefe: 15 bis 110 m; Biotop: Schlack zwischen Steinen und schlackiger Sand (JEFFREYS).

167. *M. nebula* (Montagu) [= *Pleurotoma* n. (Mont.)]. — Gr.: 13 bis 19 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114, fig. 7, 8, 9 (vergrößert!), Taf. RR, fig. 7 (Vorder- und Hinterende); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Berwickshire, Aberdeenshire, Moray Firth), Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten von Finnmarken bis Göttingburg, Kattegat; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Madeira, Mittelmeer; Tiefe: 18 bis 165 m; Bemerk.: Zu dieser Art gehören als Varietäten *M. laevigata*, *M. vittata*, *M. lactea* und *M. elongata*.

5. Gattung *Thesbia* Jeffreys 1867

mit der Art:

168. *Th. nana* (Lóven) [= *Mangelia* n. (Lov.), *Columbella* n. Lov.]. — Gr.: 13 mm; Abb.: F. & H., Taf. 112, fig. 8; Verbr. i. G.: Orkneys u. Shetlands, norweg. W-Küste (Christiansund); sonst. Verbr.: ?; Tiefe: 55 bis 75 m.

6. Gattung *Philbertia* Monterosato 1884

mit 6 Arten:

169. *Ph. anceps* (Eichwald) [= *Teres* a. (Eichw.), *Defrancia* a. (Eichw.), *D. teres* (Forbes), *Pleurotoma* t. Forb., *Mangelia* t. (Forb.)]. — Gr.: 15 mm; Abb.: F. & H., Taf. 113, fig. 1, 2, Taf. RR, fig. 3a, b (als *Mangelia teres*; kriechendes Tier von oben, Vorderende des Kopfes von oben); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Durham, Northumberland, Berwick Bay), Orkneys u. Shetlands, norweg. Küsten, schwed. W-Küste; sonst. Verbr.: W- u. S-Küsten Englands, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Madeira, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 30 bis 200 m.

170. *Ph. gracilis* (Montagu) [= *Bellardiella* g. (Mont.), *Comarmondia* g. (Mont.), *Defrancia* g. (Mont.), *Mangelia* g. (Mont.)]. — Gr.: 27 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 114, fig. 4, Taf. RR, fig. 8 (Tier kriechend, von der Seite); Verbr. i. G.: Brit. O-Küsten (Berwickshire, Dunbar), Orkneys u. Shetlands; sonst. Verbr.: Brit. W- u. S-Küsten, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Kanaren, Mittelmeer; Tiefe: 7 bis 150 m; Biotop: „Corallina-Zone“ (JEFFREYS).

171. *Ph. leufroyi* (Michaud) [= *Leufroyia* l. (Mich.), *Defrancia* l. (Mich.), *Clathurella* l. (Mich.)]. — Gr.: 15 bis 22 mm lg.; Abb.: F. & H., Taf. 113, fig. 6, 7 (als *Mangelia leufroyi*), Taf. RR, fig. 1a-c (als *M. leufroyi*; Tier kriechend von der

Seite, Vorderende von unten, Hinterende); *Verbr. i. G.*: Orkneys u. Shetlands, skandinav. Küsten von Bergen bis Bohuslän; *sonst. Verbr.*: Brit. W- u. S-Küsten, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 165 m; *Biotop*: Steiniger Grund, von der Niedrigwassergrenze der Nipptiden bis in größere Tiefen.

172. *Ph. linearis* (Montagu) [= *Clathurella l.* (Mont.), *Ph. (Cirillia) l.* (Mont.), *Defrancia l.* (Mont.), *Mangelia l.* (Mont.)]. — *Gr.*: 8 bis 10 mm lg.; *Abb.*: F. & H., Taf. 114, fig. 1–3, Taf. RR, fig. 6 (als *M. linearis*; Tier kriechend von unten); *Verbr. i. G.*: Helgoland, Doggerbank, O-Küste Englands (Yorkshire), W- u. S-Küsten Norwegens, Kattegat; *sonst. Verbr.*: Lofoten, Island bis Madeira und Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe*: 15 bis 130 m; *Biotop*: In Helgoland charakteristisch für den Pümpgrund der Tiefen Rinne im SW; auch auf der Austernbank.

173. *Ph. reticulata* (Renier) [= *Defrancia r.* (Ren.), *Clathurella r.* (Ren.), *Ph. asperima* (Brown)]. — *Gr.*: 17 mm lg.; *Abb.*: JEFFREYS, Taf. 89, fig. 3; *Verbr. i. G.*: Shetlands (in 75 bis 150 m Tiefe), norweg. W-Küsten, schwed. W-Küste (Bohuslän); *sonst. Verbr.*: Brit. W- u. S-Küsten, irische Küsten, atlant. Küsten Europas bis Gibraltar, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 150 m.

174. *Ph. purpurea* (Montagu) [= *Defrancia p.* (Mont.), *Clathurella p.* (Mont.), *Mangelia p.* (Mont.)]. — *Gr.*: 10 bis 25 mm; *Abb.*: F. & H., Taf. 113, fig. 3, 4; *Verbr. i. G.*: Shetlands, skandinav. Küsten (Christiansund, Bergen, Bohuslän); *sonst. Verbr.*: Engl. S-Küsten, Isle of Man, atlant. Küsten Europas, Madeira, Kanaren, Mittelmeer; *Tiefe*: Bis 100 m.

Verbreitung und Vorkommen Die vorstehende Artenliste (S. IX. b 33/63) enthält Angaben über die Verbreitung der im Gebiet vorkommenden Prosobranchier in horizontaler und vertikaler Richtung sowie über ihre Zuordnung zu bestimmten Biotopen. Die umstehenden Karten (Fig. 82 A und B) fassen die Angaben über die horizontale Verbreitung nochmals in der Weise zusammen, daß für bestimmte Fundorte die dort nachgewiesenen Arten aufgezählt sind. Es ist dabei zu bedenken, daß nur von wenigen Punkten Bestandsaufnahmen vorliegen; jahrelange Erfahrung und unermüdliche Nachsuche sind erforderlich, sollen sie einigermaßen vollständig sein. Fehlender Nachweis darf also nur an wenigen von der Forschung bevorzugten Orten (z. B. in Helgoland) mit einiger Sicherheit einem Nachweis des Fehlens gleichgesetzt werden.

Die Zusammenstellung an Hand der Karten zeigt Gebiete sehr verschiedener Artendichte. Die zahlreichen Bedingungen, die für die Artendichte eines bestimmten Fundortes verantwortlich zu machen sind, lassen sich bekanntlich in historische und ökologische unterteilen; im Einzelfalle wirken beide in der verschiedensten Art und Weise zusammen. Wenn an einem bestimmten Ort eine bestimmte Art lebt, so muß sie nicht nur im Laufe der Erdgeschichte eines Tages hier eingewandert sein, sondern die physikalisch-chemischen Umweltbedingungen müssen ihr augenblicklich noch zusagen. Oder, negativ ausgedrückt: Daß eine Art irgendwo fehlt, kann sowohl darauf beruhen, daß sie im Laufe der Erdgeschichte noch nicht die Möglichkeit hatte, bis hierher vorzudringen, als auch darauf, daß sie unter den vorliegenden Lebensbedingungen nicht zu bestehen vermag. Ein gutes Beispiel hierzu bietet *Patella*: Es ist nicht anzunehmen, daß für diese Art die allgemeinen Bedingungen in Helgoland ungünstiger sind als an anderen Felsküsten. Dennoch kommt die Schnecke hier nicht vor; offenbar bestehen keine Möglichkeiten für die Schwimmlarven, vom nächsten Standort (englische Küsten) bis zu dieser Insel zu gelangen. Nur hin und wieder scheint das einmal einem Exemplar zu glücken, und so erklärt sich der von HERTLING (1932) beschriebene Einzelfund eines lebenden Tieres.

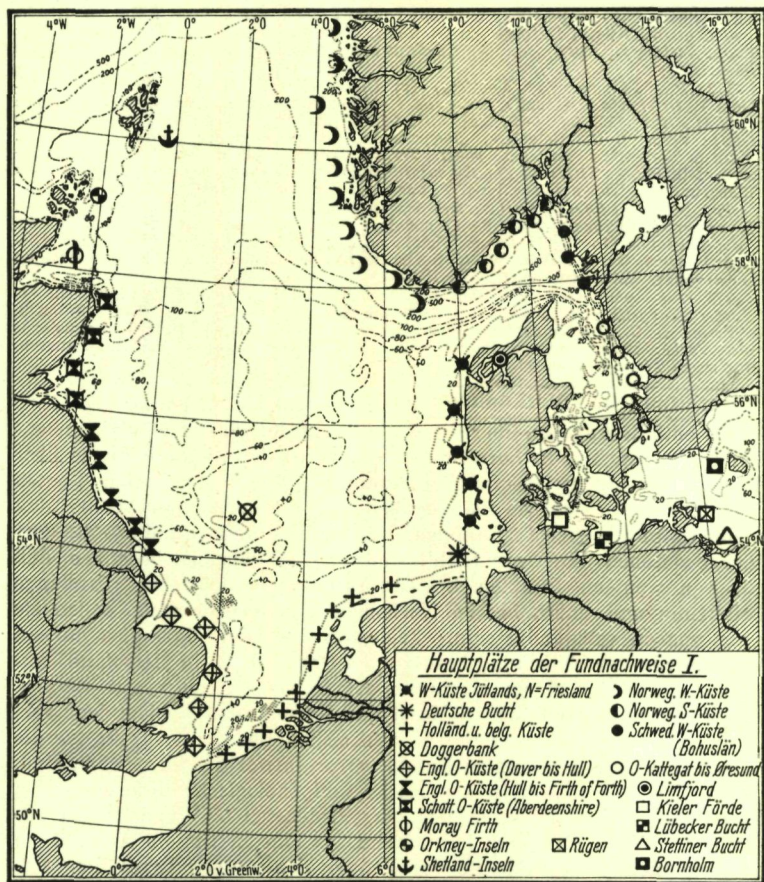


Fig. 82 A. Verbreitung der Prosobranchier in der Nordsee.

- Helgoland (Deutsche Bucht): 6, 8, 13, 14, 17, 33, 55, 56, 61, 63, 64, 65, 67, 69, 76, 78, 85, 121, 122, 128, 129, 135, 141, 142, 146, 158, 172.
- Holländische Küsten und Flämische Bucht: 2, 3, 5, 8, 13, 14, 29, 33, 38, 42, 43, 44, 64, 65, 67, 68, 75, 76, 121, 122, 123, 124, 126, 131, 135, 137, 141, 142, 146, 147, 150, 154, 155.
- Doggerbank: 2, 3, 5, 6, 7, 8, 13, 14, 17, 18, 19, 34, 39, 44, 46, 68, 72, 75, 76, 85, 93, 94, 96, 98, 109, 110, 112, 115, 118, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 131, 140, 141, 142, 144, 146, 147, 149, 150, 151, 154, 155, 158, 159, 160, 166, 172.
- Englische O-Küste von Dover bis Hull: 2, 3, 5, 6, 7, 8, 10, 13, 14, 17, 18, 21, 29, 33, 34, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 55, 56, 57, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 69a, 72, 73, 75, 76, 78, 79, 80, 83, 84, 85, 86, 90, 91, 99, 102, 104, 106, 107, 119, 121, 122, 123, 124, 125, 128, 130, 131, 132, 135, 137, 139, 141, 142, 146, 147, 150, 151, 154, 158, 160.
- Englische O-Küsten von Yorkshire bis Northumberland: 2, 3, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 30, 33, 34, 36, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 55, 56, 57, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 69a, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 83, 85, 86, 90, 91, 96, 98, 99, 100, 102, 104, 106, 107, 109, 110, 112, 113, 115, 116, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 134.

Historisch oder regionaltiergeographisch ist die Prosobranchierfauna des Gebietes eine Mischfauna aus südlichen, atlantischen (lusitanischen) und aus nordisch-arktischen Arten. Außerdem finden sich Arten mit sehr weit gespanntem Verbreitungsgebiet: *Scissurella crispata* kommt an den Eismeerküsten, im Mittelmeer, bei den Azoren und den westindischen Inseln vor, *Puncturella noachina* ist von Spitzbergen bis zu den Falklandinseln, von den Eismeerküsten bis Japan und O-Kanada verbreitet, und ähnlich steht es mit *Acmaea testudinalis* u. a.

Für Arten mit südlich gelegenen Verbreitungsschwerpunkt bedeutet in vielen Fällen der Ärmelkanal eine Grenze, die sie wenig oder gar nicht nach N überschreiten; so fehlen z. B. *Haliotis* und *Trivia*

- 135, 137, 139, 140, 141, 142, 146, 147, 148, 150, 151, 154, 155, 157, 158, 159, 160, 164, 165, 166, 167, 169, 170, 172.
- Firth of Forth bis Aberdeenshire: 2, 3, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 29, 33, 34, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 55, 56, 57, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 85, 86, 90, 95, 96, 97, 99, 102, 104, 105, 106, 107, 109, 110, 112, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 124, 125, 127, 128, 130, 131, 132, 135, 137, 139, 140, 141, 142, 144, 146, 147, 148, 150, 151, 154, 157, 158, 159, 160, 166, 167, 169, 170.
- Firth of Moray: 2, 3, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 20, 21, 33, 34, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 55, 56, 57, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 85, 86, 90, 95, 96, 97, 99, 102, 104, 106, 108, 109, 110, 112, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 124, 125, 127, 128, 130, 131, 132, 135, 137, 139, 140, 141, 142, 144, 146, 147, 148, 150, 151, 154, 157, 158, 159, 166, 167, 169, 170.
- Orkney-Inseln: 2, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 30, 33, 38, 39, 41, 42, 45, 47, 48, 55, 56, 60, 61, 63, 64, 65, 66, 67, 69, 70, 73, 77, 78, 86, 87, 90, 91, 95, 96, 97, 102, 105, 106, 108, 109, 110, 112, 114, 115, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 135, 139, 140, 141, 142, 144, 146, 147, 148, 150, 151, 154, 157, 158, 159, 166, 167, 168, 169, 170, 171.
- Shetland-Inseln: 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 22, 30, 31, 32, 33, 38, 39, 40, 41, 42, 45, 47, 48, 55, 56, 60, 61, 63, 64, 65, 66, 67, 69, 70, 71, 73, 74, 77, 78, 80, 82, 83, 84, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 93, 94, 95, 96, 97, 102, 103, 105, 106, 108, 109, 110, 111, 112, 114, 115, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 135, 136, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 154, 157, 158, 159, 161, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 173, 174.
- W-Norwegen: 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 22, 33, 34, 35, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 55, 56, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 80, 82, 85, 89, 91, 92, 94, 95, 96, 98, 102, 103, 104, 110, 111, 112, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 123, 124, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 146, 147, 149, 150, 151, 153, 154, 155, 157, 158, 159, 161, 162, 163, 165, 166, 167, 168, 169, 171, 172, 173, 174.
- S-Norwegen: 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 22, 33, 34, 35, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 47, 55, 56, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 80, 91, 94, 96, 98, 102, 103, 104, 110, 111, 112, 114, 115, 117, 118, 120, 121, 123, 124, 126, 128, 129, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 146, 147, 149, 150, 151, 153, 154, 155, 157, 158, 159, 161, 162, 163, 165, 166, 167, 169, 171, 172, 173, 174.
- Jütlands W-Küste: 6, 13, 17, 33, 34, 43, 64, 65, 67, 68, 70, 102, 103, 110, 121, 122, 142, 146, 154.
- Schwedische W-Küste (Bohuslän): 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 33, 34, 35, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 55, 56, 57, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 81, 87, 91, 94, 95, 96, 97, 98, 101, 102, 103, 104, 106, 109, 110, 114, 115, 117, 118, 120, 121, 122, 123, 124, 126, 128, 129, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 146, 150, 151, 154, 155, 156, 158, 159, 164, 165, 166, 167, 169, 171, 173, 174.
- Kattegat O bis Öresund: 2, 3, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 33, 34, 35, 39, 40, 43, 44, 45, 47, 56, 61, 63, 64, 65, 67, 68, 70, 72, 75, 76, 77, 80, 81, 86, 87, 91, 109, 110, 112, 118, 121, 122, 123, 124, 126, 129, 130, 134, 135, 140, 142, 146, 150, 151, 154, 156, 158, 159, 164, 165, 166, 167.
- Limfjord: 7, 13, 33, 34, 35, 43, 44, 50, 61, 63, 64, 65, 67, 72, 79, 102, 103, 110, 142, 146, 154, 156, 158.
- Kieler Förde: 7, 24, 34, 43, 44, 61, 63, 64, 65, 67, 70, 72, 102, 119, 129, 142, 146, 154, 158.
- Lübecker Bucht: 24, 34, 43, 61, 63, 64, 65, 67, 142, 146.
- Rügen: 24, 65, 67.

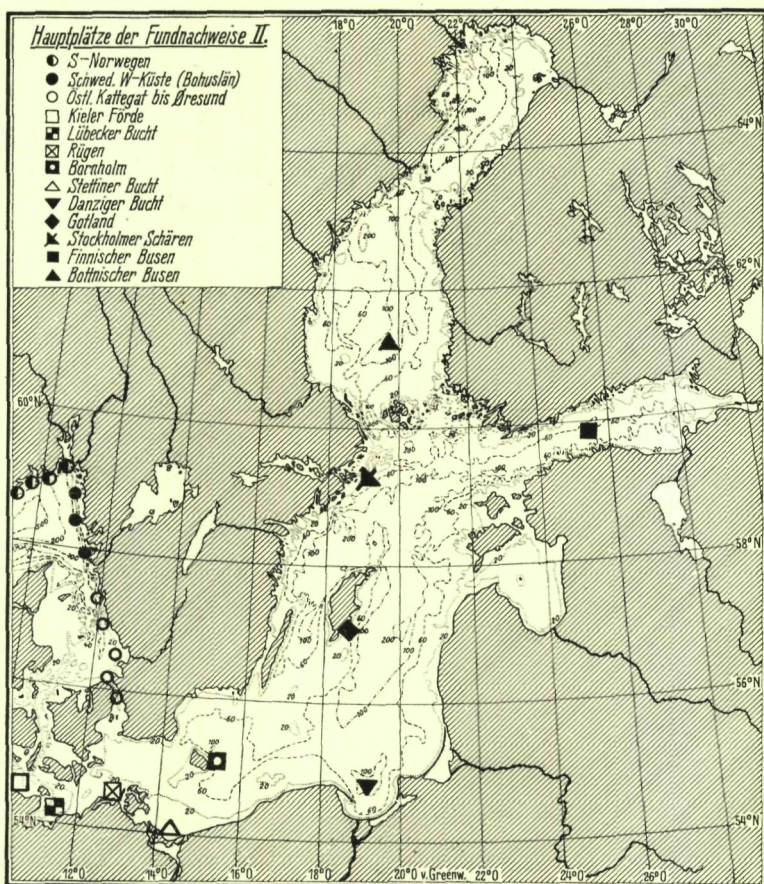


Fig. 82 B. Verbreitung der Prosobranchier in der Belt- und Ostsee.

- S-Norwegen: 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 22, 33, 34, 35, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 47, 55, 56, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 80, 91, 94, 96, 98, 102, 103, 104, 110, 111, 112, 114, 115, 117, 118, 120, 121, 123, 124, 126, 128, 129, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 146, 150, 151, 154, 155, 156, 158, 159, 165, 166, 167, 169, 171, 172, 173, 174.
- Schwedische W-Küste (Bohuslän): 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 33, 34, 35, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 55, 56, 57, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 81, 87, 91, 94, 95, 96, 97, 98, 101, 102, 103, 104, 106, 109, 110, 114, 115, 117, 118, 120, 121, 122, 123, 124, 126, 128, 129, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 146, 150, 151, 154, 155, 156, 158, 159, 164, 165, 166, 167, 169, 171, 173, 174.
- Kattegat O bis Øresund: 2, 3, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 16, 33, 34, 35, 39, 40, 43, 44, 45, 47, 56, 61, 63, 64, 65, 67, 68, 70, 72, 75, 76, 77, 80, 81, 86, 87, 91, 109, 110, 112, 118, 121, 122, 123, 124, 126, 129, 130, 134, 135, 140, 142, 146, 150, 151, 154, 156, 158, 159, 164, 165, 166, 167.
- Limfjörd: 7, 13, 33, 34, 35, 43, 44, 50, 61, 63, 64, 65, 67, 72, 79, 102, 103, 110, 142, 146, 154, 156, 158.
- Kieler Förde: 7, 24, 34, 43, 44, 61, 63, 64, 65, 67, 70, 72, 102, 119, 129, 142, 146, 154, 158.
- Lübecker Bucht: 24, 34, 43, 61, 63, 64, 65, 67, 142, 146.

monacha im Gebiet. Für andere ist der Kanal die „Einfallspforte“, durch die hindurch vor allem die englischen O-Küsten von südlichen Arten besiedelt worden sind. Manche finden sich nur hier, und sonst nirgends im Gebiet, wie z. B. *Rissoa guérinii* und *Phasianella pullus*, und erreichen früher oder später ihre nördliche Verbreitungsgrenze. Diese genau festzulegen, wäre von Bedeutung, vor allem in Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Doggerbank das Vordringen kälteren Wassers nach S zu verhindert.

Die sehr verschiedene Artendichte an den englischen SO- einerseits und den flämisches-holländischen Festlandsküsten andererseits hat vor allem ökologische Gründe: Die englischen Küsten sind felsig und reich bewachsen, die des Festlandes flach, sandig und pflanzenarm. Ein Beispiel: Das „Angebot“ des Meeres an *Patella*-Larven ist sicher auch an den flämisches-niederländischen Küsten erheblich; nur an wenigen Stellen aber, vor allem an den vom Menschen geschaffenen Bollwerken, vermögen junge Napschnecken sich festzusetzen und auf die Dauer zu halten; so erklärt sich die unregelmäßige und spärliche Verbreitung von *Patella* an diesen Küstenstrichen.

Viele atlantische und vor allem die arktischen Arten dringen von N her in das Gebiet vor. Als „Vorposten“ der an den W-Küsten Großbritanniens wohlentwickelten atlantischen Fauna und mancher arktischer Arten sind für das Gebiet die Orkney- und Shetland-Inseln anzusehen. Einige Arten, wie z. B. *Fissurella graeca*, *Gibbula magus*, *Rissoëlla opalina*, finden sich nur hier, andere außerdem auch an den britischen O-Küsten, an ihnen $\pm$ weit nach S vordringend. So findet sich z. B. *Cyclostrema nitens* nur an den nördlichen Teilen der britischen O-Küste, geht *Propilidium ancyloide* hier nur bis Moray Firth, *Margarites helicinus* nur bis Yorkshire; die beiden letzten nordisch-arktischen Arten leben außerdem an den norwegischen Küsten. Als atlantische oder südliche Arten, die der norwegischen Küste fehlen, kommen bei den Orkneys und Shetlands sowie an der ganzen britischen O-Küste vor: *Rissoëlla diaphana*, *Scala clathratula*, *Strombiformis glaber*, *Lunatia sordida*, *Evalea diaphana*, *Parthenina decussata*, *Philbertia gracilis*.

Durch die tief einschneidende und weit nach S reichende Norwegische Rinne dringen längs der norwegischen und schwedischen W-Küsten viele ausgesprochen nordisch-arktische Arten weit nach S vor, in manchen Fällen hier südlicher gelangend als an der britischen O-Küste. So findet sich, wie schon erwähnt, *Propilidium ancyloide* an der britischen O-Küste nicht südlicher als Moray Firth, geht aber an den skandinavischen Küsten S bis Bohuslän; *Cyclostrema basistriatum*, im W des Gebietes nur bei den Shetlands gefunden, dringt im O bis

Rügen: 24, 65, 67.

Stettiner Bucht: 24, 67.

Danziger Bucht: 24.

Bornholm: 24, 67.

Gotland: 24.

Stockholm: 24, 26, 27.

Finnischer Busen: 24, 25, 26, 28.

Bottnischer Busen: 24 (S-Abschnitt), 28.

ins Skagerak vor, *Scissurella crispata*, ebenfalls sonst nur von den Shetlands bekannt, bis Bohuslän, und ähnlich verhalten sich *Cerithiella metula*, *Strombiformis stenostoma* (nördl. norwegische Küste), *Parthenina eximia* (bis Oslofjord), *Buccinum humphresianum* (bis Bohuslän) und vermutlich *Philbertia leufroyi*.

Einige Arten, die an den skandinavischen Küsten weit nach S vorstoßen, fehlen den Orkneys und Shetlands oder den britischen O-Küsten ganz, so z. B. *Cerithiopsis costulata*, *Nassa pygmaea* und *Sipho sarsii*.

Manche der ausgesprochen nordischen Arten machen mit ihrer Verbreitung in südlicher Richtung schon an bestimmten Stellen der norwegischen Küste halt. So geht *Trichotropis borealis* nur bis Bergen. *Volutopsis norvegicus* nicht weiter S als Vadsö, *Beringius turtoni* nur bis zum Trondhjemsfjord, *Sipho islandicus* bis Christiansund, *Sipho fusiformis* nur bis Bergen, *Sipho sarsii* bis an die S-Spitze Norwegens, *Troschelia* bis Vadsö; viele Arten aber dringen bis Bohuslän oder gar bis zum Eingang des Öresundes vor.

Der besondere Artenreichtum von Bohuslän bzw. überhaupt der O-Küste des Kattegats (97 Arten!) erklärt sich im übrigen nicht nur durch die besondere Häufigkeit nordischer Formen, die der Norwegischen Rinne mit ihrem kalten Tiefenwasser bis hierher gefolgt sind. Auffallend ist vielmehr, daß am gleichen Ort, allerdings wohl stets in anderen Tiefen und Biotopen, auch eine Reihe von Arten mit ausgesprochen südlicher Verbreitung sich einfinden, z. T. sogar ohne nachweisbare Verbindung mit ihrem sonstigen Verbreitungsgebiet. So trifft man z. B. *Evalea obliqua*, eine atlantisch-südliche Art, außer bei den Shetlands und an der britischen O-Küste nur an der S-schwedischen Küste, und sehr merkwürdig ist der Nachweis eines lebenden Exemplares von *Tritonalia erinaceus*, die im übrigen, vom Kanal her vordringend, sich an der englischen O-Küste findet, nach N zu aber nicht bis zu den Orkneys und Shetlands gelangt und auch an der norwegischen W-Küste überall fehlt.

Eine Mischfauna besonderer Art ist auch die von Helgoland, die bereits HEINCKE unter diesem Gesichtspunkt untersucht hat. Vergleichend mit dem Kattegat ist sie bedeutend ärmer an Arten (26 statt 62); in der Fauna der Insel fehlen aber nicht einfach nordische Arten, sondern es sind außerdem südliche vorhanden, die nicht im Kattegat vorkommen; als solche nennt HEINCKE *Eulima polita* (L.) (= *Eulima alba* [da Costa]), *Barleeia rubra* und *Calliostoma conuloide*; *Lamellaria perspicua* kommt vor, ist aber selten (vgl. auch oben S. IX. b 55). Daß manche Arten, die ökologisch vermutlich bei der Insel leben könnten, ihr aus geographisch-historischen Gründen fehlen, wurde oben bereits angedeutet.

Die Verbreitung der Prosobranchier im Kattegat und weiterhin in der Beltsee und in den verschiedenen Abschnitten der Ostsee ist besonders deutlich von ökologischen Faktoren abhängig: Zunächst besteht ein merklicher Unterschied nach Arten und Artendichte zwischen dem östlichen Teil des Kattegats (O der Linie Anholt-Läsö) und den S von Läsö gelegenen flachen, bis an die jütländische O-Küste

reichenden Gründen, worauf zuerst PETERSEN hingewiesen hat. Hier greifen die ökologischen Wirkungen von Wassertemperatur, Salzgehalt und Bodenzustand ineinander. Viele der von N ins Kattegat herein-kommenden Prosobranchier-Arten sind gebunden an die kalten Tiefen-wässer der Norwegischen Rinne, erreichen also ihre Verbreitungsgrenze mit ihnen. Außerdem hat das Wasser der am O-Rande nach S ziehenden Tiefen, in unmittelbarer Verbindung mit dem tiefen Skagerak, einen Salzgehalt, der sich nicht wesentlich von dem der freien Nordsee unterscheidet. Der Boden besteht hier aus Schlick oder aus schlickigem Sand. W des Höhenrückens Läsö-Anholt hingegen breiten sich flache, meist sandige Gründe aus, über die kaltes Tiefenwasser nicht mehr gelangt; auch der Salzgehalt ist hier schon geringer als im Tiefenwasser der Rinne des O-Randes.

In diesen Besonderheiten werden die Gründe zu suchen sein, warum im W des Kattegats folgende im O und N nachgewiesene Arten fehlen: *Helcion pellucidum*, *Calliostoma conuloide*, *Calliostoma miliare*, *Skeneopsis planorbis*, *Homalogyra rota*, *Lacuna pallidula* und *Lacuna divaricata*, *Scala turtonis*, *Scala trevelyana*, *Scala clathratula*, *Turbonilla lactea*, *Lunatia montagui*, *Lunatia pallida*, *Lamellaria perspicua*, *Capulus hungaricus*, *Sipho propinquus*, *Mangelia costata*, *Mangelia nebula*, *Philbertia linearis*; nach PETERSEN auch *Rissoa inconspicua*, *Alvania lactea* und *Zippora membranacea*.

Macht sich schon im W-Teil des Kattegats die Erniedrigung des Salzgehaltes bemerkbar, so gilt dies in noch höherem Maße für die Beltsee und den Sund. Hier liegt daher die Grenze für eine ganze Reihe von Arten, am N-Eingang des Øresundes z. B. für folgende: *Helcion pellucidum*, *Acmaea virginea*, *Lepeta fulva*, *Emarginula fissura*, *Gibbula tumida*, *Gibbula cineraria*, *Calliostoma miliare*, *Zippora membranacea* u. a.

Ein letzter Vorposten mariner Prosobranchierfauna gegen das Brackwasser hin ist dann die Kieler Bucht. Von den 97 marinen Arten der Küste von Bohuslän finden sich hier noch 19, nämlich: *Acmaea testudinalis*, *Rissoa inconspicua*, *Zippora membranacea*, *Onoba striata*, *Homalogyra atomus*, *Lacuna divaricata*, *Lacuna pallidula*, *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea*, *Triphora perversa*, *Bittium reticulatum*, *Brachystomia rissoides*, *Eulimella nitidissima*, *Velutina velutina*, *Buccinum undatum*, *Neptunea antiqua*, *Nassa reticulata*, *Bela turricula*.

Nur wenige marine Arten gehen innerhalb der Ostsee noch weiter nach O: *Lacuna divaricata* bis an die mecklenburgische Küste, *Lacuna pallidula* bis in die Neustädter Bucht, in der auch *Littorina obtusata* ihre O-Grenze erreichen dürfte. *L. saxatilis* ist noch an den W-Küsten von Rügen zu finden, *L. littorea* geht dagegen bis an die O-Küsten dieser Insel und von Bornholm, an der schwedischen Küste hingegen nur bis Malmö. *Velutina velutina* findet sich noch im Fehmarnsund, *Neptunea antiqua* und *Bittium reticulatum* noch in der Travemünder Bucht; von der letzten Art kennt man allerdings dort bis jetzt nur leere Schalen.

Die große ökologische Bedeutung des Salzgehaltes für die Verbreitung der Prosobranchier wird durch diesen Absturz der Artenzahl

vom Kattegat über die Beltsee in die Ostsee hinein auf das deutlichste dargetan. REMANE hat kürzlich (1934) klargelegt, daß es die Verminderung des Salzgehaltes an sich ist, durch die die Verbreitungsgrenze für die einzelnen Arten bestimmt wird und nicht irgendwelche andere mit der Aussüßung einhergehende Veränderungen des Milieus (Kalkmangel, Änderung der Alkalinität usw.). Instrukтив sind für das ganze

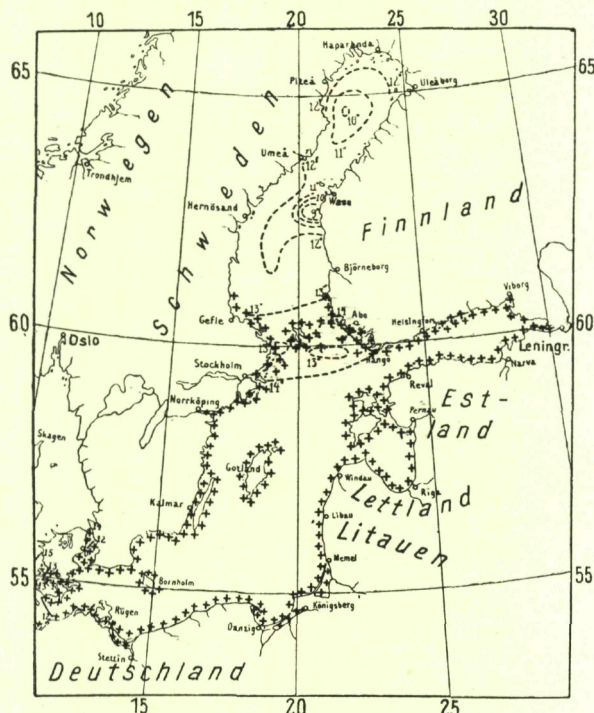


Fig. 83. *Theodoxus fluviatilis*; Verbreitung in der Ostsee (Kreuze); in der Beltsee sind die Isohalinen von 12 bis 15‰, im Bottnischen Busen die Isothermen (gestrichelt) zwischen 9° und 15° C eingetragen; Werte für den VIII. und die Wasseroberfläche. Nach A. C. JOHANSEN.

Problem vor allem die Kleingebiete mit räumlich oder zeitlich wechselndem Salzgehalt, wie z. B. der Randersfjord, die Kieler Förde, der Kaiser-Wilhelm-Kanal und die Zuiderzee. Die allgemeine Abnahme der Artenzahl mit abnehmendem Salzgehalt, das Aufeinanderstoßen und Aneinandervorbeigehen der Vorposten des Meeres und des Süßwassers im Brackwasser zeigt in eindrucksvoller Form die unten wiedergegebene Zusammenstellung der Prosobranchier des Randersfjords durch JOHANSEN und die von REMANE nach den Angaben JOHANSENS entworfene graphische Darstellung (REMANE 1934, Abb. 2). Deutlich wird hier vor allem die von REMANE betonte Erscheinung, daß das Artenminimum nicht bei einem mittleren Salzgehaltswert, sondern dicht an der

Süßwassergrenze gelegen ist; marine Arten vertragen offenbar einen größeren Grad von Aussüßung als Süßwasserformen eine Zunahme des Salzgehaltes. Unter den Süßwasserarten ist *Theodoxus fluviatilis* eine sehr euryöke und euryhaline Art, dringt vom Süßwasser bis in Salzwasser höherer Konzentration (12 bis 15‰) vor und besiedelt infolgedessen einen erheblichen Teil der Ostseeküsten (Fig. 83).

Auch die Tiefenverbreitung der Arten wird unter Umständen vom Salzgehalt maßgebend beeinflußt; in der Kieler Bucht und an anderen Stellen der Ostsee sind manche Arten nur in den salzreicheren Tiefen

Verteilung der Prosobranchierarten bei Brackwasser verschiedenen
Salzgehaltes im Randersfjord
(Nach A. C. JOHANSEN)

Salzgehalt in ‰	0.2 bis 0.6	1 bis 2	2 bis 3	3 bis 4	4 bis 5	5 bis 6	6 bis 8	8 bis 12	12 bis 15	15 bis 20	20 bis 24
I. Süßwasserarten:											
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Viviparus viviparus</i>	+	+	+								
<i>Viviparus fasciatus</i>	+	+	+								
<i>Valvata cristata</i>	+	+									
<i>Valvata piscinalis</i>	+	+	+	?							
<i>Bithynia tentaculata</i>	+	+	+	+	?						
<i>Bithynia leachi</i>	+	+	+	+	+	?					
II. Marine Arten											
<i>Acmaea testudinalis</i>											+
<i>Zippora membranacea</i> var. <i>octona</i>										+	+
<i>Zippora membranacea</i> var. <i>octona</i> f. minor Joh.									+	+	+
<i>Hydrobia ulvae</i>		+	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+
<i>Hydrobia stagnalis</i>						+	+	+	+	+	+
<i>Lacuna divaricata</i>									+	+	+
<i>Littorina obtusata</i>									+	+	+
<i>Littorina saxatilis</i>						+	+	+	+	+	+
<i>Littorina littorea</i>									+	+	+
<i>Buccinum undatum</i>										+	+
<i>Nassa reticulata</i>										+	+

zu finden; besonders auffällig ist die Beeinflussung der Tiefenverbreitung bei *Buccinum undatum*, das in der Nordsee vor allem unmittelbar an der Küste häufig, in der Ostsee aber nur in größeren Tiefen zu finden ist (REMANE 1934).

Von anderen ökologischen Faktoren wurde oben bereits die Bedeutung der Temperatur für die nordischen, an kaltes Wasser gebundenen Arten genannt. Auch für ausgesprochen südliche Formen sind (untere) Grenztemperaturen anzunehmen, die ihrer Ausbreitung ein Ziel setzen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß vor allem die Larvenentwicklung von den Temperaturverhältnissen weitgehend abhängig ist. Planmäßige Untersuchungen über diese Beziehungen wären von Bedeutung.

Daß das Verbreitungsgebiet von Arten, die planktonische Larven oder Gelege haben, auch von Strömungen abhängig ist, versteht sich von selbst und wurde für den Fall von *Patella* oben (S. IX. b 63) bereits angedeutet.

Sehr ausgeprägt ist die Neigung der Prosobranchier-Arten, in Biotopen bestimmter chemisch-physikalischer Eigenschaften Lokalformen von bestimmtem (morphologischem und physiologischem) Gepräge zu bilden. Hiervon wird weiter unten noch einmal die Rede sein (vgl. S. IX. b 204—207).

Versucht man die Prosobranchier-Arten des Gebietes nach Biotopen zu ordnen, so ergibt sich folgendes Bild:

Die übergroße Mehrzahl findet sich im Benthos der Küsten; die küstenfernen Gründe sind nur spärlich besiedelt. Innerhalb des Küsten-



Fig. 84. *Littorina saxatilis* subspec. *rudis* in ihrem natürlichen Biotop an der Westmauer von Helgoland. — Original (Leica-Aufnahme).

gebietes weist die supralitorale Zone nur wenige, aber für diesen Biotop ganz charakteristische Arten auf. Im Felswatt leben in dieser Zone *Littorina saxatilis* und *L. neritoides* (Fig. 84), finden sich gelegentlich auch einmal Jungtiere der beiden anderen *Littorina*-Arten. Am Rande des Schlickwatts ist *Assiminea grayana* kennzeichnend für die von hohen Fluten hinterlassenen Salzwassertümpel. Im Sandstrand scheint *Truncatella truncata* die gleiche Zone zu bevorzugen, wobei sie sich meist 20 bis 25 cm tief eingräbt. Nach Aquarienbeobachtungen haben die Tiere die Neigung, sich oberhalb des Wasserspiegels aufzuhalten und vermögen dort in Luft von genügender Feuchtigkeit tagelang zu leben.

Das Litoral der Nordsee, der Gezeitengürtel, ist nur an der Sandküste innerhalb der Brandungszone frei von Prosobranchiern. Hingegen finden sich im Felswatt charakteristische Vertreter. Hier leben die brandungsfesten *Patella*- und *Littorina*-Arten und von Raubprosobranchiern *Nucella lapillus*.

Charakteristisch für den Gezeitengürtel im Felswatt ist seine vertikale Gliederung nach Lebensgemeinschaften. Die in bestimmten Lagen

über und unter dem mittleren Hochwasserspiegel zu findenden horizontalen Gürtel sind je nach der Örtlichkeit verschieden gegliedert und verschieden gekennzeichnet (vgl. z. B. die Untersuchungen COLMANs 1933, E. FISCHER-PIETTES u. a.), stets aber finden sich Prosobranchier als Leitformen.

Wo *Patella* vorkommt, ist die verschiedene Form des Gehäuses für die verschiedenen Höschichten kennzeichnend (vgl. S. IX. b 205). Auch die *Acmaea* kennzeichnen einen bestimmten Gürtel. Am deutlichsten aber ist die Gliederung durch die 4 *Littorina*-Arten. Für Helgoland gilt dabei (im Anschluß an HAGMEIER) folgendes:

- a) Das Supralitoral ist, wie schon gesagt, durch *Littorina saxatilis* gekennzeichnet, wobei die subsp. *tenebrosa* bis zu 2 m über die Hochwasserlinie geht (LINKE); in gleicher Höhe kommt an anderen Steilküsten *L. neritoides* vor.
- b) In der nach unten anschließenden, nur an wenigen Tagen um die Springtide bei Hochwasser untergetauchten Zone leben *Balanus balanoides*, *Fucus platycarpus* und *Littorina saxatilis* subsp. *rudis* (Fig. 84); *L. littorea* beginnt aufzutreten, gelegentlich findet sich auch eine *Nucella lapillus*.
- c) Der nächste Gürtel nach unten ist durch *Fucus vesiculosus* gekennzeichnet und bei Helgoland nur spärlich entwickelt. Hier finden sich nunmehr *Littorina littorea* und *L. obtusata* sowie ebenfalls *Nucella lapillus*.
- d) Von der *Fucus vesiculosus*-Zone bis zur Niedrigwasserlinie reicht der *Fucus-serratus*-Gürtel. In diesen ausgedehnten Tangwiesen leben wieder *Littorina littorea* und *L. obtusata*, wobei *L. obtusata* der Zahl nach überwiegt. Außerdem treten jetzt *Gibbula cineraria* und die für die anschließende sublitorale Zone kennzeichnenden *Lacuna*-Arten auf.

Im Wattenmeer ist die vertikale Gliederung infolge des flachen Küstenverlaufs verwischt. Die *Fucus-vesiculosus*-Zone hat hier häufig eine große Ausdehnung. In ihr und auf den weiten Schlickflächen ist *Littorina littorea* das massenhaft vorkommende Charaktertier, während *L. obtusata* selten ist oder ganz fehlt. Außerdem stellen sich *Hydrobia ulvae* und *H. stagnalis* ein.

In der Ostsee fehlt der Gezeitengürtel; doch kann auch hier (nach NIENBURG) eine litorale Zone unterschieden werden, die von der Strandlinie bis zur 2 m Tiefenlinie geht. Innerhalb ihres Verbreitungsgebietes finden sich hier die 3 *Littorina*-Arten, weitaus am häufigsten und meist auch allein *L. littorea*. Charaktertier für das Litoral der Ostsee ist im übrigen *Theodoxus fluviatilis*. Man könnte, um den ökologischen Gegensatz zu der *Littorina*-Zeit mit ihrem größeren Salzgehalt des Ostseewassers zu kennzeichnen, geradezu von einer „*Theodoxus*-Zeit“ der Gegenwart sprechen (Fig. 83!).

Die größte Artenzahl von Vorderkiemern findet sich in der sublitoralen Zone, vor allem da, wo sie auf Felsen durch dichten Pflanzenbewuchs als „Phytal“ ausgebildet ist. Im Phytal Helgolands, sowie in der in ähnlicher Form auch an den englischen Küsten anzutreffenden

„Laminarienzone“ leben die beiden *Lacuna*-Arten, *Gibbula cineraria*, *Helcion pellucidum*, Scharen von Rissoen und von *Skeneopsis*. Auch an den anderen Küsten des Gebietes zeigt das Phytal, je nach dem Ort in etwas verschiedener Entwicklung, die größte Zahl von Prosobranchier-Arten.

Im Wattenmeer und in der Ostsee sind in der sublitoralen, meist schlickigen Zone an manchen Stellen Seegraswiesen (*Zostera marina* und *Z. nana*) entwickelt. Hier findet sich eine eigene Lebensgemeinschaft, in der auch die Prosobranchier gut vertreten sind. Neben *Littorina littorea* und *L. obtusata* leben manche *Rissoidae* auf *Mytilus*-Bänken, und auf *Nassa reticulata*, die an *Zostera*-Blättern gern ihre Gelege absetzt (Fig. 158), und *Hydrobia ulvae*.

Stellen festeren Untergrundes an den Rändern der Priele des Wattenmeeres zeigen stärkere Besiedelung vor allem von tierischen Epibiosen. Hier finden sich dann auch mehrere Prosobranchier-Arten, z. B. verschiedene *Melanellidae* und *Rissoidae* auf *Mytilus*-Bänken, und auf Austernbänken *Buccinum undatum* in besonders hervortretenden Mengen.

Die großen elitoralen Flächen des Gebietes zeigen Unterschiede in der Besiedlung je nach der Bodenbeschaffenheit. Besonders arm sind die pflanzenleeren, mit Sand bedeckten Gründe; doch vermögen hier Prosobranchier zu leben, die in den Sand hinein und in ihm fortzukriechen können, wie die *Naticidae*. Sie fehlen daher wohl nirgends, wo auch Lamellibranchier, ihre Beutetiere, vorkommen. In den *Venus*- und *Echinocardium-filiiformis*-Gemeinschaften ist häufig *Lunatia nitida* der einzige Prosobranchier, daneben kommt an manchen Stellen *Lora turricula* vor. In Sänden, die *Amphioxus* beherbergen, lebt auch *Caecum glabrum*, eine Form, die ihrer Kleinheit wegen sicher häufig übersehen worden ist.

Ein verhältnismäßig reiches Molluskenleben entwickelt sich in den mit Schlick bedeckten Rinnen, wie z. B. in der „Tiefen Rinne“ SW von Helgoland. Hier findet sich im sogenannten „Pümpgrund“ eine charakteristische Lebensgemeinschaft, für die von Prosobranchiern *Philbertia linearis* und *Gibbula tumida* typisch sind und in der auch *Scala clathrus*, *Scala clathratula*, *Lamellaria perspicua* und *Velutina* hin und wieder vorkommen.

Auf den größeren Schlickgründen und in weichem, schlickigem Sand, wie er sich an den Abhängen zu größeren Schlickflächen findet, sind *Turritella communis* und *Aporrhais pes pelecani* die typischen und meist einzigen Vertreter; beide Arten „weiden“ im Schlick (vgl. S. IX. b 101).

Reicheres Molluskenleben findet sich im Elitoral ferner auch auf den mit größerem Geröll bedeckten, dem Meeresspiegel genäherten Bänken, so vor allem auf der Doggerbank, wie die Zusammenstellung auf S. IX. b 64 zeigt.

Über die Tiefenverbreitung sind die vorliegenden Angaben meist nicht sehr genau; vor allem ist zu bedenken, daß Tiefenangaben aus der älteren Literatur oft nicht erkennen lassen, ob der betreffende

Fund auch wirklich ein lebendes Tier und nicht nur eine Schale betraf⁹⁾. Immerhin läßt sich sagen, daß sehr viele Formen streng auf das Litoral beschränkt sind, wie z. B. die Lacunen und Littorinen, *Nucella lapillus* und die meisten Rissoen, daß andere wieder von der Küste bis in sehr große Tiefen zu leben vermögen. Ausgesprochen eurybath in diesem Sinne sind z. B. *Lamellaria perspicua*, *Velutina velutina*, *Trivia arctica*, *Buccinum undatum*, *Lora trevelyana*, *Bittium reticulatum*, *Trichotropis borealis*, *Philbertia leufroyi*, die *Scala*-Arten und manche *Melanellidae*. Ein euryökes Tier in mehrfacher Beziehung scheint *Natica clausa* zu sein: Nicht allein, daß ihr Verbreitungsgebiet vom Eismeer bis zum Mittelmeer reicht, sie vermag alle Tiefen zwischen 0 und 1100 m zu bewohnen!

Einige Arten scheinen aber regelrechte Tiefseebewohner zu sein, die der Bodengestalt des Gebietes entsprechend, dann nur in den Tiefen der Norwegischen Rinne und des Skageraks (größte Tiefe des Gebiets hier über 800 m) gefunden werden. Hierhin sind zu rechnen: *Calliostoma occidentale*, *Cyclostrema basistriatum*, *Eulima stenostoma* (augenlos), *Strombiformis bilineatus*, *Eulimella scillae*, *Lunatia pallida*, *Lunatia montagui*, *Amauropsis islandica*, *Sipho sarsii*, *Typhlomangilia nivalis*.

Die Zuordnung zu einem Biotop wird bei manchen Arten dadurch noch eingeeengt, daß sie die Neigung haben, sich selbst einen engsten Wohnraum, sozusagen einen „Individualbiotop“ herzustellen, den sie zeitlebens gar nicht oder immer nur auf kurze Zeit verlassen. Ein solches Verhalten findet sich bei *Patella* und bei *Helcion*. Die Patellen haben an sich die Gewohnheit des „homing“ (vgl. auch S. IX. b 85), d. h.: jedes Tier kehrt von seinen Weidegängen immer wieder zu einem ganz bestimmten Sitzplatz zurück, dessen Oberflächenformen die Schale haargenau eingepaßt ist; bei Kontraktion des Schalenmuskels wird dadurch ein völlig dichter Verschuß zwischen Unterlage und Schalenrand hergestellt. Auf Granit und Basalt hat es damit sein Bewenden, auf Sandstein und Kalk aber vertieft sich der Sitzplatz im Laufe der Zeit mehr und mehr, so daß die Tiere schließlich (z. B. an den englischen Küsten im Old-Red-Sandstone) seitlich gesehen nur noch mit der Spitze des Gehäuses aus ihrem Wohnraum herausragen (JEFFREYS). Die Erscheinung erinnert an ein ähnliches Verhalten mancher Seeigel; wie die Vertiefungen zustande kommen, ist bisher keineswegs eindeutig geklärt. Ältere Exemplare von *Helcion* fressen sich, wie das BOUTAN beobachtet und beschrieben hat, in den Rhizoiden von *Laminaria* ebenfalls „Wohnlöcher“ aus.

Bewegung

Die Bewegungsformen mariner Prosobranchier sind häufig auch bei nahe verwandten Arten verschieden und zeigen stets enge Beziehungen zu der artspezifischen Umwelt der Tiere (über die Bewegungsformen der Larven s. S. IX. b 187). Bewegungsorgan der erwachsenen Tiere ist in erster Linie der Fuß; daneben spielt der mit dem Fuß eine Einheit bildende Schalenmuskel eine wichtige Rolle. Gelegentlich

⁹⁾ Dieses Bedenken gilt auch vielen in der Artenliste aufgeführten Tiefenzahlen gegenüber!

(*Truncatella*) scheint auch der Rüssel beteiligt zu sein. Bewegung mit Hilfe von Zilien (allein oder zusammen mit Muskeltätigkeit) ist bei kleinen Formen häufig.

1. **Bau und Funktion des Fußes.** — Der Fuß ist anatomisch ein Gebilde aus zahlreichen miteinander in den verschiedensten Richtungen verflochtenen Muskelfasern, zwischen denen Blutlakunen ausgespart sind; Bindegewebe ist nur spärlich entwickelt. Die Anordnung der Faserzüge ist je nach der Bewegungsart des betreffenden Tieres etwas verschieden; stets vereinigen sich die Faserzüge des Schalenmuskels mit denen des Fußes. Bei allen Arten, die ein Operculum aufweisen, zieht zum mindesten ein Teil des Schalenmuskels von seiner Anheftungsstelle an der Schale unmittelbar zum Operculum (vgl. Fig. 98), also in den hinteren Teil des Fußes. Bei Formen, denen das Operculum fehlt, kann der Schalenmuskel auch in den vorderen Teil der Sohle ausstrahlen; das geschieht, in Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise, z. B. bei den *Naticidae*.

Die Anordnung der Muskelfasern zu bestimmten Zügen, Schichten und Platten ist bisher nur bei wenigen Formen untersucht. Als Beispiel sei hier die mustergültige Darstellung erwähnt, die WEBER (1926) von der Muskulatur bei *Nassa mutabilis* gegeben hat; die Anordnung ist, soweit ich mich an eigenen Schnitten unterrichten konnte, im wesentlichen die gleiche wie bei unserer Nordseeform *Nassa reticulata*.

Physiologisch muß der Fuß der Prosobranchier ebenso wie der der Pulmonaten als „hohlorganartig“ oder „hohlmuskelig“ im Sinne JORDANs bezeichnet werden, d. h. die wechselnde und z. T. antagonistische Tätigkeit verschiedener Muskelgruppen bedarf einer Füllung der Hohlräume zwischen den Muskeln mit Flüssigkeit (Blut, Seewasser) und bestimmter tonischer Eigenschaften der Muskulatur (plastischer oder viskosoider Tonus). Nur so ist die Versteifung von Organen, die rein aus Muskelmasse bestehen, denkbar. V. UEXKÜLL hat für *Patella* gezeigt, daß der Schalenmuskel nur bei gesteigertem Innendruck des Blutes die Schale trägt, sonst aber unter ihr zusammensinkt; gleiches gilt auch mutatis mutandis für den Spindelmuskel bzw. „Fußstiel“ anderer Formen, z. B. bei *Aporrhais*, wo der hohlmuskelige Bau besonders deutlich ist. Es ist anzunehmen, daß auch bei Prosobranchiern, ebenso wie bei *Helix* (HERTER 1931) jede Muskelfibrille des Fußes gleichzeitig Träger der plastischen und der elastischen Eigenschaften des Muskels ist.

2. **Bewegungsformen.** — Unter den Formen der Bewegung sind diejenigen zu unterscheiden, die eine Fortbewegung auf einer Unterlage (Kriechbewegung), im Sande (Grabbewegung) oder im freien Wasser (Schwimmbewegung) gewährleisten und die mit diesen normalen Lokomotionsarten $\pm$ in Zusammenhang stehenden Sonderfälle der Umkehr-, Flucht- und Abwehrbewegungen. Schließlich sind diejenigen Funktionen des Fußes zu erwähnen, die bei Arten der Brandungszone ein Haften des Tieres auf einer festen Unterlage ermöglichen.

Die Formen der Fortbewegung auf einer Unterlage

sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, ja eigentlich Art für Art verschieden.

In der Mehrzahl der Fälle wird die Lokomotion durch Bewegungen des Fußes bewirkt, die wellenförmig von hinten nach vorn über die Kriechsohle verlaufen. Ebenso wie bei den Pulmonaten entstehen diese Wellen durch rhythmisch geordnete Kontraktionen der Längs- und Quermuskeln des Fußes. Jede Welle, die, etwa bei der Beobachtung durch eine Glaswand hindurch, am hinteren Ende des Fußes auftritt und, in gleichbleibendem Abstand von ihren Vor- und Nachläuferinnen, nach vorn zieht, entspricht einer Kontraktionsfront, in deren Bereich die Kriechsohle von der Unterlage abgelöst wird. Jeder Punkt der Fußsohle wird in dem Augenblick um einen gewissen Betrag nach vorn (orad) verschoben, in dem eine der rinnenförmigen Kontraktionswellen über ihn hinwegläuft; in der Zwischenzeit verharrt er am Ort. Die Summierung dieser kleinen „Schritte“ führt zu einer gleichmäßig gleitenden Vorwärtsbewegung von Körper und Schale.

Im allgemeinen scheint die Bewegung des Schneckenfußes nicht umkehrbar zu sein und, abgesehen von einer später noch zu besprechenden Beobachtung GERSCHS (1934), hat noch niemand einen Prosobranchier rückwärts kriechen gesehen. Wohl aber ist gelegentlich beobachtet worden, daß eine Wellenbewegung, statt von hinten nach vorn, von vorn nach hinten zu verlaufen scheint. Hierbei handelt es sich vermutlich um eine Täuschung, ähnlich der, die dem Beobachter an der MACHschen Wellenmaschine begegnen kann; sie pflegt sich vor allem einzustellen, wenn man seine Aufmerksamkeit auf die Konturveränderungen richtet, die der Fuß infolge der nach vorn wandernden Kontraktionen erleidet; die Einschnürungen am Umriß scheinen dann manchmal nach hinten zu ziehen.

Auch von *Littorina littorea* und von *L. obtusata* wird angegeben, daß auf dem Fuß der vorwärts kriechenden Schnecken Wellen von vorn nach hinten, also umgekehrt wie in den meisten Fällen, verlaufen. Diese Wellen sind in der Tat als Linien zu verfolgen, die, heller als die übrige Sohlenfläche, in gleichmäßiger Folge nach hinten ziehen und auf den beiden Hälften der Sohle gegeneinander versetzt sind. Nach eigenen (allerdings unvollständigen) Beobachtungen scheint mir bemerkenswert, daß stets dann eine Fußstelle nach vorn gezogen wird, wenn sie soeben von einer Welle verlassen wurde. Daraus könnte man schließen, daß es sich hier nicht um Kontraktionswellen handelt, die den von hinten nach vorn ziehenden Wellen anderer Prosobranchier homolog sind, sondern um Ablösungsfronten, an denen die Adhäsion mit der Unterlage gelöst wird. Man hat bei den Littorinen den Eindruck, daß am marschierenden Tier zunächst die ganze Muskelmasse des Fußes oberhalb der Sohlenfläche nach vorn geschoben wird und daß dann erst die Sohle unter wellenförmig verlaufender Loslösung von der Unterlage folgt.

Wichtig für das Verständnis der Bewegungsphysiologie bei Littorinen und anderen Prosobranchiern ist sicher auch die Erscheinung, daß Strandschnecken an Uferschutzmauern u. dergl. Stellen meiden, die von feuchten Algenrasen (*Cladophora*) bedeckt sind. SCHWARZ (1932) und

später LINKE (1933) haben auf diese Erscheinung aufmerksam gemacht und LINKE hat eine Photographie davon gegeben (Fig. 91). Andererseits meiden die Littorinen auch ganz trockene Stellen ebenso wie die feuchtschlüpfrigen, worauf schon HASEMAN hingewiesen hat: „je trockener die Unterlage, um so weniger gern wird sie überkrochen, bis schließlich überhaupt das Kriechen eingestellt wird“ (SCHWARZ 1932). Offenbar findet der Fuß in beiden Fällen nicht die zur Festhaltung notwendigen Bedingungen.

Bei einer Reihe von Formen (z. B. *Tritonalia*, *Nucella*, *Nassa*, *Aporrhais*, *Buccinum*-Arten) sind Wellenbewegungen auf der Sohlenfläche, jedenfalls bei Beobachtung mit unbewaffnetem Auge, nicht wahrzunehmen; dennoch erfolgt eine gleichmäßig gleitende Fortbewegung, genau wie bei anderen Prosobranchiern. Ob hier die Kontraktionswellen sehr klein sind, ob sie in Fronten oder unregelmäßig verteilt verlaufen, bedarf noch der Nachprüfung.

Daß es sich trotz dieser Verschiedenheiten in den meisten Fällen



Fig. 85.

Nassa reticulata; Hinterende des Fußes während einer Umkehrbewegung auf lockerem Sandboden; die Sandkörner wandern, teils einzeln, teils miteinander zu einer dünnen Schicht verklebt, mit gleichmäßiger Geschwindigkeit in Richtung der Pfeile; etwa 4:1. — Original.

um das gleiche Phänomen handelt, zeigt das bei vielen Arten gleichartige Verhalten von Fremdkörpern auf der Sohlenfläche lebender Tiere: Während der Fuß, in Berührung mit einer festen Unterlage, auf ihr nach vorn geschoben wird, zeigt er, freischwebend gehalten, die Erscheinung, daß Körper auf seiner Fläche nach hinten wandern, — der reziproke Ausdruck des gleichen Geschehens. Besonders eindrucksvoll ist dieser Vorgang zu demonstrieren, wenn man eine *Nassa reticulata* veranlaßt, auf losem Sande die Umdrehhandlung auszuführen; der Fuß liegt dann vorübergehend vorn bereits dem Boden auf, während er hinten frei in die Höhe ragt. Jetzt sieht man eine geschlossene Wand von Sandkörnern sich vom Boden er-

heben und auf der Sohlenfläche kaudad (d. h. fast senkrecht nach oben) wandern (Fig. 85). Zugleich erhellt diese Beobachtung (die ich gelegentlich im Seewasseraquarium des Gießener Zoologischen Institutes machen konnte) die Bedeutung der Schleimabsonderung auf der Unterseite des Fußes: Ohne diese wäre die Bildung einer geschlossenen Wand von Sandkörnern und ihre gleitende Verbindung mit der Sohlenfläche nicht wohl denkbar.

Die Wellenbewegung des Prosobranchierfußes verläuft in vielen Fällen gleichmäßig über die ganze Breite der Sohle („monotaxisch“, VLÈS). Bei einer Reihe von Arten ist jedoch eine physiologische Längsteilung des Fußes in zwei Hälften zu beobachten („ditaxisch“, VLÈS); morphologisch kommt diese Teilung in einer deutlichen, median auf der

Fußsohle verlaufenden Linie zum Ausdruck, die vermutlich einer bindegewebigen Scheidewand entspricht (Fig. 86). Gelegentlich ist diese Mittellinie rinnenartig vertieft (*Phasianella*); bei *Rissoa* sollen hier besonders zahlreiche Drüsen münden. Bei allen Arten mit Längsteilung der Fußsohle (*Helcion pellucidum*, *Lacuna*-, *Littorina*-, *Rissoa*-, *Cerithiopsis*-Arten, *Nucella lapillus*, *Pelaeoneeria*, *Trochidae* u. a.) sind die Wellensysteme der beiden Hälften (soweit Wellen überhaupt sichtbar sind) gegeneinander versetzt (Fig. 86). Da infolgedessen die Kontraktionen zu verschiedenen Zeitpunkten das Vorderende erreichen, ergibt sich auch eine gewisse Verschiedenheit im Vortrieb auf den beiden Seiten, sodaß ein deutliches Pendeln des Körpers und der Schale die Folge dieser Art „bipeder“ Fortbewegung ist. Die Geschwindigkeit der Wellensysteme kann auf beiden Seiten eine verschiedene sein; so vermögen die Tiere Wendungen auszuführen nach dem Prinzip eines Tanks, der bei verschiedener Geschwindigkeit seiner Raupenbänder Kurven fährt. Auch die Fußspur mancher ditaxisch kriechender Prosobranchier zeigt auf weichen Medien eine deutliche Zweiteiligkeit (*Nucella lapillus*).

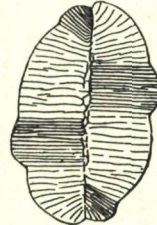


Fig. 86.
Trochide; Fußsohle von unten durch die Glaswand des Aquariums gesehen, als Beispiel für das „ditaxische“ Verhalten des Prosobranchierfußes; etwa 3:1.
Nach ROBERT.

Bemerkenswerte Mitteilungen über eine Rückwärtsbewegung bei ditaxisch laufenden Schnecken hat kürzlich GERSCH (1934) veröffentlicht. Er konnte beobachten, daß einmal ein *Helcion* ohne sichtbaren Anlaß nach rückwärts kroch und vermochte bei *Gibbula cineraria* einen rückwärts gerichteten Verlauf der Wellen des Fußes, verbunden mit Rückwärtsbewegung, zu verfolgen. Dergleichen taten die Schnecken allerdings nur in Zwangslagen: Wurde beim Kriechen im Hang, also mit nach oben gerichteter Sohle, diese vorn stärker belastet, so suchte die Schnecke sich durch eine Drehbewegung von diesem Druck zu befreien. Die Wellenzüge nahmen auf den beiden Hälften des Fußes entgegengesetzte Richtung an und drehten so das Tier am Ort (ebenfalls nach dem „Tankprinzip“, s. o.!). Wurde das Tier auch daran verhindert, die Schale und damit sich selbst zu drehen (Einsperren in einen engen, von Plastilin ummauerten Raum), so traten auf beiden Hälften rückwärts verlaufende Wellenzüge auf, die ein kurzes Nachrückwärtsmarschieren zur Folge hatten, zwischendurch allerdings von vorwärts gerichteten Wellenzügen wieder abgelöst wurden.

Für die Beurteilung der Wellenbewegung des Schneckenfußes wäre der Nachweis der willkürlichen Umkehrbarkeit natürlich von großer Bedeutung und würde neue Fragen aufwerfen, vor allem auch was die Beziehung zum Nervensystem betrifft. Eine Untersuchung der geschilderten Erscheinungen auf breiterer Grundlage ist also dringend erwünscht.

Einige Formen kriechen nicht durch Wellenbewegung, sondern

sozusagen schrittweise. WEBER hat diesen Typ der Fortbewegung¹⁰⁾ bei *Aporrhais* anschaulich geschildert (Fig. 87). Beim Pelikansfuß ist die Verbindung zwischen Kopf und Fuß deutlich abgesetzt („Fußstiel“, WEBER) und kann durch Muskelkontraktion zu einen länglichen Zylinder gestreckt werden. Ein „Schritt“ der Schnecke beginnt damit, daß sie, durch eine Streckung des Fußstieles bei ruhendem Fuß, zunächst einmal die Schale hochhebt, nach vorn zieht und wieder niederlegt. Der Bau der *Aporrhais*-Schale zeigt jetzt eine sehr sinnvolle Beziehung zur Lokomotion. Das Gehäuse liegt an zwei Stellen (Fig. 87, *b* u. *b'*) derart dem Boden auf, daß zwischen ihnen ein regelrechter „Tunnel“ ausgespart bleibt. Wenn die Schale ruht, vermag sich in diesem Hohlraum

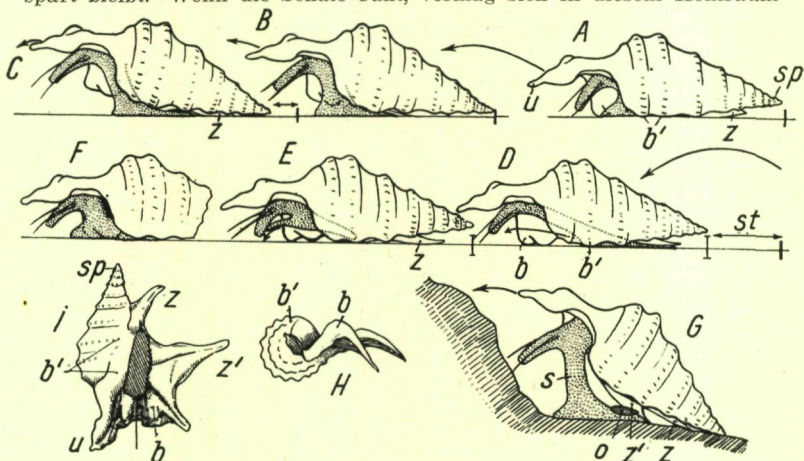


Fig. 87. *Aporrhais pes pelecani*; Fortbewegung in mehreren Stadien (A—D). Pfeile bedeuten die Bewegungsrichtung. Doppelpfeile die Strecken (*st*), um die das Gehäuse vorwärts kam. — *I* Tier mit Gehäuse von unten, Fußsohle schraffiert; *H* Gehäuse von der Nabelseite; *G* Tier beim Erklettern eines steilen Abhanges. *o* Deckel, *sp* Apex, *u* vordere Zacke. — Nach WEBER.

der Fuß von der Unterlage zu lösen und völlig freihängend nach vorn zu schwingen. Das geschieht im wesentlichen durch starke Verkürzung des „Fußstieles“. Sobald der Fuß wieder mit voller Sohle dem Boden aufliegt, kann die Schale nachgezogen werden usw. Mit Hilfe einer besonders starken Streckung des Fußstieles vermag *Aporrhais* auch Abhänge zu erklimmen (Fig. 87 *G*). Im Rahmen dieser Fortbewegungsart bekommen auch die merkwürdigen „Zehen“ des Pelikanfußes (Fig. 87, *z*, *z'*) ihren Sinn: sie verhindern ein Rollen des Gehäuses um seine Längsachse.

Ganz ähnlich wie *Aporrhais* scheint *Truncatella truncata* zu kriechen; bei dieser Art haben schon DRAPARNAUD und PHILIPPI betont,

¹⁰⁾ Ich halte es nicht für glücklich, hier von „arhythmischer Fortbewegung“ zu sprechen, wie es WEBER im Anschluß an PARKER getan hat, um zu kennzeichnen, daß hier die Wellenbewegung keine Rolle spielt. Niemand wird, ohne ausdrückliche Definition, beim Terminus „arhythmisch“ annehmen, daß sich die Phasen der Bewegung in regelmäßiger Folge wiederholen; das aber gerade ist hier der Fall!

sie kriechen „wie eine Spannerraupe“. Zunächst wird der vordere Teil des Fußes vorgeschoben und festgeheftet, dann der hintere nachgezogen. Nicht ganz geklärt ist, ob dabei immer oder nur gelegentlich der Rüssel eine Rolle spielt, indem er sich festheftet. Jedenfalls ist er an der ganzen Bewegung deutlich beteiligt: Bevor das Tier den vorderen Teil seines Fußes vorschiebt, gibt es seinem Rüssel größtmögliche Ausdehnung und bringt dadurch (vermutlich auch durch Verkürzung des Fußstieles! ANKEL) die Schale nach vorn. Wenn nun der vordere Teil des Fußes unter den Rüssel vorgeschoben wird, fällt die Schale wieder etwas zurück und wird zum zweiten Male mit nach vorn genommen, wenn der hintere Teil des Fußes vorgeschoben wird. Auch *Cerithium reticulatum* kriecht, indem es von Zeit zu Zeit die schwere Schale durch Kontraktion des Spindelmuskels bzw. des Fußstieles nachzieht.

Grabbewegungen. — Die Wellenbewegung des Fußes ist in keinem Falle imstande, den Körper und die Schale von der Oberfläche weg in den Sand hineinzuführen. Hier sind vielmehr andere Bewegungsformen notwendig, die stets darauf hinauslaufen, einen vorgestoßenen Teil des Fußes im Sande zu verankern und von diesem Anker aus den übrigen Körper nachzuziehen. Stets ist aus diesem Grunde die grabende Bewegung eine ruckweise: Anker auswerfen — nachziehen — Anker auswerfen — nachziehen, ein Prinzip, nach dem die Wattenfischer ihre aufgelaufenen Schiffe in tieferes Wasser bringen.

Bei den *Naticidae*, von denen bisher nur die Mittelmeerformen *Natica josephina* und *Natica millepunctata* näher untersucht sind (WEBER), kommt zu dem Verankerungsprinzip in gewissem Umfange auch ein Schiebeprinzip hinzu. Die Tiere graben, indem Propodium und Metapodium abwechselnd geschwellt und von Schwellwasser entleert werden, was in rascher Folge geschehen kann. Zunächst (Fig. 88) stößt sich der

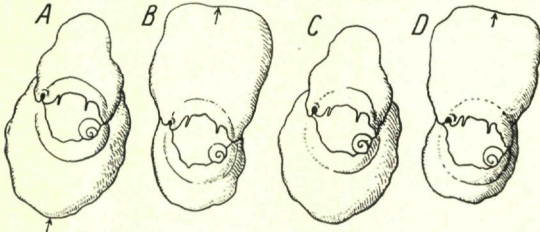


Fig. 88. *Natica josephina*; Grabbewegung in 4 Phasen; $\frac{1}{3}$ nat. Gr. — Nach WEBER.

schwellende Vorderfuß als Keil in den Sand, verbreitert sich dann vorn und wird so zum Anker. Jetzt setzt seine Entleerung ein, während gleichzeitig der Hinterfuß zu schwellen beginnt. Das Gehäuse wird durch Verkürzung des Vorderfußes nachgezogen und zugleich durch die Schwellung des Hinterfußes vorgestoßen. Über den Mechanismus des dabei sich abspielenden Schwellwassertransports ist bisher nichts bekannt.

Im Gegensatz zu den *Naticidae* graben die *Nassa*-Arten nicht mit Hilfe von Schwellwasser, sondern nur durch Muskelkontraktionen; der

Fuß wird vorgestoßen, verankert und dann das Gehäuse nachgezogen; diese Folge muß mehrfach wiederholt werden, bis das Tier im Sande verschwunden ist. Über die hierbei zweifellos eintretenden erheblichen Formveränderungen des Fußes ist noch nichts näheres bekannt.

Ein grabendes Tier ist auch *Mangela nebula*; sie bohrt sich in den Sand ein, wenn Ebbe läuft (JEFFREYS). *Buccinum* vermag sich nicht einzugraben, hat aber die Gewohnheit, den Fuß etwas in den Untergrund zu versenken, wenn es sich auf weichem Boden befindet (BROCK). *Hydrobia ulvae* gräbt sich auf dem Schlickwatt gerne ein wenig ein.

Kein Prosobranchier des Gebietes ist in erwachsenem Zustand imstande, aktiv frei zu schwimmen. Kleinere Formen vermögen an der Unterseite der Wasseroberfläche zu hängen und, sei es mit Hilfe von Wellenbewegung des Fußes oder durch Flimmerschlag, entlang zu gleiten. Durch Ausscheidung eines Schleimfadens kann ferner eine Art „Fallschirm“ geschaffen werden, an dem hängend das Tier von Strömungen umhergetrieben wird. Auch Prosobranchierlarven nach der Metamorphose, d. h. nach Verlust des Velums, treiben mitunter noch eine Weile passiv frei im Plankton, z. B. die Hydrobiden (nach HENKING und HAGMEIER aus ANKEL 1929). Über ein massenweises passives „Schwimmen“ von Hydrobiden hat SCHWARZ (1929) berichtet: Waren bei starker Sonnenbestrahlung während der Ebbe die Schalen der Hydrobiden auf den Wattenflächen völlig abgetrocknet, dann wurden sie bei auflaufender Flut nicht völlig benetzt und blieben an der Wasseroberfläche, gehalten von der Oberflächenspannung, hängen. Millionen von Hydrobiden ließen das Meer weithin wie berußt erscheinen. Es ist wahrscheinlich, daß solche Ereignisse bei der Bildung der Strandsäume aus Hydrobiden-schalen (s. S. IX. b 202, 227) eine Rolle spielen.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß es für manche Arten die Fähigkeit gibt, auf hydrostatischem Wege im Wasser nach oben und nach unten zu gelangen. So wird z. B. für *Viviparus* angegeben, daß die Schnecke imstande sei, ähnlich wie die Lymnäen im Wasser aufzusteigen und nach Belieben wieder abzusinken (aus DU BOIS-REYMOND); diese Beobachtung bedarf einer Prüfung.

3. Umdrehbewegungen. — Bei den meisten Prosobranchiern wird durch die bezugsweise schwere Schale der Schwerpunkt des ganzen Tieres weit nach außen verlagert und liegt vor allem entfernt von der Achse des kriechenden Fußes. Ein Herauskippen aus der normalen Kriechlage ist deshalb ein verhältnismäßig „alltägliches“ Ereignis, soweit es sich nicht um festsitzende Formen (*Patellidae*, *Fissurellidae*) handelt. Die Wiederherstellung der normalen Lage wird durch reflexartig einsetzende und ablaufende Handlungen, durch „Umdrehreflexe“ bewirkt. H. WEBER hat für eine Reihe von Arten eine vorbildliche Untersuchung der Umdrehreflexe durchgeführt (1926). Es hat sich gezeigt, daß bei allen untersuchten Arten deutliche Beziehungen zwischen artspezifischer Umwelt, normaler Fortbewegung, Umdrehbewegung und Gehäusebau bestehen. Die an Felsen festsitzenden Arten der *Patellidae* und *Fissurellidae* zeigen keinen (oder einen unvollständigen) Umdrehreflex und sind daher hilflos, wenn sie in ruhigem

Wasser auf den Rücken gelegt werden. In ihrem normalen Biotop bedeutet das keinen Nachteil: Eine Ablösung von der Unterlage kommt praktisch kaum vor; sollte wirklich einmal ein Tier in Rückenlage geraten, so wird die Umdrehung über kurz oder lang von den Brandungswellen besorgt.

Durch abnorme Lage des Gehäuses (Mündung oben) werden die Umdrehreflexe ausgelöst. Sie gliedern sich dann in Gewinnung eines Haltes und in die eigentliche Umdrehhandlung. Gelingt es dem Tier nicht, unmittelbar Halt am Boden oder an einem in der Umgebung vorhandenen festen Gegenstand zu finden, dann setzen Suchbewegungen ein.

Die Umdrehbewegung beginnt bei *Aporrhais pes pelecani* und bei *Muricidae* (*Murex brandaris* und *M. trunculus*) und *Naticidae* (*Natica josephinia* [Fig. 89] und *N. millepunctata*) damit, daß das Vorderende

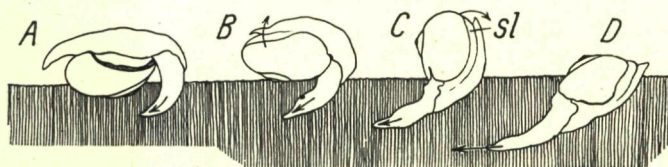


Fig. 89. *Natica josephinia*; Umdrehbewegung in 4 Phasen. Der (senkrecht schraffierte) Sand ist durchsichtig gedacht. sl hinterer Schalenlappen des Fußes. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.
Nach WEBER.

des Fußes den Boden berührt, bei *Trochidae* (*Gibbula magus*) und *Nassidae* (*N. mutabilis*, *N. reticulata*) damit, daß das Hinterende das gleiche tut. Abgesehen von den *Nassa*-Arten, die eine speziell entwickelte Muskulatur haben, kann man sagen, daß die Tiere mit monotaxischer Wellenbewegung mit dem Vorderende, solche mit ditaxischer Wellenbewegung mit dem Hinterende des Fußes beginnen. Bei der endgültigen Schwenkung spielt der Fußstiel die wichtigste Rolle, indem er nicht nur das Gehäuse aus der Rückenlage aufrichtet, sondern auch die richtige Lage von Gehäuse zu Fuß durch Drehung um eine ungefähr im Fußstiel zu denkende Achse wieder herstellt.

Die enge Beziehung zum artspezifischen Biotop wird besonders darin deutlich, daß *Aporrhais pes pelecani* und *Naticidae* sich auf Glasboden nicht umzudrehen vermögen, weil der Fuß, ehe die Umkehrhandlung einsetzt, entweder auf Sand (oder Schlick) verankert (*Aporrhais*) oder sogar regelrecht in den Untergrund eingegraben werden muß (*Naticidae*; Fig. 89). *Nassa mutabilis* (und ähnlich *N. reticulata*) vermögen sich außerordentlich rasch aufzurichten, indem sie mit dem lang ausgezogenen Hinterende des Fußes fest und rasch auf den Boden schlagen. Für einen Augenblick werden dadurch Gehäuse und Fuß ruckartig von der Unterlage abgehoben; es kommt ein „Sprung“ in die richtige Lage zustande, in dessen Verlauf auch das Gehäuse in seine normale Stellung zum Fuß zurückgedreht wird.

Die besondere Form des Gehäuses von *Aporrhais* bringt es mit sich, daß die Schale nur nach der Seite hin umgedreht werden kann, die keine „Zehen“ aufweist; hier ist für den nach dem Boden strebenden

Fuß eine ganz bestimmte Stelle, eine glatt polierte Einbuchtung neben dem nach vorn verlaufenden Stachel vorgesehen (Fig. 87, *J*, zwischen den Buchstaben *u* und *b*¹), durch die er auf kürzestem Wege die Unterlage erreichen kann; auch zwischen Gehäusebau und Umdrehhandlung bestehen also deutliche Beziehungen. Die Verlängerung des Fußes, die notwendig ist, um bei verkehrt liegender Schale den Boden zu erreichen, ist im übrigen gerade bei *Aporrhais* noch erheblich. — Über die Auslösung der Umdrehreflexe s. unten, S. IX. b 139.

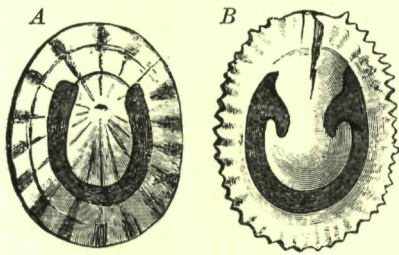
Bei *Nassa mutabilis* und *N. reticulata* kommt ein eigenartiger Fluchtreflex vor, der in einer Reihe rasch hintereinander ausgeführter Umdrehbewegungen besteht. Auf einen Reiz hin (vgl. auch S. IX. b 145), im natürlichen Biotop meist bei Berührung durch einen Seestern oder einen Seeigel, wirft das Tier die Schale aus der normalen Haltung so nach vorn, daß die Mündung nach oben schaut. Mit der eben geschilderten Sprungbewegung erfolgt dann die Wiederaufrichtung der Schale, die sofort von neuem nach vorn geworfen wird; ein zweiter Sprung schließt sich an, die Schale wird wiederum aufgerichtet, vorgeworfen und so fort in etwa zehnfacher Wiederholung. Das Ergebnis ist eine Fortbewegung, die bedeutend rascher als das normale Kriechen das Tier in der alten Richtung, wenn auch in Zickzacklinie, vorwärts bringt, als Fluchtbewegung also durchaus zweckentsprechend ist.

H. HOFFMANN (1930) hat außer der Fluchtbewegung bei *Nassa mutabilis* auch eine Abwehrbewegung beobachtet, die auftrat, wenn der Fußrücken chemisch gereizt wurde. Die Schnecke führt dann den leicht kontrahierten Fuß in Pendelbewegung am Gehäuse vorbei, „als ob durch die Schale ein unangenehmes Reizmittel abgerieben oder abgewischt werden sollte“ (HOFFMANN). Es handelt sich dabei offenbar um einen besonderen Reflex, nicht um eine unvollständige Fluchtbewegung.

Eine Abwehrbewegung scheint, nach der Schilderung KRUMBACHS (1917), auch den Patellen zukommen. Sobald sich eine *Murex* einer *Patella* auf den Rücken setzte, reckten sich die Tiere „mit kurzem Ruck in die Höhe“, stießen Exkremente aus und versuchten sich durch Schlenkern (von ANKEL gesperrt) und schnelle Flucht vom Feinde zu befreien“. Bei der Fluchtbewegung legten die Tiere in 10 sec 1 cm zurück.

Bei Patellen und anderen Arten mit schildförmiger und symmetrischer Schale hat auch der Schalenmuskel eine sym-

Fig. 90.
Gehäuse von *Patella* (A) und *Emarginula* (B),
von unten gesehen, um die Formen des
Muskelansatzes zu zeigen. — Aus SIMROTH.



metrische Gestalt angenommen (Fig. 90). Aus einem strangförmigen, zu Drehungen um die eigene Achse in gewissen Grenzen fähigen Gebilde

ist eine hufeisenförmige, starre Wand geworden; in Zusammenhang damit hat die relative Masse der Muskulatur und die Ausdehnung ihrer Ansatzfläche zugenommen. Auch die Funktion ist nunmehr eine andere, d. h. eine eingeschränkte: Sie besteht allein darin, den Körper, vor allem den Fuß, der Schale zu nähern, d. h. bei festgehefteter Sohle die Schale dem Untergrund anzupressen.

Als Haftorgan vollbringt der Fuß vieler Dokoglossen, vor allem der *Patellidae*, sehr erhebliche Leistungen. Von älteren Autoren wird angegeben, daß man an *Patella*-Schalen bis zu 15 kg hängen kann, ehe sie abreißen. Später hat MENKE (hier und bei KRUMBACH 1917 findet sich die Literatur) weitere Daten gegeben. Er konnte Belastungen bis zu 6.5 kg erreichen und fand, auf 1 qcm der Fußsohlenfläche umgerechnet, eine Haftfähigkeit von maximal 3.7 kg.

Die Haftleistungen sind keineswegs völlig geklärt. Als physikalisch wirkender Faktor kommt Luftdruck nicht in Frage; der Fuß wirkt weder als Ganzes noch in einzelnen Abschnitten als Saugnapf, auch unter dem Rezipienten bleiben belastete Tiere haften, radiale Einschnitte in den Fuß beeinflussen die Haftfähigkeit nicht. Wirksam ist vielmehr vermutlich eine hochgradige Adhäsion zwischen dem Fuß und dem Untergrund, die von bestimmten Leistungen der lebenden Muskulatur abhängig und selbst auf sehr glatten Flächen (Glasplatten) wirksam ist. Es ist ein leichtes, „unvorbereitete“ Patellen durch einen raschen seitlichen Schlag von der Unterlage zu lösen, während sie, einmal gereizt, selbst mit einer Messerklinge nur unter Zerreißen des Fußes abgesprengt werden können (H. WEBER 1926). Im Augenblick der Störung oder beim Herannahen einer Brandungswelle wird also durch Nervenreiz an die Muskulatur sofort eine festere Verbindung mit dem Untergrund geschaffen. Verwendet man Glasplatten als Unterlage, so läßt sich zeigen, daß die Fußsohlenfläche des Tieres im Augenblick der Festheftung sich verbreitert.

Es ist wahrscheinlich, daß bei der Anheftung der Patellen auch der von der Fußsohle abgeschiedene Schleim eine Rolle spielt, indem er durch Ausfüllung der feinsten Zwischenräume die Adhäsion verbessert. Daß die Tiere sich aber regelrecht damit „ankleben“, wie schon RÉAUMUR glaubte und später MENKE (1911) wieder angenommen hat, ist nicht sehr einleuchtend, wenn man die rasche Zunahme der Haftfestigkeit nach Reizungen und ihre später wieder sich einstellende Verminderung in Rechnung zieht. Die von MENKE mitgeteilte Beobachtung, daß die Haftfestigkeit mit der Dauer des Festsitzens an einer Stelle zunimmt, könnte allerdings auf eine zunehmende Erhärtung klebenden Schleims zurückgeführt werden. Doch würde die Gewohnheit der Patellen, von ihrem Stammplatz aus in die nähere Umgebung regelmäßige Ausflüge zu unternehmen, eine Anklebung immer wieder illusorisch machen. Hier sind also offenbar noch zahlreiche Fragen zu lösen.

Auch das Kriechen der Prosobranchier ist deutlich abhängig von einer bestimmten Adhäsion zwischen Fuß und Untergrund. Das zeigen z. B. die Littorinen: „Je trockener die Unterlage, um so weniger gern wird sie überkrochen“ (SCHWARZ 1932). Völlig trockene Steine

vollends vermag eine *Littorina* überhaupt nicht zu überschreiten, und ebensowenig kann sie sich auf den glitschigen Flächen bewegen, die durch die Rasen von *Cladophora* gebildet werden. Da diese Alge gleichzeitig ein beliebtes Futter für die Littorinen darstellt, sammeln sie sich am Rand der von ihr bewachsenen Flächen an, oft dicht gedrängt in mehreren Reihen hintereinander, wie das LINKE (1933) beschrieben und in durch eine eindrucksvolle Photographie belegt hat (Fig. 91). ANKEL konnte gelegentlich beobachten, daß eine *Littorina*, die auf

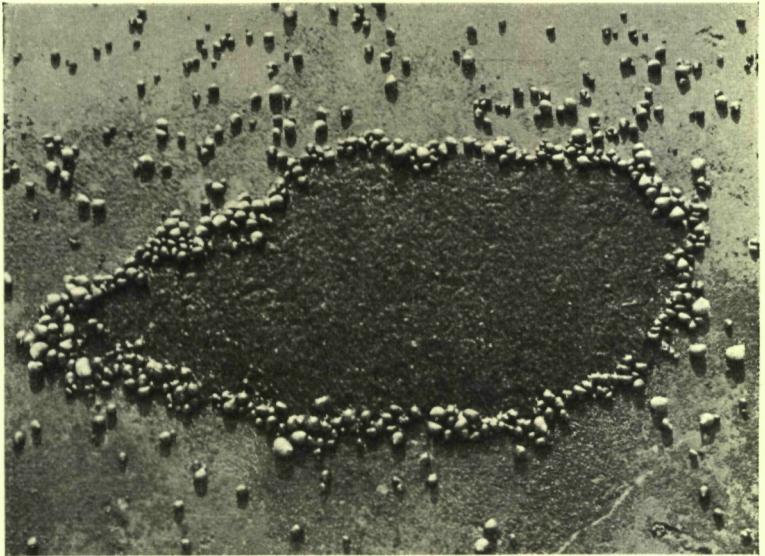


Fig. 91. Betonblock aus der Gezeitenzone des Helgoländer Hafens; Ansammlung zahlreicher Individuen von *Littorina littorea* entlang der Grenze eines *Cladophora*-Rasens. — Nach LINKE.

trockenen Sandstrand geraten war, dort mit Hilfe starker Schleimabsonderung kroch und ähnlich wie eine *Helix* eine glänzende Spur hinterließ.

V. UEXKÜLL hat die Vorstellung entwickelt, daß bei *Patella* die Verbindung der Schale mit dem Schalenmuskel auf dem gleichen Prinzip beruhe wie das Festhaften des Fußes auf einer Unterlage: „Die *Patella* besitzt zwei Füße, mit dem einen haftet sie am Felsen, mit dem anderen trägt sie ihre Schale.“ Hält man eine *Patella* über eine Kerzenflamme, so läßt sie auf diesen „Reiz“ hin die Schale fahren, die sie, nach v. UEXKÜLL, mit saugnapfähnlichen Anschwellungen am Ende der „Bänder“ des Schalenmuskels festgehalten hat. Gegen diese Vorstellung sind Einwendungen zu machen. Ebensowenig wie zwischen Fuß und Unterlage ist eine Saugnapfwirkung zwischen Schalenmuskel und Schale anzunehmen, und gerade die durch v. UEXKÜLL selbst angeführte Tatsache,

daß die Schale an der Innenseite „längs der schmalen Ansatzfläche des Schalenmuskels ein wenig angeraut“ ist (vgl. Fig. 90), widerspricht einem Saugnapfprinzip der Anheftung. Das einzig gemeinsame zwischen beiden „Anheftungen“ ist vielmehr die in beiden Fällen wirkliche Adhäsion, der recht erhebliche Unterschied aber ist darin zu erblicken, daß in einem Falle (Fuß-Unterlage) diese Adhäsion willkürlich zur Wirksamkeit gebracht und wieder aufgehoben werden kann, im anderen Falle (Schalenmuskel-Schale) nicht. Sicher erfolgt die Loslösung der Schale vom Schalenmuskel über der Kerzenflamme infolge einer Schädigung der hier die feste Verbindung herstellenden Teile des Epithels oder durch gewaltsame Kontraktion der Muskulatur.

4. **Zilienbewegung.** — Bei vielen kleineren Prosobranchiern tritt an Stelle einer Bewegung mit Hilfe der Muskulatur eine Bewegung mit Hilfe von Zilien. Der Zilienschlag unterliegt regulatorischen Einflüssen des Nervensystems. Er kann abgestoppt und wieder in Gang gesetzt werden (*Skeneopsis planorbis*, nach GERSCH 1934), ja, es scheint, daß er mitunter auch seine Richtung und damit die Bewegungsrichtung des Tieres ändern kann. Die mit Hilfe der Zilien erzielte Geschwindigkeit ist erheblich: PLATE (1896) hat für *Caecum auriculatum* angegeben, daß ein Tier in 1 min 25 mm, d. h. also das Zehnfache der eigenen Körperlänge, zurückzulegen vermag.

Von der Bewegung planktonischer Larven wird weiter unten noch die Rede sein (S. IX. b 187). Vermutlich kriechen auch manche Jungtiere nach der Metamorphose zunächst noch eine Zeitlang mit Hilfe von Zilien.

5. Von passiver Ortsbewegung ist oben bereits die Rede gewesen, soweit sie „schwimmend“ erfolgte. Eine amüsante andere Form passiver Bewegung zeigt *Littorina littorea*: Erreicht bei heißem Wetter die Austrocknung der Felswände oder Mauern über dem Wasserspiegel einen bestimmten Grad, so „entvölkert sich der *Littorina*-Saum zusehends und -hörend: Ein Schneckengehäuse nach dem andern sieht und hört man die Böschung herunterkullern“ (A. SCHWARZ 1932). Es ist nicht gesagt, daß es sich dabei nur um ein „Sichnichtmehrhaltenkönnen“ handelt, denn an anderen trockenen Stellen findet man *Littorinen* auf der Unterlage festgeklebt. Die Wahl zwischen beiden „Retzungsmethoden“ könnte also vorhanden sein.

6. Über aktive Wanderungen von Prosobranchiern ist so gut wie nichts bekannt. Manche Arten (*Lamellaria*, *Lacuna*, *Urosalpinx*, *Nucella*) scheinen zur Fortpflanzungszeit an den bei der Laichablage bevorzugten Plätzen zusammenzuströmen. FORBES & HANLEY geben, die Ausbreitung von *Acmaea testudinalis* betreffend, Daten, die beweisen sollen, daß diese Art S-wärts am Vordringen sei. Über die Ausbreitung von *Hydrobia jenkinsi* im Gebiet und von *Littorina littorea* in Amerika wird unten noch zu reden sein (S. IX. b 207, 209).

Stoffwechsel

1. **Ernährung.** — Nach der Art der Nahrung lassen sich im Groben Fleischfresser, Spezialisten, Parasiten und Pflanzenfresser unterscheiden.

Ausgesprochene Fleischfresser sind die *Naticidae*, *Muricidae*, *Buccinidae*, *Nassidae*, *Fasciolaridae* und *Pleurotomidae*. Unter ihnen sind die *Naticidae* Jäger, die sich lebender Beute bemächtigen, die Vertreter der übrigen Familien in erster Linie Aasfresser. Wie die höchst eigentümliche Radula der *Pleurotomidae* arbeitet, welche Bedeutung die bei diesen Formen nachgewiesene Giftdrüse hat, ist nicht klargestellt, aber eine andere als räuberische Lebensweise bei dieser Art Mundbewaffnung nicht wohl denkbar.

Alle *Naticidae* leben im Biotop des reinen oder schlickigen Sandes und jagen auf dem Boden oder in ihm nach ihrer meist aus Muscheln bestehenden Beute. G. CHR. HIRSCH (1915) hat anschaulich geschildert, wie eine *Natica* eine *Macra*, die springend zu entweichen sucht, verfolgt, packt und mit ihrer Beute im Sande verschwindet. Alle *Naticidae* führen ein derartiges Jägerdasein, und alle verzehren ihre beschaltete Beute durch ein in die Kalkschale gebohrtes Loch von auffallender Regelmäßigkeit.

Wie bohren die *Natica*-Arten? Diese Frage ist bis heute nicht geklärt. Als erster hat SCHIEMENZ sich näher mit dem Vorgang beschäftigt und gezeigt, wie die Schnecke eine Muschel mit dem Fuß um-

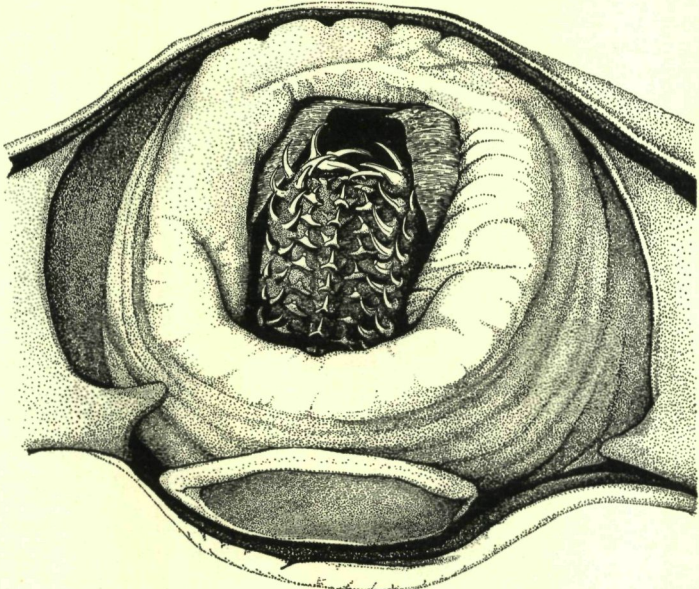


Fig. 92. *Natica millepunctata*. Rüssel mit „Bohrdrüse“, beobachtet bei Reizung des Tieres mit einem Fleischstückchen, außerhalb des Wassers. Der Rüssel wird oben bedeckt vom Mantel, unten vom Propodium. Die beiden Kopftentakel stehen auf einer vortretenden Hautfalte und sind so weit nach unten verlagert, daß sie rechts und links von der tellerförmigen Bohrdrüse zu liegen kommen. In der Rüsselöffnung erscheint die Radula, unten gespreizt, oben zunehmend zusammengelegt; darüber, bißbereit, die Kiefer. Etwa 10:1.

Original, kombiniert nach Lebendbeobachtungen und nach fixierten Tieren.

klammert und so festhält, daß der Rüssel auf die Schale des Beutetieres zu liegen kommt. Seiner Vorstellung nach arbeitet in dieser Anordnung ein unterhalb des Rüssels gelegenes scheibenförmiges Organ (Fig. 92) auf chemischem Wege, und zwar durch Abscheiden freier Säure, als „Bohrdrüse“. Nun ist in der Tat das fragliche (von TROSCHEL ursprünglich als Saugnapf beschriebene) Organ mit zahlreichen dichtgestellten, schlauchförmigen Drüsen ausgestattet, die an der Oberfläche münden (eigene, bisher un veröffentlichte Untersuchungen gegen P. H. FISCHER 1922); aber freie Säure wird hier nicht abgeschieden (G. CHR. HIRSCH 1915, P. H. FISCHER 1922), fehlt übrigens auch den Bukkal- und Ösophagealdrüsen (P. PANCERI 1869). Dennoch sprechen verschiedene Umstände für eine Beteiligung der „Bohrdrüse“ am Bohrvorgang und für eine chemische Wirksamkeit: Es besteht anscheinend stets eine Übereinstimmung zwischen dem Durchmesser des Bohrloches und der Drüse; Bohrlöcher in farbigen Schalen (*Tellina radiata* L.) zeigen am Rande verfärbte Zonen, frisch begonnene Bohrungen Veränderungen der Schalenoberfläche, die nur als Ätzwirkungen gedeutet werden können (bisher unveröffentlichte Beobachtungen ANKELS an Schalen von *Nassa mutabilis*, die von *Natica millepunctata* befallen wurden); es bleibt aber vorläufig unklar, welche Vorgänge sich hier abgespielt haben. Eine Beteiligung der Radula ist natürlich denkbar, wenn auch aus mechanischen Gründen gerade bei den *Natica*-Arten wenig wahrscheinlich (vgl. Fig. 92). Schließlich ist bemerkenswert, daß m. W. niemals Bohrlöcher in Krebspanzern beobachtet worden sind, deren Herstellung doch bei reiner Radulawirkung keine Schwierigkeiten bereiten sollte.

Alle von *Naticidae* hergestellten Bohrlöcher haben außen einen größeren Durchmesser als innen, ein Schliff senkrecht zur Schale zeigt entsprechend nach innen zusammengeneigte Begrenzungsflächen der gebohrten Öffnung; doch steht der Neigungswinkel der Bohrlochränder in keiner deutlichen Beziehung zur Schalendicke (P. H. FISCHER 1922), der innere Rand ist meist etwas unregelmäßig in der Begrenzungslinie (Fig. 93). Beim Ansetzen der Bohrung werden offensichtlich bestimmte Stellen am Beutetier bevorzugt: Bei Muscheln pflegt in den meisten Fällen der Angriff rechts oder links neben dem Schloß (Fig. 93), bei eigenen Artgenossen dicht oberhalb des Nabels, bei anderen Prosobranchiern (*Nassa*, *Cerithium*; nach eigenen Beobachtungen) links oberhalb der Mündung auf der Wölbung des ersten Umganges zu erfolgen (Fig. 94). Die Literatur über die Frage, warum von der bohrenden *Natica* gerade diese Stellen bevorzugt werden (SCHIEMENZ 1887, P. H. FI-



Fig. 93.
Tellina baltica: linke Schalenklappe, von einer *Natica* angebohrt. Die dunklen Flecken auf der Schale sind Reste von Endplatten, mit denen Byssusfäden von *Mytilus* an der Schale (nach dem Tode des Tieres) befestigt waren. 2:1.
Nach einer Originalphotographie.

94). Die Literatur über die Frage, warum von der bohrenden *Natica* gerade diese Stellen bevorzugt werden (SCHIEMENZ 1887, P. H. FI-

SCHER 1922, PELSENEER 1925, LOPPENS 1927 u. a.), hat kürzlich C. R. BOETTGER (1930) gelegentlich eigener Versuche neuerdings zusammengestellt und besprochen. Auf Grund wiederholter Beschäftigung mit den gleichen Objekten kann ich seiner Deutung nur zustimmen: Die Lage des Bohrloches richtet sich einmal nach der Lage der Muschel im Sande, d. h. also nach der gegenseitigen Lagebeziehung zwischen Beute und Raubschnecke beim Zusammentreffen; sorgt man nämlich irgendwie dafür, daß die Muscheln im Sande nicht in normaler Stellung (Wirbel oben) liegen (verschiedene Versuchsreihen BOETTGERs), dann zeigen die Bohrlöcher eine völlig regellose Verteilung und erscheinen dann auch an ungewöhnlichen Stellen. Ferner ist die Lage des Bohrloches abhängig von dem Größenverhältnis zwischen Beute und Angreifer, da je nach der Größe der Schnecke zur Muschel ihr Rüssel vor, auf oder hinter den Wirbel der umklammerten Schale zu liegen kommt. Mir scheint, daß außerdem noch, wenigstens in bestimmten Fällen, die Form der Beute als solche eine Rolle spielt, vor allem, wenn Prosobranchier (z. B. *Nassa reticulata*) angegriffen werden, die immer an genau derselben Stelle oberhalb der Mündung das Bohrloch zeigen (vgl. Fig. 94). Das muß damit zusammenhängen, daß beim Festklammern das Gehäuse des Beutetieres jedesmal in dieselbe, in seiner Form begründete und vermutlich geeignetste Lage gebracht wird. Dieses „Zurechtlegen“ vor dem Angriff wird aber vielleicht nur bei kleineren Beutestücken geübt. Die Ansicht PELSENEERs, daß die Nabelschnecken „wissen“, wo die Gonade ihres Opfers gelegen ist, und danach ihre Bohrungen ansetzen, bedarf keiner Widerlegung.

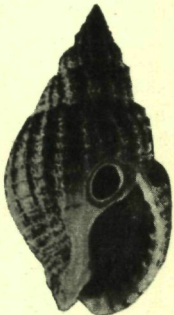


Fig. 94.
Nassa reticulata
(aus dem Golf von
Neapel); im
Aquarium von einer
Natica millepunctata
angebohrt. 2:1.
Nach einer Original-
photographie.

Durch die gebohrte Öffnung hindurch frißt die *Natica* ihre Beute leer. Das ist eine so erstaunliche Leistung, daß die Annahme einer Außenverdauung (mit Hilfe einer ausgespuckten Protease) naheliegt. Wir verdanken G. CHR. HIRSCH den Nachweis, daß Außenverdauung, jedenfalls bei den *Naticidae*, nicht vorkommt, sondern daß die vom weit austreckbaren Rüssel nach vorn getragene Radula durch die Bohröffnung hindurch die Weichteile des Beutetieres abraspelt und abtransportiert (G. CHR. HIRSCH 1915). Auf diesem Wege vermag eine *Natica* in einem einzigen Freßakt fast $\frac{1}{2}$ ihres Eigengewichtes an Nahrung aufzunehmen.

Außer den *Naticidae* vermögen auch die *Muricidae* zu bohren, ohne allerdings auf diese Form des Nahrungserwerbs allein angewiesen zu sein. Hier ist über den Bohrvorgang fast nichts bekannt, obwohl z. B. jede frisch ins Aquarium gebrachte *Nucella* ohne weiteres damit beginnt, Miesmuscheln, *Littorina* (Fig. 95), *Gibbula* u. dergl. oder eigene Artgenossen anzubohren. Daß es sich dabei in erster Linie um ein mechanisches Bohren mit Hilfe der Radula handelt, ist immerhin sehr wahrscheinlich. PELSENEER konnte zeigen, daß die Radulazähne bei

Nucella lapillus in den vordersten Reihen (etwa bis zur 30.) sehr stark abgenutzt sind, und das gleiche hat FIELD von *Urosalpinx cinerea* berichtet. Bei *Nucella haemastoma* (nach JEFFREYS) und bei *Tritonalia erinaceus* (nach P. H. FISCHER) soll eine abwechselnd nach rechts und nach links gerichtete Drehbewegung des Rüssels sichtbar sein (zit. nach PELSENEER). Der durch PELSENEER geführte Nachweis endlich, daß weder in den Bukkal- noch in den Ösophagealdrüsen freie Säure vorkommt, schließt eine chemische Bohrwirkung ziemlich sicher aus. Der im englischen Volksmund für die bohrenden Schnecken gebräuchliche Ausdruck „drill“ (= Drillbohrer) trifft also vermutlich genau das Richtige.

Die Bohrlöcher von *Nucella lapillus* (Fig. 95) sind enger (die größten von ANKEL an großen Schalen von *Littorina littorea* beobachteten hatten etwa knapp 2 mm im äußeren Durchmesser) als die der größeren *Natica*-Arten, ebenfalls konisch nach innen zu, aber mit steileren Wänden, gelegentlich sogar fast zylindrisch, so daß ein vorliegendes Bohrloch fast immer mit Sicherheit einer *Muricidae*- oder *Naticidae*-Art zugewiesen werden kann. Auch hier findet die Nahrungsaufnahme durch das Bohrloch mit Hilfe des enorm verlängerbaren Rüssels statt. Beim Bohren und Fressen umklammert *Nucella* die Schale des Beutetieres nicht mit dem Fuß, sondern sitzt in eigentümlich zusammengedrängter Haltung auf ihrem Opfer, das anfänglich (*Littorina littorea*, eigene Beobachtung) seinen Angreifer mit sich herumschleppt. Neben Littorinen, Trochiden, Patellen und Balanen werden, wenigstens in manchen Gegenden, vorzugsweise Miesmuscheln angegriffen, deren Schale im Verlauf von etwa 2 Tagen durchbohrt und dann sauber ausgefressen wird; eine bestimmte Stelle wird hierbei an der Schale nicht bevorzugt. ORTON hat bei Probeaufsammlungen an der englischen Küste fast 50% der dort vorkommenden *Patella vulgata* angebohrt gefunden, an anderen aber wieder festgestellt, daß hier offenbar *Balanus*-Arten den Patellen vorgezogen wurden.

Nucella macht im übrigen unter Wasser und auch außerhalb des Wassers regelrecht Jagd auf ihre Beutetiere, wobei sie sich ihrer gelegentlich auf andere Weise als durch Anbohren bemächtigt: Patellen werden von ihrer Unterlage abgehoben, bei *Littorina*- und *Trochus*-Arten wird der Rüssel zwischen Operculum und Schale (Beobachtung ANKELS), bei Balanen zwischen den Schalenplatten des Deckels eingeführt.

Von den übrigen *Muricidae* sind besonders *Urosalpinx cinerea* und *Tritonalia erinaceus* (= *Murex erinaceus*) durch ihr schädliches Auftreten auf englischen Austernbänken als bohrende Prosobranchier bekannt geworden (vgl. ORTON 1930). *Urosalpinx* bohrt Löcher von über

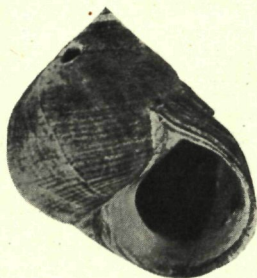


Fig. 95.
Littorina littorea; Schale mit
einem von *Nucella lapillus* im
Aquarium hergestellten Bohr-
loch. 2:1. — Nach
einer Originalphotographie.

3 mm Tiefe, so daß auch ältere Austern nicht vor Angriffen geschützt sind. Mit Vorliebe werden allerdings junge Brutaustern befallen, im Verlauf von etwa 3 Tagen angebohrt und ausgefressen; bei älteren Austern dauert der ganze Vorgang 5 bis 6 Tage. Bemerkenswert ist, daß *Urosalpinx*, von der Bohrstelle gewaltsam entfernt und in der Nähe abgesetzt, immer wieder zu ihr hinfindet, um in der Arbeit fortzufahren. Gelegentlich werden auch die ebenfalls mit amerikanischen Austern eingeschleppten Pantoffelschnecken (*Crepidula fornicata*) angefallen.

Tritonalia erinaceus zeigt an verschiedenen Stellen der britischen Küsten verschiedene Gewohnheiten bei der Auswahl ihrer Opfer und bevorzugt nur an manchen Orten, keineswegs überall, Austern in so ausgesprochenem Maße wie *Urosalpinx*. Neben Balanen, die *Tritonalia* ebenso wie Schalthiere anbohrt, und *Spirorbis* werden sehr gern tote Krabben angenommen und, wenn keine andere Öffnung etwa durch Abreißen der Beine bereits entstanden ist, vom After aus mit Hilfe des weit ausstreckbaren Rüssels sauber leer gefressen; bei einer kleinen Krabbe ist das im Verlaufe von 7 bis 8 Std. erledigt (G. CHR. HIRSCH).

Manche *Muricidae*-Arten scheinen überhaupt nicht zu bohren. ALPERS hat kürzlich (1933) in Neapel *Murex brandaris* und *Murex trunculus* bei der Nahrungsaufnahme sorgfältig beobachtet. Niemals wurde ein Bohrloch gefunden, wohl aber überwältigten die *Muricidae* lebende *Natica josephina* und überfielen die mannigfachsten Beutetiere (Muscheln, Hinterkiemer, Tintenschnecken, Krustazeen), wenn sie matt waren oder im Sterben lagen. Den Beutetieren wurden dann in erster Linie die Eingeweide ausgefressen, die Muskulatur hingegen übriggelassen. Da andere *Muricidae* ganz zweifelsfrei, wenn auch nicht in jedem Falle von Beutefang, bohren, bliebe festzustellen, ob es sich hier um eine artlich oder örtlich bedingte Besonderheit der beiden *Muricidae*-Formen handelt.

Auch von *Buccinum* und von *Nassa* ist behauptet worden, daß sie bohren könnten; doch ist dies sicher nicht zutreffend (vgl. auch BROCK 1935). *Nassidae* und *Buccinidae* leben vielmehr in erster Linie vom Fleisch toter Tiere. Die *Nassa*-Arten werden durch vorzügliche chemorezeptorische Sinnesorgane (vgl. S. IX. b 143) rasch zu jedem frischen oder verwesenen Aase geführt, bei dem sich dann die Tiere häufig in ganzen Scharen versammeln, um mit weit vorgestreckten Rüsseln zu fressen (Fig. 96). *Buccinum* bevorzugt frisches Fleisch, ohne verwesenes ganz abzulehnen (BROCK 1935). Da die Wellhornschnecken ungeheuer gefräßig sind, schaden sie nicht nur der Fischerei (S. IX. b 226), sondern räumen als „Straßenkehrer des Meeres“ (BROCK 1936) auch sonst alles hinweg, was an totem Getier anfällt, eigene Artgenossen nicht ausgenommen. Nach BROCK ist die Bemerkung von PETERSEN & BOYSEN JENSEN (1911) sicher richtig, wonach wohl alle größeren Tiere des Meeres schließlich im Magen von Fischen oder von Wellhornschnecken enden.

Gelegentlich scheinen sowohl *Buccinum* wie *Nassa* auch einmal lebende Beute anzugreifen. Das dürfte bei *Buccinum* sicher der Fall sein, wenn es an Fischernetze gerät, in denen lebende, aber an der Be-

wegung gehinderte Fische sich vorfinden. Ferner ist beobachtet worden, daß eine Wellhornschnecke einen lebenden *Pecten*, als er die Schale geöffnet hielt, überraschte, indem sie ihr Gehäuse zwischen die Schalenklappen drängte, um die dann leerzufressen (JOHNSTON nach P. H. FISCHER). Von den Netzreusenschnecken (*Nassa*) schreiben MEYER &

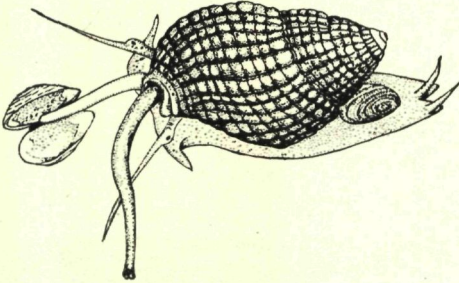


Fig. 96. *Nassa reticulata*, aus einer toten Muschel fressend. Am Vorderende sieht man die seitlichen Zipfel des Fußes, die beiden Fühler mit den auf einer Anschwellung sitzenden Augen, den langgestreckten, im Bilde nach unten gewendeten Siphon und den zum Fressen ausgestülpten, im Leben fleischroten Rüssel. An der Spitze des Gehäuses ist die Embryonalschale zu erkennen, auf dem Hinterende des Fußes das Operculum und die fadenförmigen Fortsätze; etwa 2:1. — Im Anschluß an MEYER & MÖBIUS.

MÖBIUS: „Wir haben gesehen, daß sie lebendige Würmer und Seesterne anfien und sich nicht durch die Krümmungen derselben vertreiben ließen.“

Den Fleischfressern mit vielartigen Beutetieren und nur gelegentlich, örtlich oder individuell, eingengter „Geschmacksrichtung“ sind die auf eine ganz bestimmte Nahrung abgestellten „Spezialisten“ anzuschließen. Hierher gehören die *Lamellariidae* und *Cypraeidae*; *Lamellaria perspicua* lebt wahrscheinlich nur von Synasazidien, und das gleiche gilt von *Trivia arctica* (= *Cypraea europaea*), die an *Botryllus*, *Botrylloides*, *Diplosoma listerianum*, *Trididemnum tenerum* „weidend“ beobachtet worden ist. Die *Velutina*-Arten scheinen Monaszidien (*Phalusia virginea*, *Cynthia*) zu bevorzugen, für *Velutina plicatilis* wird außerdem angegeben, daß sie sich mit Vorliebe auf Kolonien von *Tubularia indivisa* aufhält.

Nach ANKELS (noch unveröffentlichten) Beobachtungen enthält der Darmkanal von *Scala clathrus*, jedenfalls im Mittelmeer, immer Reste ein und desselben Aussehens (deren Zuweisung an einen bestimmten Organismus ihm bisher noch nicht gelungen ist), so daß auch hier Spezialistentum vermutet werden kann. Ähnlich liegen die Dinge vermutlich, wenigstens in manchen Biotopen, bei *Theodoxus fluviatilis*, in dessen Magen SIMROTH immer nur Schwammnadeln gefunden hat. Gut die Hälfte der im Gebiet vorkommenden Arten sind hinsichtlich ihrer Ernährungsweise überhaupt noch nicht untersucht; sicher würde sich die Reihe der Spezialisten noch vermehren lassen.

Spezialisten besonderer Art sind die Kommensalen und Parasiten. Hierhin gehören die Familien der *Stiliferidae* und *Ento-*

conchidae als Vollparasiten; ferner stellen die Familien der *Pyramidellidae* und *Melanellidae* zahlreiche Arten als Kommensalen, Ekto- oder Entgparasiten. Vom Parasitismus wird unten (S. IX. b 215) noch ausführlicher die Rede sein.

Den sehr allgemeinen Begriff der „Pflanzenfresser“ findet man in der Literatur auf die Rhipidoglossen, Dokoglossen und die Mehrzahl derjenigen Tanioglossen angewandt, die im vorstehenden noch nicht auf Grund ihres besonderen Verhaltens abgehandelt wurden. Soweit Einzeluntersuchungen vorliegen — leider ist ihre Zahl noch sehr gering —, zeigt sich aber, wie notwendig hier Unterteilungen und Erweiterungen sind. Wohl alle Arten, die herbivor sind, d. h. nachweislich Gewebe vielzelliger Pflanzen zu sich nehmen, sind außerdem oder gar vorwiegend „Weidegänger“, d. h. sie „grasen“ gleichmäßig mit Nahrungstoffen bedeckte Flächen ab. Je nach Jahreszeit und Biotop wird beim

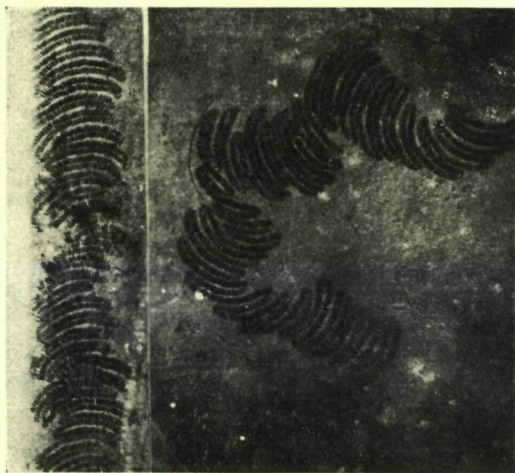


Fig. 97. *Helcion pellucidum*; Fraßspuren an einer veralgten Aquarienwand. Reproduktion nach einem Natursektstempel: Die in Wirklichkeit hell auf dunklem Grunde durchscheinende Spur erscheint hier dunkel auf hellem Grunde. Links ist das Tier durch die Kante des Aquariums „geführt“ worden, rechts hat es auf der freien Fläche gefressen. Natürliche Größe.

Original (nach einer photographischen Kopie von der Aquariumscheibe).

Weidegang die Zusammensetzung der dabei aufgenommenen Nahrung wechseln und wohl stets neben ein- und vielzelligen Algen auch Protozoen, vor allem Foraminiferen, enthalten. Es wäre eine dankbare Aufgabe, durch Darmuntersuchungen die Nahrungssorten der einzelnen Arten genauer festzustellen und so auch den in der Literatur so beliebten „Detritus“ durch greifbarere Angaben zu ersetzen.

Alle Weidegänger üben ihre Tätigkeit, wie in der Natur an Felsen, Steinen oder Tangen, im Aquarium an der Glasscheibe aus und lassen dann eine charakteristische „Weidebewegung“ und die Tätigkeit der Ra-

dula auf das beste beobachten. Diese Bewegungsform scheint im Grunde bei allen weidenden Gastropoden (auch z. B. bei Pulmonaten) dieselbe zu sein und besteht in langsamen Pendelbewegungen der Schnauze, des Kopfes oder des ganzen Körpers (*Helcion*) bei gleichzeitigem, langsamem Vorrücken des Tieres. Während der Seitwärtsbewegung von links nach rechts oder von rechts nach links berührt die arbeitende Radula in gleichmäßigen Abständen den Weidegrund, entnimmt ihm aufgewachsenes Material und setzt so „Biß“ neben „Biß“. Infolgedessen entsteht eine Fraßspur von unverkennbarer Eigenart: Eine Zickzacklinie, deren einzelne Abschnitte, der Bewegung des Kopfes oder Körpers entsprechend, flache, $\pm$ dicht gestellte Kreisbögen darstellen und sich aus einer mit geringen Schwankungen gleichbleibenden Zahl von Radula-Eingriffen zusammensetzen (Fig. 97).

Derartige Weidebewegungen führen (nach eigenen Beobachtungen) z. B. *Helcion pellucidum* (Fig. 97), *Gibbula cineraria*, die *Viviparus*-, *Lacuna*- und *Littorina*-Arten aus, und es ist anzunehmen, daß sich alle anderen weidenden Arten ähnlich verhalten.

Merkwürdigerweise finden sich in der Literatur keine Angaben, wonach Meeresprosobranchier bei der Aufnahme reiner Pflanzennahrung, etwa beim Tangfressen, beobachtet worden wären. Sicher ist, daß *Helcion* und die *Lacuna*-Arten (eigene Beobachtung) bei Laminarien die Oberfläche der Thallusblätter und des Stiels abfressen. An Laminarienblättern, die gegen das Licht gehalten werden, sieht man die Fraßstellen der Lacunen als hellere Flecken durchschimmern. Anderwärts fressen die Lacunen anscheinend auch andere Algen; nach LOVÉN sollen die bei *Lacuna divaricata* wechselnden Farben (grün oder rosarot) von den gefressenen Braun- oder Rotalgen herrühren.

Zweifellos nehmen viele der in erster Linie Pflanzen fressenden bzw. weidenden Prosobranchier auch Fleisch auf, wenn ihnen dazu Gelegenheit gegeben wird; MEYER & MÖBIUS berichten, daß *Littorina littorea* im Aquarium auch das rohe Fleisch von Säugetieren annimmt.

Möglicherweise gibt es unter den pflanzenfressenden Arten ebenfalls Tiere mit bestimmter, wenn auch vielleicht zeitlich wechselnder Geschmacksrichtung. Erwähnt seien in diesem Zusammenhang die Angaben, daß *Lacuna puteolus* mit Vorliebe an *Chondrus crispus* und *Nitophyllum laciniatum* zu finden sei, daß *Rissoëlla diaphana* an *Delesseria hypoglossum*, *Phasianella* an *Chondrus*-Arten vorkommt (JEFFREYS). *Hydrobia ulvae* macht ihrem Namen sicher insofern Ehre, als sie mit Vorliebe an *Ulva*-Blättern frißt, falls welche vorhanden sind. Im übrigen findet man die Hydrobien im Wattenmeer stets, wie sie, oft in Gemeinschaft mit *Littorina littorea*, in ungeheuren Scharen die zarte Algenhaut des Schlickwatts abweiden.

Die Art der Nahrungsaufnahme ist grundsätzlich verschieden bei den mit einer Radula versehenen Formen und bei denen, die sie verloren haben. Arten, die eine Radula aufweisen, unterscheiden sich wieder nach der Art ihrer Anwendung. Bei allen Radulatiern aber sind gewisse mechanische Eigentümlichkeiten der Freßbewegung die gleichen:

1) Die Radulazähne sind in allen Fällen auf einem elastisch biegsamen Bande, der Basalmembran, angeordnet. Infolgedessen kann die Radula sowohl der Länge nach rinnenförmig zusammengefoldet als auch der Quere nach an jedem beliebigen Punkte durchgebogen werden.

2) Die Basalmembran (und damit auch die Radula) liegt mit ihrem vorderen Abschnitt einem elastischen Polster von großer Widerstandsfähigkeit, dem Radulaknorpel, auf und ist in den meisten Fällen durch Vermittlung zahlreicher Muskelbündel, durch die „Radulaspanner“, mit ihrer Unterlage so verbunden, daß zwischen Radulaknorpel und Radula keine Verschiebbarkeit besteht. Die Zusammensetzung des Radulaknorpels aus $\pm$ zahlreichen Einzelteilen ändert nichts an seiner einheitlichen Funktion.

3) Radula und Radulaknorpel liegen in dem etwa röhrenförmigen Hohlraum des Pharynx, einem Hautmuskelschlauch mit epithelialer und kutikularer Auskleidung.

4) Der Radulaknorpel steht unten und z. T. an den Seiten mit dem Hautmuskelschlauch durch Muskelbündel in Verbindung, die dem Radulaknorpel eine doppelte Bewegung innerhalb der Pharynxhöhle erteilen können: Eine kolbenstoßartige Bewegung von hinten nach vorn und zurück und eine Drehbewegung nach vorn-unten und zurück um eine (gedachte) Achse, die (etwa) innerhalb der Masse des Radulaknorpels liegt. Beide Bewegungen sind zu einer einheitlichen vereint, an beiden sind auch die Längs- und Ringmuskeln des Pharynxschlauches beteiligt.

5) Bei der Bewegung des Radulaknorpels nach vorn und seiner Verneigung nach vorn-unten folgt die mit ihm verbundene Radula. Gleichzeitig verändert sich dabei die Form der Basalmembran und damit die gegenseitige Lage der Zähne: Durch die Drehbewegung des Knorpels als solche und durch die Wirkung der Radulaspanner geht der aus der Längsachse des Pharynx in die Ebene der Mundöffnung hineingedrehte, also etwa senkrecht abgegebene Abschnitt der Radula aus einem $\pm$ (nach oben) eingerollten Zustand in einen flachausgebreiteten über, um bei der anschließenden Rückwärtsbewegung neuerdings eingerollt zu werden. Hand in Hand mit der Ausbreitung und Einrollung der Basalmembran werden die Radulazähne abwechselnd gespreizt und zusammengeengt (vgl. z. B. Fig. 92).

Eine besondere Form der Radulamechanik haben vermutlich die Stenoglossen. Die schmale Radula arbeitet an der Spitze des weit vorgeschobenen Rüssels (Fig. 101). Bei den Bewegungen, die sie hier ausführt, wird offenbar die Basalmembran mit den darauf befestigten Zähnen auf der Unterlage des schmal und spitz nach vorn ragenden Radulaknorpels hin und her bewegt. Radula und Radulaknorpel sind also nicht, wie sonst meist, fest miteinander verbunden, sondern gegeneinander beweglich: Der Radulaknorpel stellt eine Art feste Welle dar, über die hinweg die Basalmembran „wie ein Transportband“ gleitend hin und her gezogen wird. So jedenfalls liegen die Dinge bei *Buccinum* schon nach der Schilderung von OSWALD (1894), und ich kann für *Nassa reticulata* bestätigen, daß die anatomischen Verhältnisse hier auf

eine ähnliche Form der Radulabewegung schließen lassen. Auch bei *Buccinum* besteht im übrigen, wie man aus der Schilderung BROCKS entnehmen kann, ein rhythmischer Wechsel zwischen Ausbreitung und rinnenförmiger Einrollung der Basalmembran und damit in Stellung und mechanischer Leistung der Zähne.

Neben der Radula sind Bau und Verhalten ihres „Gehäuses“, d. h. aller Mundhöhle und Schlundhöhle umkleidenden Teile, von Bedeutung für die Art der Nahrungsaufnahme. Eine einfache, nicht vorstülpbare Mundöffnung findet sich selten (*Homalogyra*); meist ist sie am Vorderende einer nach allen Seiten beweglichen vorstülpbaren und einziehbaren „Schnauze“ gelegen oder kann von einem regelrechten „Rüssel“ weit nach vorn getragen werden. Am verbreitetsten und bei allen Formen anzutreffen, die nicht reine Fleischfresser sind, ist die „kontraktile Schnauze“ (alle Dokoglossen und Rhipidoglossen, alle Tanioglossen mit Ausnahme der im folgenden noch zu nennenden Familien); ihre Verkürzung geschieht durch Muskelkontraktion und dadurch, daß sich die Mundöffnung in das Lumen der Mundhöhle hinein zurückstülpt. Erreicht diese Einstülpbarkeit einen gewissen Grad und die voll ausgestülpte Schnauze dadurch eine gewisse Länge, dann geht die kontraktile Schnauze in die rüsselförmige Schnauze oder den „akrembolischen“ Rüssel über, wie er sich bei den *Scalidae*, *Aclididae*, *Melanellidae*, *Pyramidellidae*, *Naticidae* (Fig. 92), *Lamellariidae*, *Cypraeidae*, *Calyptroidae*, *Capulidae* und *Aporrhaidae* entwickelt findet. Wird ein solcher Rüssel zurückgezogen, dann beginnt die Einstülpung am Vorderende; im völlig eingestülpten Zustand liegt also die Mundöffnung tief im Inneren des jetzt doppelwandigen Rohres.

Eine Rüsselform besonderer Art, einen sog. „pleurembolischen“ Rüssel, zeigen die Stenoglossen. Hier wird nicht ein einheitliches Rohr von der Spitze aus eingestülpt, sondern ein Rohr geringeren Durchmessers, der eigentliche Rüssel, in einem Rohr größeren Durchmessers, der Rüsselscheide, hin und her geschoben. Die Einstülpung geschieht durch Rückziehmuskeln, die einerseits an der Rüsselscheide, andererseits am Hinterende des Rüssels ansitzen; Rüssel und Rüsselscheide, beide selbst nicht umstülpbar, sind durch einen umstülpbaren Abschnitt, das Zwischenstück (oder Zwischenteil) miteinander verbunden. Die Rüsselscheide liegt selbst wieder im Hohlraum des oft schnauzenförmig verlängerten Kopfes und kann sich weit nach hinten erstrecken. Beim pleurembolischen Rüssel findet also (im Gegensatz zum akrembolischen) keine Verlagerung der Mundöffnung, sondern eine Verschiebung des ganzen Rüssels und damit auch der Mundöffnung statt. Der Ösophagus bildet bei zurückgezogenem Rüssel eine Schleife, um beim Ausstrecken der Verlängerung des Rüssels zu folgen und sich gerade zu strecken. Bemerkenswerterweise (und ebenfalls im Gegensatz zum akrembolischen Rüssel) ist der pleurembolische meist nicht pigmentiert, sondern sticht z. B. bei *Nassidae* durch seine lebhafte Fleischfarbe deutlich gegen den übrigen Körper des Tieres ab (Fig. 96).

Die oben geschilderte Bewegungsart der Radula bildet, mit Abwandlungen in einzelnen Punkten bei verschiedenen Arten und in Verbindung

mit dem jeweiligen Verhalten von Schnauze und Rüssel, die Grundlage für die Nahrungsaufnahme bei allen mit einer Radula versehenen Arten. Dabei wirkt die Radula in allen Fällen als Transportorgan für bereits auf ihr liegende oder von ihr ergriffene Nahrung, die sie bei der Rückwärtsbewegung, zur Rinne zusammengebogen, den hinteren Abschnitten der Pharynxhöhle zuführt. Verschieden hingegen ist ihre Wirksamkeit in ausgebreitetem, weit nach vorn vorgeschobenem Zustand bei den einzelnen Arten. Hier arbeitet sie entweder als Raspel oder als Greiforgan, und je nachdem lassen sich „Kratzer“, die einer Nahrungsmasse mit Hilfe der Radula Stücke entreißen, und „Schlinger“, die die Beute mit ihr ergreifen und festhalten, unterscheiden.

Die Gruppe der „Kratzer“ erfordert noch eine Unterteilung, denn zweifellos spielen sich verschiedenartige Vorgänge ab je nachdem, ob eine *Nucella* mit Hilfe ihrer Radula Muskelfetzen aus dem Innern einer Miesmuschel herausreißt oder ob eine *Littorina* den Algenbewuchs einer Felswand abweidet. Es erscheint daher angebracht, unter den Prosobranchiern „Reißer“ und „Schaber“ als ernährungsphysiologische Typen zu unterscheiden¹¹⁾. Reißer sind alle fleisch- und aasfressenden Formen und vermutlich auch die meisten Spezialisten; sie haben, mit Ausnahme der *Naticidae*, einen pleurembolischen Rüssel. Schaber sind alle Weidgänger; ja, die beiden unter verschiedenen Gesichtspunkten gewonnenen Begriffe dürften sich in den meisten Fällen decken. Alle Schaber haben eine Schnauze oder einen schnauzenförmigen (akrembolischen) Rüssel. Mechanisch ist der Unterschied zwischen reißender und schabender Radulätätigkeit darin gegeben, daß im ersten Falle stets ziehende Kräfte erforderlich sind, um erfaßte Teile aus der Nahrungsmasse herauszuzerren, im zweiten Falle nicht. Infolgedessen halten alle Reißer ihre Beute mit dem Fuße fest oder stemmen sich mit seiner Hilfe dagegen (*Natica*, *Buccinum*, *Nucella* u. a.), während Schaber von jeder beliebigen Fläche zu fressen vermögen, auf der sie sitzen oder die sie gar nur mit der Mundöffnung erreichen. Von der Radulaleistung bei „Reißern“ gibt die Beobachtung G. CHR. HIRSCHs eine gute Vorstellung, wonach eine (durch Zertrümmerung der Schale stark gereizte) *Natica* von dem hingehaltenen Finger Epidermisfetzen abreißt.

Bei einer Reihe von Schabern weist die Radula, bzw. ihr innerhalb der Radulascheide liegender Anteil enorme Länge auf. Bei *Littorina littorea* wird die Radula über 50 mm lang, d. h. über doppelt so lang als die Schale großer Exemplare, und enthält über 500 Glieder; — wie ein Stück Schnur läßt sie sich bei der Präparation aus dem Tier herausziehen. Eigenartig genug ist die Unterbringung dieses riesigen Apparates im Tier: Die Radulascheide liegt, wie ein Schiffstau in etwa 10 bis 12 Lagen zum Ring aufgewunden, hinter dem Schlundkopf und oberhalb des Ösophagus in einem besonderen Hohlraum (Fig. 98). Die beiden anderen *Littorina*-Arten weisen ebenfalls eine Radula von großer, wenn auch nicht ganz so erheblicher Länge auf: *L. obtusata* hat eine Radula mit etwa (maximal) 200, *L. saxatilis* eine solche mit etwa 300

¹¹⁾ Das sind Vorschläge zur Bezeichnung von Ernährungstypen, die begrifflich bereits von JORDAN & G. CHR. HIRSCH klar gekennzeichnet worden sind.

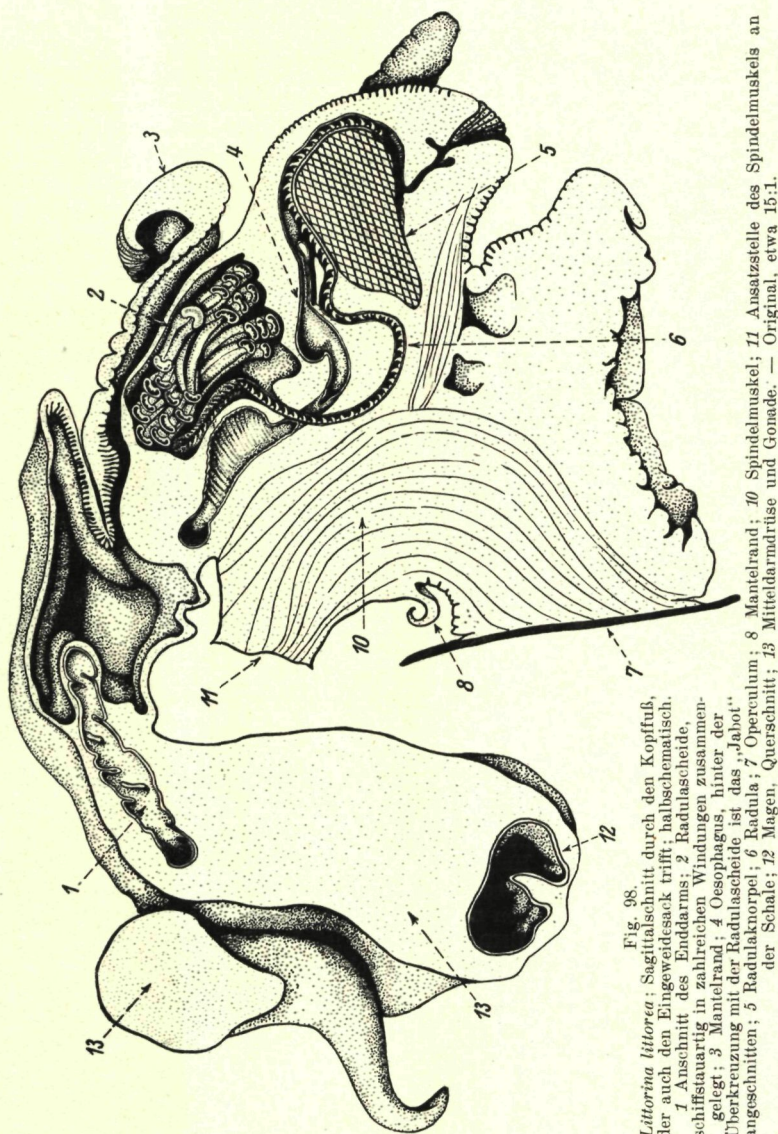


Fig. 98.
Littorina littorea; Sagittalschnitt durch den Kopf, Fuß, der auch den Eingeweidestock trifft; halbschematisch. 1 Anschnitt des Enddarms; 2 Radulascheide, schiffstauartig in zahlreichen Windungen zusammengelegt; 3 Mantelrand; 4 Oesophagus, hinter der Überkreuzung mit der Radulascheide ist das „Jabot“ angeschnitten; 5 Radulaknorpel; 6 Radula; 7 Magen, Querschnitt; 8 Operculum; 9 Mantelrand; 10 Spindelmuskel; 11 Ansatzstelle des Spindelmuskels an der Schale; 12 Magen, Querschnitt; 13 Mitteldarmdrüse und Gonade. — Original, etwa 15:1.

Gliedern, ihre Gesamtlänge entspricht in beiden Fällen etwa der des Tieres oder überschreitet sie um ein wenig; die Anordnung der Radula im Tier ist bei allen 3 *Littorina*-Arten die gleiche. Eine auffallend lange Radula haben ferner die Dokoglossen *Patella*, *Helcion*, *Acmaea*; — auch

hier ist eine spiralige Aufrollung der etwa körperlangen Radula eingetreten.

SIMROTH hat bereits früher darauf hingewiesen, daß das Auftreten einer besonders langen Radula bei Dokoglossen und bei *Littorina*-Arten eine Konvergenzerscheinung sein müsse, die bedingt sei durch in beiden Fällen gleichartige ökologische Umstände. Danach hat die „exzessive Länge in der raschen Abnutzung der Zähne ihren Grund“, und die „abnorm lange Radula und Radulascheide kommt den Thieren zu, welche in der Brandungszone den kümmerlichen, mehr oder weniger harten pflanzlichen und thierischen Überzug der Felsen abweiden“. Eine solche Auffassung der Erscheinung liegt in der Tat nahe, bedarf aber noch einer eingehenden Prüfung. An sich wäre ja denkbar, daß einer abnorm starken Abnutzung des arbeitenden Radulaendes (ist sie gegeben?; wie rasch vollzieht sie sich?) eine beschleunigte Nachlieferung von der Radulascheide aus das Gleichgewicht halten könnte, und es nicht von vornherein einzusehen, warum ein so riesiger „Vorrat“ geschaffen werden muß. Wird dieser überhaupt im Laufe des individuellen Lebens aufgebraucht? Wird die Gesamtlänge der Radula vermindert oder bleibt sie sich ständig gleich? Im letzten Falle wäre auch die andere Deutung möglich, ja wahrscheinlicher, die Herstellung einer „verwendungsfähigen“ Radula bedürfe bei den genannten Formen aus irgendwelchen Gründen räumlich und zeitlich eines besonders langen Weges. Aufschlußreich wäre möglicherweise ein Vergleich der an Felswänden und der im Wattenmeer lebenden und dort auf Schlick weidenden Littorinen.

Wenig geklärt bzw. noch unbekannt ist auch die Rolle der Kiefer bei der Nahrungsaufnahme der Reißer und Schaber. Den *Muricidae*, *Buccinidae*, *Nassidae*, *Fascioliariidae* und *Pleurotomidae* fehlen sie, von Rudimenten abgesehen. Bei *Naticidae* sind zwei gegeneinander bewegliche Schneiden ausgebildet, die scherenartig wirken (Fig. 92) und Bissen, die die Radula ergriffen hat, abzubeißen vermögen (eigene, unveröffentlichte Beobachtung), und das gleiche wird überall da der Fall sein, wo eine entsprechende Anordnung aus zwei mit Schneiden gegeneinander arbeitenden Hälften vorliegt. Das (denkbare) Verhalten, wonach die Kiefer durch Abschneiden von Bissen allein die Zerkleinerung der Nahrung übernehmen und die Radula nur transportiert (Typus der „Schneider“ nach G. CHR. HIRSCH), ist bei Prosobranchiern bisher nicht beobachtet worden. Bei den Dokoglossen sind die paarigen Anlagen der Kiefer zu einer einheitlichen Platte am Dach der Mundhöhle verschmolzen, eine Art Widerlager vielleicht für die arbeitende und hartes Material transportierende Radula. Bemerkenswert ist, daß bei *Patella* auch der Boden der Mundhöhle von einer verstärkten Kutikularplatte bedeckt ist, mit vertieften Rinnen, in denen sich die Zähne der Radula bewegen.

Als Schlinger, d. h. als Tiere, die ebenso wie die Heteropoden (G. CHR. HIRSCH) unzerkleinerte Beute mit Hilfe der Radula ergreifen und in ihren Darmkanal bringen, sind, dem Bau der Radula nach, vermutlich die *Scalidae*, vielleicht auch die *Acididae* anzusehen. Eingehendere Untersuchungen über die Art der Nahrungsaufnahme wären

hier um so mehr erwünscht, als sich bei diesen Formen im Schlundkopf ein Paar stilettförmiger Dornen findet, in deren Nähe zwei Paar schlauchförmiger (Gift-?) Drüsen münden. Bis zu einem gewissen Grade sind auch manche Stenoglossen, z. B. *Buccinum*, „Schlinger“; BROCK berichtet, daß Wellhornschnecken Fischfleischstücke bis zur Haselnußgröße mit der Radula zu ergreifen und unzerteilt herunterzuschlingen vermögen.

Über die Art der Nahrungsaufnahme bei *Turritella* und *Aporrhais* liegen anscheinend noch keine Beobachtungen vor. Beide Arten weiden auf Schlickgründen der Nordsee. Da hier eine „Haut“ fehlt, wie sie über dem Schlick des Wattenmeeres durch Algen stets gebildet wird, liegt die Vermutung nahe, daß *Turritella* und *Aporrhais* nicht weiden wie die Littorinen, sondern den Schlick selbst fressen und „ausdauen“. Das würde eine neue Anwendung des so vielfältig brauchbaren Radula-Apparates bedingen: Er müßte hier Baggerdienste leisten, und man könnte Tiere, die auf diese Art fressen, als „Schaufler“ bezeichnen. Der sehr eigenartige Bau der Radula von *Aporrhais* kann uns in solchen Vermutungen nur bestärken.

Über die Nahrungsaufnahme bei radulalosen Arten ist nichts Bestimmtes bekannt. Fast alle weisen einen langen akrembolischen Rüssel auf (Fig. 99), der an das Wirtstier herangeführt wird (Fig. 209) und zweifellos nur flüssige oder allenfalls breiartige Nahrung transportieren kann. Diese Prosobranchier sind also „Sauger“. Die Ausführung von Pumpbewegungen durch die Pharynxmuskulatur ist zweifellos möglich; doch bleibt zunächst eine offene Frage, ob nur im Gewebe vorhandene Säfte aufgenommen oder ob durch Außenverdauung erst welche hergestellt werden.

Der völlig im Innern seines Wirtes lebende Vollparasit *Enteroxenos* heftet sich dort zwar stets an die Darmwandung an, hat aber mit dem Darmlumen keine offene Verbindung. Es steht dahin, ob der im Bindegewebe der Darmwand des Wirtes offen ausmündende „Flimmerkanal“ (Fig. 212) eine bevorzugte Rolle bei der Zuleitung von Nahrungsstoffen spielt. Wohl sicher aber findet eine osmotische Aufnahme von Nahrungsstoffen durch die von Gewebe- und Leibeshöhlenflüssigkeit des Wirtes umgebene Körperoberfläche des Parasiten statt.

Durch die Untersuchungen ORTONS (1912) ist bekannt geworden, daß unter den Prosobranchiern auch der Ernährungstyp der „Strudler“ vorkommt, der sonst in erster Linie bei den Muscheln vertreten ist. ORTON hat gezeigt, daß *Crepidula fornicata*, deren ältere Exemplare völlig sessil geworden sind, durch die Flimmerbewegung auf ihren Kiemen einen Wasserstrom erzeugt und aus diesem die planktonischen Organismen, vor allem Diatomeen, abfiltriert. Die so gewonnene Nah-

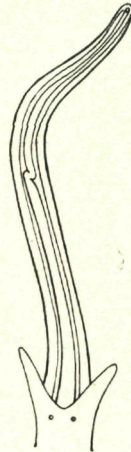


Fig. 99.
Partidula spiralis;
Kopf mit aus-
gestülptem Rüssel;
stark vergr.
Nach LOVEN aus
P. FISCHER.

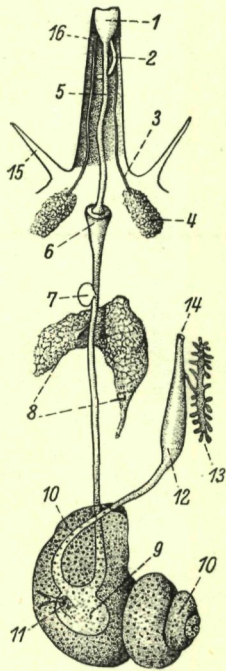


Fig. 100.

Murex trunculus;

Darmtractus mit Anhangsdrüsen, kombiniert nach HALLER, BÜTSCHLI, HIRSCH;
 1 Pharynx, Zungenknorpel und Radula enthaltend;
 2 Radulascheide; 3 Ausführungsgang der rechten Pharyngealdrüse (4);
 4 rechte Pharyngealdrüse;
 5 Oesophagus, gezeichnet in gestrecktem Zustand bei ausgestülptem Rüssel;
 6 sogenannter LEIBLEINScher Schlundkopf, birnförmiges Organ, Grenze des bei Rüsselbewegungen bewegten Oesophagusabschnittes;
 7 Blindsack; 8 sogenannte LEIBLEINSche Drüse, große Vorderdarmdrüse; 9 Magen;
 10 Mitteldarmdrüse; 11 zwei in einer grubenartigen Vertiefung des Magens gelegene Mitteldarmdrüsenmündungen; 12 Enddarm;
 13 Analdrüse; 14 After;
 15 Fühler; 16 Kontur des Rüssels (nur angedeutet).

runngsmenge sammelt sich an der Basis der Kieme zu einer wurstförmigen Masse an, die sich langsam vergrößert und in Richtung auf die Mundöffnung vorschiebt. Mit Hilfe von Radula und Kiefern werden dann Stücke der „Nahrungswurst“ dem Darmkanal zugeführt. Da die Ernährungsweise die gleiche ist wie die der Auster, auf der *Crepidula* sitzt, und recht erhebliche Wassermengen das Filter passieren, schädigt die Schnecke die Auster durch Nahrungskonkurrenz.

Die Verarbeitung der Nahrung, die bei Reißern und Schabern bereits während der Nahrungsaufnahme durch die Radula eingeleitet wird, findet ihre Vollendung während der Passage durch den Darmkanal. Dessen Gliederung in Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm unterliegt bei Prosobranchiern vielfältigen Abwandlungen; nur in wenigen Fällen sind die Beziehungen der anatomischen Verhältnisse zum physiologischen Geschehen klar gestellt. Unsere Darlegung kann daher auf die Wiederholung der zahlreichen von SIMROTH (1896 bis 1907) zusammengetragenen, meist anatomischen Einzeltatsachen verzichten, zumal sie dort nachgelesen werden können und auch z. T. der Nachprüfung bedürfen.

An eine ± geräumige Mundhöhle schließt sich nach hinten, oft ohne deutliche Abgrenzung, die Pharyngealhöhle an, in der der Schlundkopf (die „Bukkalmasse“) mit der Radula gelegen ist. Die Pharyngealhöhle setzt sich nach hinten in den Oesophagus fort; Mundhöhle, Pharyngealhöhle und Oesophagus bilden zusammen den Vorderdarm.

Bei allen Arten mit Radula wird die zerkleinerte (Reißer, Schaber), aus Partikeln bestehende (Strudler) oder unzerkleinerte (Schlinger) Nahrung aus der Pharyngealhöhle dem Oesophagus zugeführt. Auf welche Weise die Nahrung dem Transportband der Radula entnommen und in den Oesophagus eingeführt wird, ist unbekannt¹²⁾. Wichtig ist, daß der Nahrungsmasse bereits in der Pharyngealhöhle Drüsensekrete beigegeben werden; hier

¹²⁾ Bemerkenswert ist die Mitteilung Brocks, daß *Buccinum* Nahrungsbrocken, die bereits auf der Radula liegen, mit deren Hilfe wieder auszustoßen vermag, wenn sie vom Tier als nicht geeignet befunden werden. Dabei spielen nach Ansicht Brocks die nach innen gewandten Höcker an den Seitenzähnen der Radula eine Rolle als Schieber.

münden die sog. „Speicheldrüsen“, ihrer artlich wechselnden Bedeutung wegen besser *Pharyngealdrüsen* genannt.

In der Mehrzahl der Fälle liegt ein Paar Pharyngealdrüsen vor, das, in der Nähe des Oesophagus gelegen, nach vorn zwei Ausführungsgänge entsendet, die seitlich in die Pharyngealhöhle einmünden (Fig. 100), und zwar in deren hinteren Abschnitt, unweit der Pharynx-Oesophagus-Grenze oder (z. B. bei *Natica hebraea* nach G. CHR. HIRSCH) in den beide Abschnitte verbindenden Gang. Die Ausführungsgänge können kurz sein (*Diotocardia*) oder, vor allem bei Formen mit Rüssel, erhebliche Länge erreichen und dann den Verschiebungen des Rüssels folgen; sie können außerhalb oder innerhalb des Schlundringes nach vorn ziehen. Bei Rhipidoglossen und Dokoglossen weist die Pharyngealhöhle seitliche Aussackungen, die „Bukkaltaschen“ auf, in die hinein oder in deren Nähe die Pharyngealdrüsen münden (Fig. 105). Bei einer Reihe von Formen sind zwei Paar Pharyngealdrüsen nachgewiesen (*Fissurella*, *Patella* [Fig. 105], *Scalidae*).

Über die physiologische Bedeutung der Pharyngealdrüsen, über die Natur der von ihnen gelieferten Sekrete liegen bisher nur wenige Einzeluntersuchungen vor. Die Rolle des Sekrets als Schmier- und Gleitmittel für die eingeführten Bissen wird wohl meist an erster Stelle stehen; es kommen aber auch Fermente vor. Gesichert ist der Nachweis einer Protease in der Pharyngealdrüse von *Murex trunculus* durch G. CHR. HIRSCH (1915). Bei einer anderen stenoglossen Schnecke, bei *Sycotypus*, werden nach MENDEL & BRADLEY (1905) sogar die proteolytischen Enzyme nur in den Pharyngealdrüsen geliefert (zit. nach BROCK). Bei *Buccinum* hat BROCK keine extrazellulären Enzyme in den Pharyngealdrüsen feststellen können, hält aber für möglich, daß ihr Sekret die Aufspaltung von Kollagen und Fett im Magen fördert. Bei manchen Formen (*Lamellariidae*, *Neritidae*) sind Rückbildungen der Pharyngealdrüsen eingetreten.

Der Übergang von der Pharynxhöhle in den Oesophagus geschieht nicht immer in gerader, weitkalibriger Fortsetzung: Hier pflegen verengte Abschnitte, Einfaltungen hinter dem Austritt der Radulascheide oder zungenförmige Fortsätze über diese Stelle hinweg vorzuliegen (Fig. 98). Bei den *Naticidae* (*Natica hebraea* nach G. CHR. HIRSCH) liegt der Oesophagus dem Pharynx von oben auf und ist nur durch einen senkrecht verlaufenden Schlitz mit ihm verbunden.

Der Oesophagus ist im allgemeinen dadurch gekennzeichnet, daß von bewimperten, die Nahrung weiterleitenden „Leitrinnen“ drüsige Teile seitlich, nach oben oder nach unten abgegliedert sind. Die drüsigen Bezirke zeigen meist starke Faltungen des Epithels, so daß Bilder entstehen, die an den Blättermagen eines Wiederkäuers erinnern können (Drüsentasche, „Jabot“ der Autoren; Fig. 98, 18). Die Drüsentaschen sind gegen das Lumen des weiterleitenden Oesophagus-Teiles meist durch einen „Leitwulst“ oder deren zwei abgegrenzt; sie können sich so weitgehend abgliedern, daß eine regelrechte, dem Oesophagus ansitzende unpaare Drüse, eine *Oesophagealdrüse* („LEIBLEINSche“ Drüse), entsteht, wie sie z. B. bei den Stenoglossen (Fig. 100, 101) vorliegt.

Auch hier verhindert eine Klappeneinrichtung das Eindringen von Nahrungskörpern in die Öffnung der Drüse.

Bei Stenoglossen (*Murex*, *Buccinum*) zeigt der Oesophagus noch vor der Ösophagealdrüse eine birn- oder ringförmige Anschwellung, den sog. LEIBLEINSchen Pharynx oder LEIBLEINSchen Knoten (Fig. 100, 101). Für *Buccinum undatum* hat BROCK nachweisen können, daß es sich hier um eine Ventileinrichtung handelt, die den Übertritt

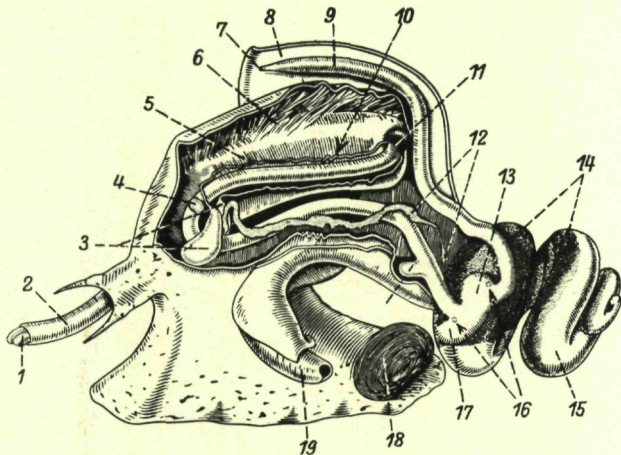


Fig. 101. *Buccinum undatum*; seitlich eröffnet, um den Verlauf des Darmkanales zu zeigen. — 1 Radulaapparat mit Radula; 2 Rüssel; 3 Pharyngealdrüsen mit ihren zum Pharynx ziehenden Ausführungsgängen; 4 sog. LEIBLEINScher Knoten am Oesophagus; 5 äußere Wand der Rüsselscheide; 6 Muskeln, die an die Rüsselscheide herantreten; 7 After; 8 Dach der Mantelhöhle; 9 Enddarm; 10 Ausführungsgang der linken Pharyngealdrüse; 11 Oesophagus beim Austritt aus der Rüsselscheide; 12 LEIBLEINSche Drüse mit Endampulle; 13 „Magensack“; 14 Mitteldarmdrüse; 15 Gonade; 16 Mündungen der Mitteldarmdrüse; 17 „Magenkappe“; 18 Operculum; 19 Siphon; Hinweislinie ohne Ziffer (über dem Operculum): Blindsack. — Halbschematisch, nach Brock.

von Verdauungssaft aus dem Mitteldarm in den vordersten Abschnitt des Oesophagus verhindert; die Leitrinnen, die den vorderen Teil des Oesophagus durchziehen, hören hier auf, auch folgt nur der vor dem LEIBLEINSchen Knoten gelegene Teil des Oesophagus den Bewegungen des Rüssels.

Unmittelbar vor der Mündung der Ösophagealdrüse (*Murex*, Fig. 100) oder vor dem Beginn des Magens (*Buccinum*, Fig. 101) finden sich bei den genannten Stenoglossen blindsackartige Ausstülpungen am Oesophagus, über deren physiologische Bedeutung nichts bekannt ist.

Die Ösophagealdrüsen sind sicher in allen Fällen Verdauungsdrüsen. Bei *Buccinum* hat BROCK (1935) nachgewiesen, daß ihr Ferment Muskeleiweiß und Dipeptide (Glyzyltryptophan), nicht aber Kollagen, Kohlehydrate und Fette zu spalten vermag. Auch bei *Natica* hat G. CHR. HIRSCH eine (anscheinend schwache) Protease gefunden, bei *Murex* aber bemerkenswerterweise eine Amylase. Das Auftreten einer Amylase (die auch Glykogen zu spalten vermag oder von einer Glykogenase be-

gleitet ist) steht möglicherweise (nach HIRSCH) mit dem reichen Glykogengehalt der Krabben in Zusammenhang, die die hauptsächliche Nahrung der *Murex*-Arten zu bilden scheinen. — Der Transport der Nahrung erfolgt im Oesophagus durch die gemeinsame Wirkung peristaltischer Bewegungen und von Flimmertätigkeit.

Zusammenfassend läßt sich die Rolle des Vorderdarms dahin kennzeichnen, daß er keineswegs ein einfaches Zuleitungsrohr darstellt, sondern daß sich hier bereits wichtige Teilvorgänge der Nahrungsverarbeitung abspielen: Durch Zuführung von (wenn auch schwachen) Fermenten zu der zerkleinerten Nahrung wird z. B. bei Kratzern im Vorderdarm eine Vorverdauung eingeleitet; ja, es finden hier unter Umständen bereits Resorptionsvorgänge statt (Ösophagealdrüse bei *Murex trunculus* nach G. CHR. HIRSCH). Anders liegen die Dinge bei Schlingern, wie HIRSCH an dem Heteropoden *Pterotrachea* gezeigt hat (Untersuchungen an anderen Prosobranchiern, die Schlinger sind, liegen leider noch nicht vor). Hier wird der Oesophagus zum geräumigen Kropf, der gegen den Magen hin durch eine pylorusartige Bildung abgeschlossen ist; im Kropf vollzieht sich die Zerteilung und Verdauung der unzerkleinert aufgenommenen Nahrung. Die Pharyngealdrüsen sind in diesem Falle bemerkenswerterweise rückgebildet.

Der Oesophagus geht, nicht immer mit deutlicher Grenze¹³⁾, in den Mitteldarm über, der die Mündung der Mitteldarmdrüse(n) aufnimmt. Eine sackartige Erweiterung des Mitteldarms wird als Magen bezeichnet. Die feineren Bauverhältnisse des Mitteldarms und insbesondere des Magens sind so vielfältig, daß fast jede Art ihre eigene Beschreibung erfordern würde. Auch hier sei auf die inhaltreiche Zusammenstellung bei SIMROTH verwiesen, und auch hier ist der Hinweis am Platze, daß zahlreiche ältere Angaben der Nachprüfung bedürfen.

Kennzeichnend sind für den Magen der Prosobranchier folgende Eigentümlichkeiten: Er stellt nur in wenigen Fällen eine einfache, mit Oesophagus und Enddarm in einer Linie liegende Erweiterung des Darmrohrs dar (wie etwa bei *Patella*; Fig. 105), meist vielmehr einen $\pm$ umfangreichen Sack, in den der Oesophagus seitlich einmündet, aus dem der Enddarm an der gleichen Seite oder am anderen Ende austritt; infolge dieser Anordnung von Darmeintritt und Darmaustritt erscheint der Magen selbst als geräumiger Blindsack (Fig. 104), oder er weist einen blindsack-

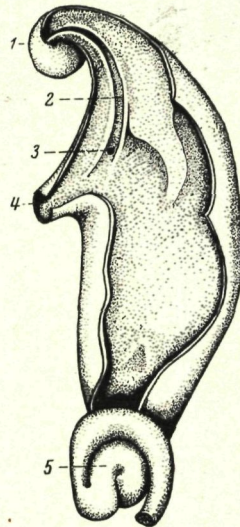


Fig. 102.

Trochus lineatus;
Magen, aufgeschnitten.

- 1 Spiralblindsack;
 - 2 Spiraldarmrinne;
 - 3 Mündung der Mitteldarmdrüse; 4 Oesophagus;
 - 5 Enddarm.
- 4:1. — Nach RANDLES.

¹³⁾ BROCK (1936) rechnet den Mitteldarm bereits vom LEIBLEINSchen Knoten an.

artigen Abschnitt auf, der häufig noch in einem geraden, gekrümmten oder spiralig eingerollten Blinddarm seine Fortsetzung findet (Fig. 102).

Der Versuch älterer Autoren, Drüsenkrausen, wie im Oesophagus, so auch im Magen nachzuweisen, dürfte auf irrtümlicher Deutung makroskopischer Strukturen beruhen¹⁴⁾. In der Tat sind für alle Prosobranchiermägen Rinnen, Längs- und Querwülste in mannigfachen Anordnungen charakteristisch (Fig. 103) und dienen dazu, die Nahrungsmasse einen bestimmten Weg zu leiten, sie aufzubereiten und ihre Bestandteile zu sortieren. Alle bisher vorliegenden histologischen Untersuchungen haben aber gezeigt, daß von „Drüsenkrausen“ keine Rede sein kann, daß dem Magen der Prosobranchier vielmehr, von verstreuten

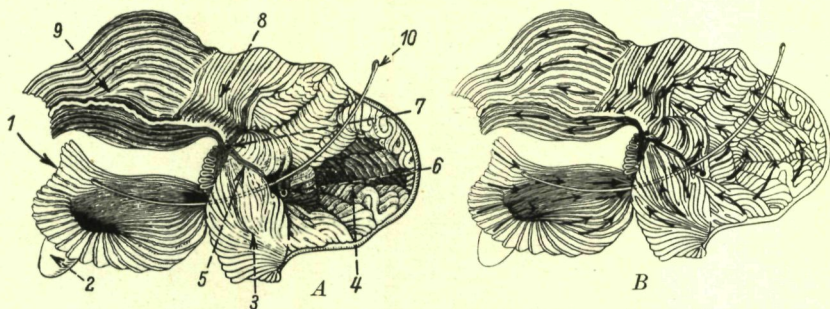


Fig. 103 A. *Buccinum undatum*; Magen aufgeschnitten, um die verschiedenen Abschnitte zu zeigen. — 1 Richtung vom Oesophagus her; 2 Blindsack; 3 Magenkappe (vgl. Fig. 101); 4 Magensack; 5 Verbindungsrinne zwischen der vorderen (7) und der hinteren (6) Mitteldarmdrüsenöffnung; 8 zirkulär verlaufende Rinnen des Magenausganges; 9 Enddarm mit längsverlaufenden Rinnen; 10 Sonde, durch den Mageneingang geführt. — Nach BROCK.

Fig. 103 B. *Buccinum undatum*; Magen wie in Fig. 103 A; die Pfeile kennzeichnen die Richtung der Flimmerströme. — Nach BROCK.

Schleimzellen abgesehen, keine drüsigen Abschnitte zukommen. Das einschichtige, meist aus hohen, im Querschnitt polygonal begrenzten „Zylinder“-Zellen zusammengesetzte Epithel der Magenwand ist entweder mit Flimmerhaaren bedeckt oder weist eine Cuticula auf; es kommen platten- oder zahnartige Kutikularbildungen von erheblicher Dicke vor (z. B. *Crepidula*, *Theodoxus*), die möglicherweise mechanisch auf die Nahrungsmasse einwirken. Regelrechte Kaumägen, wie wir sie von Opisthobranchiern kennen (z. B. *Aplysia*), sind bei Prosobranchiern bisher nicht bekannt geworden. Hingegen spielt die Flimmerfähigkeit der Magenwände in vielen Fällen (z. B. bei *Buccinum* nach BROCK 1936) eine wichtige Rolle bei der mechanischen Aufbereitung der Nahrung. Die Flimmerströme zeigen im Zusammenhang damit ganz bestimmte Verteilung und Richtung (BROCK; vgl. Fig. 103 B).

Bei vielen Arten bzw. Gattungen (*Fissurella*, *Emarginula*, *Patella*, *Adeorbis*, *Rissoa*, *Hydrobia*, *Turritella*, *Cerithium*, *Bithynia*, *Crepidula*) findet sich, in einem abgegliederten Magenabschnitt, dem „Kristallstiel-

¹⁴⁾ So hat z. B. HALLER „Drüsenkrausen“ für den Darm einer *Natica* (*Natica lineata* Chemn.), FISCHER für *Murex* beschrieben. Man vergleiche demgegenüber die Befunde G. CHR. HIRSCHS an Vertretern der gleichen Gattungen.

sack“ gelegen, eine $\pm$ stabförmige, gallertig-durchsichtige Masse von konzentrischem Aufbau, der „Kristallstiel“ (Fig. 104). Bei der Suche nach ihm ist zu beachten, daß seine Anwesenheit u. U. von einem bestimmten physiologischen Zustand des Tieres abhängig ist.

In den Magen mündet stets die paarig oder unpaar ausgebildete Mitteldarmdrüse, wobei die Lage der einfachen oder doppelten Öffnung (vgl. Fig. 100, 101, 102, 103) innerhalb des Magens sehr wechselnd sein kann.

Die Mitteldarmdrüse besteht aus zahlreichen (meist azinösen) Drüenschläuchen, die durch Bindegewebe zu einem massigen Organ vereinigt sind. Alle Drüenschläuche sind von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, dessen einzelne Zellen sehr verschiedenes Aussehen haben können. Ältere Autoren haben „Körnerzellen“, „Kolbenzellen“ u. dergl. unterschieden. Es zeigt sich jedoch, daß das histologische Bild in seinen Feinheiten wechselnd sein kann, je nachdem, ob es sich um Hungertiere oder um solche handelt, die gefressen haben, und daß es sich bei diesen wiederum im Zeitraum nach der Fütterung ununterbrochen ändert. Das hat seinen Grund in folgendem: Die Mitteldarmdrüse ist — mit großer Wahrscheinlichkeit lassen sich die an wenigen Formen gewonnenen Erkenntnisse verallgemeinern — gleichzeitig fermentlieferndes und stoffaufnehmendes Organ. Es scheint, daß alle Zellen der Drüse zu beiden Verrichtungen fähig sind; eine räumliche Arbeitsteilung zwischen den Zellindividuen besteht also nicht, wohl aber können die einzelnen Zellen zeitlich hintereinander den beiden Funktionen genügen.

Ein Teil der von den Epithelzellen gelieferten Fermente wird in das Lumen der Mitteldarmdrüse ausgestoßen und gerät von hier aus auch in den Magen und möglicherweise auch in den Vorder- und Enddarm.

Bei der Sekretion entstehen im Plasma der „Sekretionszellen“, d. h. also derjenigen, die im Augenblick als solche funktionieren, körnige Vorstufen der Fermente, die auf den Reiz einer Nahrungsaufnahme hin ausgestoßen werden und sich im Lumen von Mitteldarmdrüse und Magen zum flüssigen Ferment auflösen. Ein derartiger, aus bestimmten Einzelstücken zusammengesetzter Vorgang, aus dem eine Fixierung immer nur eine Momentaufnahme herauschneidet, kann sich während eines Verdauungsaktes mehrmals hintereinander wiederholen.

Die Natur der von der Mitteldarmdrüse gelieferten Fermente ist kürzlich von BROCK an *Buccinum* eingehend untersucht worden. Es hat sich ergeben, daß Extrakte aus der Mitteldarmdrüse sowohl hoch- wie niedermolekulare Eiweißbausteine zu spalten vermögen; ferner ist

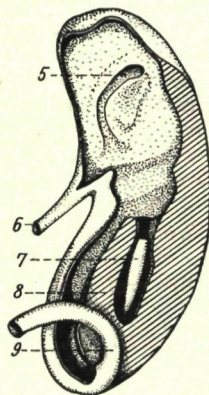


Fig. 104.
Turritella communis;
 Magen aufgeschnitten.
 5 Blindgrube; 6 Oesophagus;
 7 Kristallstiel; 8 Kristall-
 stielsack; 9 Enddarm. 6:1.
 Nach RANDELS.

eine fettspaltende Komponente vorhanden und eine Amylase nachweisbar; eine Zellulase hingegen scheint zu fehlen.

Die gleichen Eigenschaften wie dem Extrakt der Mitteldarmdrüse kommen dem Magensaft von *Buccinum* zu, der sich auf Reizung des Tieres hin (Darbietung von Fleisch) in erheblichen Mengen im Magen ansammelt. Da hier jedoch außer den Produkten der Mitteldarmdrüse noch die der Pharyngeal- und Ösophagealdrüsen vorliegen, da außerdem bei der Einführung der Beute stets Seewasser mit in den Magen gerät, ist das chemisch-physiologische Gesamtmilieu hier ein anderes als in den Gängen der Mitteldarmdrüse: Das p_H wird in Richtung auf den Neutralpunkt verschoben, die quantitativen Spaltungsergebnisse sind infolgedessen andere als im Extrakt der Mitteldarmdrüse.

Nahrungspartikel, die im Lumen des Magens mechanisch und chemisch vorbearbeitet sind, werden durch Flimmerströme in die Mitteldarmdrüse eingeführt und füllen dann deren Gänge in Gestalt einer feinen Paste. Was hier nicht resorbiert oder phagozytiert werden kann, wird als „Mitteldarmdrüsenkot“ (BROCK) wieder in den Magen ausgestoßen.

G. CHR. HIRSCH hat in der Mitteldarmdrüse einer *Natica* (*N. hebraea*) das Vorkommen einer Amylase und einer Lipase wahrscheinlich gemacht, bei *Murex trunculus* liefert (nach demselben Autor) die Mitteldarmdrüse vermutlich eine Protease.

Die Stoffaufnahme in der Mitteldarmdrüse geschieht auf dem Wege der Resorption, worunter hier und im folgenden einfach die Aufnahme gelöster oder kolloider Substanzen durch die Zellwand verstanden sein soll¹⁵⁾, und durch Phagozytose, d. h. durch unmittelbare Aufnahme von Teilchen oberhalb der kolloidalen Größengrenze in das Protoplasma der Zelle. Resorption ist bei *Murex trunculus* ebenso wie für die Ösophagealdrüse auch für die Mitteldarmdrüse nachgewiesen (G. CHR. HIRSCH 1924). In erheblichem Umfange aber wird hier auch phagozytiert: Die vom Magen her angelieferten festen Nahrungsteile werden von den Zellen der Mitteldarmdrüse aufgenommen, die den Verdauungsprozeß jetzt durch intraplasmatische Resorption zu Ende führen.

Wenn tatsächlich, wie JORDAN aus den bisher vorliegenden Untersuchungen verallgemeinert¹⁶⁾, bei Schnecken die „Hauptverdauung sich innerhalb der eigentlichen Darmzellen abspielt“, dann ist hier als Typ der Nahrungsverarbeitung Phagozytose mit extrazellulärer Vorverdauung gegeben. Die Vorverdauung beginnt bereits im Vorderdarm (s. oben, S. IX. b 105) und wird vor allem im Magen durchgeführt, der selbst nicht sekretliefernd, als „Arbeitsraum“ aufgefaßt werden muß, in dem optimale Bedingungen für die Spaltung der Nahrungsbestandteile herrschen. Wenig geklärt ist dabei noch die Rolle des Kristallstiels, in dem Enzyme (Amylase, Invertase) nachgewiesen worden sind, vermutlich, weil seine Gallerte diese (die nicht aus dem Magen selbst

¹⁵⁾ Es ist hier nicht der Ort, die Frage zu diskutieren, ob „echte Resorption“ im Sinne JORDANS vorkommt; vergl. dazu HIRSCH (1924) und JORDAN (1929).

¹⁶⁾ BROCK (1936) ist für *Buccinum* anderer Ansicht: „Nach unseren Feststellungen besteht kein zwingender Grund, der Phagozytose eine besondere Bedeutung für die Nahrungsbewältigung einzuräumen. ...“

stammen) zu adsorbieren vermag. Möglicherweise bestimmt der Kristallstiel auch die saure Reaktion des Mageninhaltes (YONGE 1925). Bei *Crepidula fornicata* zeigt er ein p_H von 5.8. An sonstigen p_H -Werten sind bekannt geworden bei *Crepidula* im Magen 5.8 bis 6.2, im Mitteldarm 6.7 bis 7.0, in der Mitteldarmdrüse 6.1 bis 6.3; ferner bei *Patella vulgata* im Magen 5.4 bis 5.7, im Mitteldarm 7.8 bis 8.0, in der Mitteldarmdrüse 5.6 bis 6.0.

Bei dem vom Magen zum After ziehenden „Enddarm“ lassen sich, wenigstens in vielen Fällen, noch zwei physiologisch verschiedenwertige Abschnitte unterscheiden, die als Dünndarm und Afterdarm (Rectum) bezeichnet werden können. Im Dünndarm wird wohl in manchen Fällen noch verdaut und jedenfalls resorbiert¹⁷⁾, der Afterdarm dient der Kotbereitung und dem Kottransport. Hier Verknüpfungen zwischen histologischer Beschaffenheit und Funktion herzustellen, ist noch eine offene Aufgabe. Im groben liegt nur die Tatsache vor, daß der Enddarm bzw. Dünndarm bei Pflanzen- und Mischfressern im allgemeinen sehr lang, bei Fleischfressern kurz ist. Am längsten ist der Dünndarm bei den *Patellidae* (Fig. 105), von erheblicher Länge auch bei den *Fissurellidae*, *Trochidae* und *Neritidae*. Mit ihnen verglichen haben alle Tanioglossen einen kurzen Enddarm; relativ lang ist er bei den *Viviparidae* und *Calyptraeidae*, relativ kurz bei *Naticidae* und allen Stenoglossen (Fig. 100, 101).

Bei *Murex (trunculus)* hat G. CHR. HIRSCH auch im Enddarm Fermente nachweisen können (eine Protease und eine Amylase); ihre Anwesenheit muß aber nicht notwendig bedeuten, daß sich auch hier noch Verdauungsvorgänge abspielen; Magensaft kann durch die peristaltischen Bewegungen bis in den Mastdarm verschleppt werden. Wahrscheinlich sind aber jedenfalls Verdauungs- oder Resorptionsvorgänge im letzten Darmabschnitt bei allen Formen mit langem Dünndarm und überhaupt überall da, wo das Lumen des Magens sich ohne Unterbrechung in das des Dünndarms fortsetzt. Das ist keineswegs immer der Fall; bei *Natica (hebraea)* z. B. hat G. CHR. HIRSCH einen „Stauwall“ beschrieben, der den Dünndarm gegen den Magen hin abzuschließen vermag. Als Bildungsort von Fermenten kommt der Dünndarm nicht in Frage.

Über Kotbereitung und Kotform bei Prosobranchiern ist in den

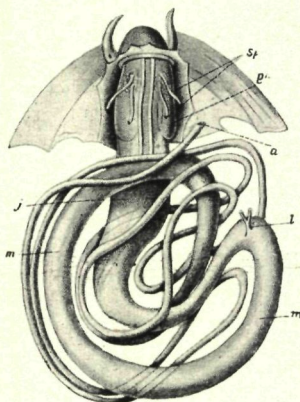


Fig. 105.

Patella vulgata L.; Darmkanal.
a After; j Oesophagus; l Ausführungsgang der Mitteldarmdrüse; m Magen; ph Pharynx mit den seitlich ausgestülpten Buccaltaschen; sp Ausführungsgänge der Pharyngealdrüsen.
Etwa 5:1.

Nach WEGMANN aus SIMROTH.

¹⁷⁾ Vgl. Fußnote 15 auf S. IX. b 108.

letzten Jahren einiges bekannt geworden. Wohl in allen Fällen wird im Enddarm dem hier anfallenden Material Wasser entzogen; es wird also eingedickt und schließlich durch Muskeltätigkeit der Darmwandung auch noch zusammengepreßt. Dadurch entstehen Kotpillen oder -walzen, häufig mit einer Oberflächenstruktur, die einen Abdruck der Innenskulptur des Mastdarmes vorstellt. Wie MOORE für *Littorinidae* (1931) und *Trochidae* (1932) gezeigt hat, sind die entstehenden Muster

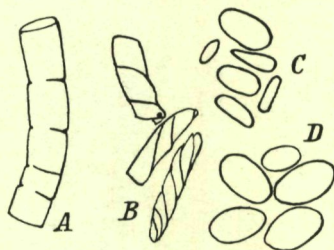


Fig. 106.
Kotbälle von *Patella vulgata* (A),
Acmaea testudinalis (B),
Acmaea virginea (C) und
Littorina littorea (D). 3:1 bis 6:1.
Umrißzeichnungen nach
den Photographien von MOORE (1931).

u. U. artspezifisch und können sogar zu Bestimmungszwecken herangezogen werden (MOORE 1931). *Patella* z. B. zeigt glatte, in Abständen leicht gekerbte und im ganzen etwas gebogene Zylinder (Fig. 106 A), *Acmaea virginea* ovale Pillen (Fig. 106 C), *A. testudinalis* hingegen schraubig gedrehte Säulen (Fig. 106 B), wodurch also schon die beiden *Acmaea*-Arten mühelos auseinandergehalten werden können. Der Kot der *Littorina*-Arten setzt sich stets aus ovalen Pillen zusammen (Fig. 106 D), die je nach der Art etwas verschiedene Größe auf-

weisen. Die *Trochidae* zeigen kurze Trommeln mit sehr zierlicher Oberflächenzeichnung (Fig. 107).

Bei den *Trochidae* ist eine Ordnung des Materials im Innern der Kottrommel deutlich erkennbar: Kleine Sandkörnchen und Steinchen,

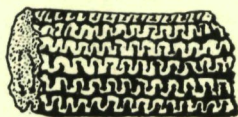


Fig. 107.
Gibbula magus; Kottrommel,
von der Seite gesehen.
Etwa 10:1. — Nach MOORE.

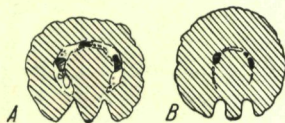


Fig. 108.
Gibbula umbilicaris (A) und
Gibbula magus (B);
Querschnitte durch die Kotttrommeln.
Etwa 10:1. — Nach MOORE.

deren ständige Anwesenheit im Kot übrigens auch verdauungsphysiologisch bemerkenswert ist, sind in einer mittleren Schicht angeordnet; eine Leiste, die einer im Darm ventral liegenden, Leitrinne entspricht, zeigt einen zarten Überzug von gelatinösem Material (Fig. 108). In vielen Fällen wird der Kot in einer Schleimhülle ausgestoßen. BROCK berichtet von *Buccinum*, daß der hier offenbar nicht sehr stark gepreßte, mäandrisch gewundene Kot eine Schleimhülle hat. Bei der Defäkation, die mit lebhaften, vom Magen zum After verlaufenden peristaltischen Bewegungen einhergeht, sezerniert auch die Hypobranchialdrüse dicke Ströme eines gelben Schleims. „Auf dieses fließende Sekret wird der Kot entleert, der nun wie auf einem Schlitten an der rechten

Körperseite des Tieres herabgleitet“ (BROCK). ANKEL hat gelegentlich bei *Helcion* beobachtet, daß der Kot in Gestalt einer langen Schnur aus dem After heraushängt. Bei näherer Untersuchung erwies sich, daß eine zusammenhängende, aber mit zahlreichen Einschnürungen versehene, langgestreckte Kotmasse von einer geschlossenen Schleimhülle überzogen ist (Fig. 109).

Die am After erscheinende Kotmasse enthält natürlich nicht nur den Darmkot, sondern auch den „Mitteldarmdrüsenkot“ (s.oben). Für *Buccinum* hat BROCK zeigen können, daß in vielen Fällen im Kot nicht nur die unbrauchbaren, sondern auch unverbrauchte Nahrungsbestand-



Fig. 109.

Helcion pellucidum; Kotschnur, wie sie gelegentlich an der rechten Seite des Tieres aus dem After heraushängt; Kotmasse von einer geschlossenen Schleimhülle umgeben. Maßstab 1 mm; etwa 9:1. Original.

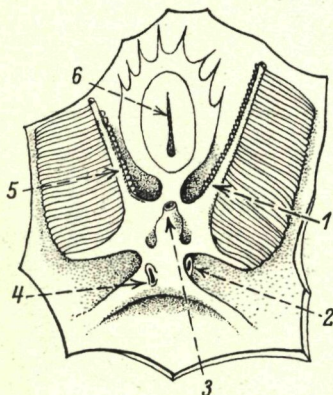


Fig. 110.

Fissurella spec.;

Lage der Nierenöffnungen.

Vom Dach der Mantelhöhle ist ein Stück mit den basalen Abschnitten der Kiemen herausgeschnitten und wird nun von unten betrachtet;

1 linke Kiemenarterie;

2 linke Nierenöffnung; 3 Enddarm mit Afteröffnung (vgl. Fig. 114, 118);

4 rechte Nierenöffnung, gleichzeitig Ausführungsgang der Gonade;

5 rechte Kiemenarterie; 6 Mantelloch. Im Anschluß an HALLER.

teile erscheinen, daß also vom Schneckenorganismus ausgesprochen Ver-
schwendung getrieben wird. Bei Störungen entleert *Buccinum* sehr
rasch den Inhalt des gesamten Darmkanals durch den After, „erbricht
sich durch den After“ (BROCK); dadurch erklärt sich, daß gefangene
Tiere fast stets einen leeren Darmkanal aufweisen und aus diesem
Grunde ist nur schwer durch Darmuntersuchungen Aufschluß über die
natürliche Nahrung zu erhalten.

Bei einer Reihe von Arten (*Puncturella*, *Natica*, *Nucella*, *Murex*)
ist eine Analdrüse beschrieben worden, die unweit des After's in
den Enddarm eintritt (Fig. 100, 111). Ihre Bedeutung ist unbekannt.

Art der Nahrung, Verfahren bei der Nahrungsaufnahme und -ver-
arbeitung, Bau der Mundwerkzeuge und des Darmkanals stehen — im
Rahmen des Bauplans — in engen wechselseitigen Beziehungen. Diese
Verknüpfungen Art für Art aufzuzeigen und auf Grund so erarbeiteten
Materials zu allgemeineren physiologischen Schlüssen vorzudringen,

wäre eine lohnende Aufgabe, die, trotz der wegweisenden Arbeiten G. CHR. HIRSCHS an *Natica* und *Murex*, heute noch auf fast unbearbeitetem Felde liegt¹⁸⁾.

2. Exkretion. — Exkretion findet bei Prosobranchiern in erster Linie durch Eunktorien statt, die sich im Bau auf die Nephridien der höheren Würmer zurückführen lassen. Die anatomischen Grundlagen sind folgende:

Ein Prosobranchiennephridium beginnt im Perikard, als dem Rest

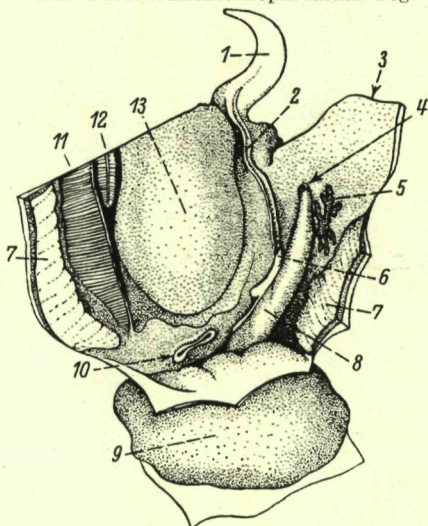


Fig. 111.

Murex trunculus, ♂; Mantelhöhle geöffnet.

- 1 Penis; 2 Flimmerrinne, die von der Genitalöffnung zum Penis führt; 3 Mantelrand;
4 Afteröffnung; 5 Enddarmdrüse; 6 Vas deferens mit Geschlechtsöffnung; 7 Hypobranchial-(Purpur-)Drüse, durchschnitten und infolgedessen auf beiden Seiten des Präparates auftretend;
8 Enddarm; 9 Nierensack; 10 Nierenporus;
11 Kieme; 12 Osphradium; 13 Boden der Mantelhöhle, hochgewölbt von der darunter liegenden Ösophagealdrüse (Fig. 100).
Im Anschluß an HALLER, halbschematisch.

des Zöloms, mit einem in die Wandung eingelassenen offenen Wimpertrichter (Nephrostom¹⁹⁾). Dieser Endapparat steht durch einen Kanal, den Nephro-(Reno-)Perikardialkanal mit einer sackartigen Erweiterung, dem Nierensack, in Verbindung, der dem Mittelteil des Anneliden-nephridiums entspricht. Aus dem Nierensack führt ein Nephridioporus nach außen und mündet als länglicher Schlitz auf einer meist deutlichen Papille am Grunde der Mantelhöhle (Fig. 110, 111). Nur *Viviparus* und *Valvata* weisen einen verlängerten Ausführgang, eine Art Ureter, auf, der erst am Vorderende des Mantels neben dem Enddarm mündet.

Als ursprüngliches Verhalten ist die Ausbildung von zwei symmetrisch entwickelten Nephridien anzusehen. Es ist in dieser Form bei keinem lebenden Prosobranchier mehr verwirklicht, wohl aber zeigen

die *Scissurellidae*, *Fissurellidae*, *Trochidae*, *Patellidae*, *Acmaeidae*, *Leptidae* noch zwei, wenn auch stets asymmetrisch ausgebildete Nephridien und entsprechend zwei Nierenöffnungen (Fig. 110); alle anderen Prosobranchier hingegen weisen nur noch ein einziges Nephridium auf, das dem linken der Diotokardier entspricht; ein einziger Nierenporus

¹⁸⁾ Erst heuer (1936) hat Brock mit seiner Arbeit: „Suche, Aufnahme und enzymatische Spaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L.“ einen Vorstoß auf diesem Gebiet gemacht, der vorbildlich ist und in vielen Punkten neue Wege weist. Durch das Entgegenkommen ihres Verfassers war uns die Arbeit bereits im Manuskript zugänglich; wir danken Herrn Fr. Brock auch an dieser Stelle.

¹⁹⁾ Näher untersucht und abgebildet z. B. durch GOODRICH (1898) für *Patella*.

führt die Exkrete der Mantelhöhle zu (Fig. 111). Das Vorkommen einer Niere soll, als das physiologisch einfachere Verhalten, hier zunächst besprochen werden.

Das Innere des Nierensacks weist stets eine starke Vergrößerung der Oberfläche durch die Ausbildung von Falten und Septen auf. Sämtliche Wände im Nierensack sind von Bindegewebe gestützt und stets von einem einschichtigen Epithel bekleidet; alle sind reichlich mit Hohlräumen versehen, die von Blut durchströmt werden.

Das Nephridium der Monotokardier weist selbständige zu- und abführende Blutgefäße auf. Die zuführenden Gefäße entstammen teils den die Mitteldarmdrüse umgebenden Lakunen, teils dem vorderen Abdominalsinus (vgl. unten, S. IX. b 125) und dringen ins Innere des Nierensackes ein; die abführenden Gefäße verlaufen mehr äußerlich und führen im allgemeinen (z. B. bei *Natica*) das Blut dem Perikardialsinus zu (von wo es in die Kieme und von da durch die Vorkammer zum Herzen gelangt) oder ziehen unmittelbar zur Vorkammer (*Littorina*).

Die aktive exkretorische Tätigkeit wird im Prosobranchieremunktorium von den Zellen des Nierensackepithels geleistet. Sie nehmen die zur Ausscheidung bestimmten Stoffwechselprodukte an ihrem hinteren Ende aus dem dort vorbeiströmenden Blute auf, speichern sie in ihrem Protoplasma und geben sie schließlich an ihrem freien Vorderende an den flüssigen Inhalt des Emunktoriums ab. Im Gegensatz etwa zu Pulmonaten ist bei Prosobranchiern über die einzelnen Stufen dieser Tätigkeit noch wenig bekannt.

Mindestens ein Teil der Zellen des Nierensackepithels besteht aus Athrozyten, d. h. also aus Zellen, die die Fähigkeit haben, in Lösung befindliche Stoffe aufzunehmen und in ihrem Innern in Form von Vakuolen oder von Granulis anzureichern, vermutlich auf dem Wege einer lockeren chemischen Bindung der aufgenommenen Substanzen an Eiweißstoffe der Zelle. Die hierüber bis jetzt vorliegenden Feststellungen beruhen auf Injektionen von Ammoniakkarmin und Indigokarmin. Mit großer Wahrscheinlichkeit läßt sich aus ihnen schließen, daß sich die betreffenden Zellen auch gelösten natürlichen Exkreten gegenüber ähnlich verhalten; doch sind bei dieser Schlußfolgerung gewisse Vorbehalte hier ebenso am Platze wie bei anderen Organismen.

Außer gelösten werden von den Zellen des Nierensackepithels wohl sicher auch geformte Stoffe aufgenommen. Nach den Untersuchungen KRAHELSKAS (1910) an *Helix* stehen dabei 2 Wege offen: Der Antransport geformter Exkrete durch Wanderzellen des Blutes, die in die Epithelzellen eindringen und dort zugrundegehen, oder die unmittelbare Aufnahme von Substanzen aus dem vorbeiströmenden Blut durch eine Art Phagozytose am Fußende der Epithelzellen, wobei sich die hier befindliche Basalmembran in das Epithelplasma vorwölben und so Raum für eine sich bildende Vakuole schaffen soll. Entsprechende Beobachtungen fehlen bei Prosobranchiern bislang noch, wenn man nicht Bilder, die DAHLGREN & KEPNER (1908) von den Nephridialzellen von

Sycotypus gegeben haben, im Sinne einer Aufnahme exkretbeladener Wanderzellen deuten will.

Nicht viel besser sind wir über die Speicherung und Ausstoßung der Exkretstoffe unterrichtet. Wohl stets enthalten die Zellen des Nierensackepithels Konkreme oder Vakuolen oder Konkreme in Vakuolen, was auf eine mindestens zeitweilige Speicherung der Exkretstoffe schließen läßt. Angaben über einen konzentrischen Bau der Konkreme, der für *Helix* so kennzeichnend ist und auf wiederholte Anlagerung von Material an den Sphärokristall schließen läßt, liegen m. W. für Prosobranchier nicht vor. Zu beachten ist stets, daß ein zu einem beliebigen Zeitpunkt fixiertes Emunctorium nur eine zufällige Momentaufnahme aus einem Vorgang herauschneidet, dessen übrigen Verlauf man nicht kennt.

Über die Entleerung der mit Exkretstoffen beladenen Zellen des Nierensackepithels in das Lumen des Emunktoriums liegen Angaben vor, die sich auf *Theodoxus* (LENSEN 1903), *Littorina* und *Viviparus* (PERRIER 1889) beziehen; danach wird bei diesen Arten ein Teil der Epithelzelle mit Konkrementen oder mit einer Vakuole abgestoßen (merokrine Sekretion der Exkrete). Nach HALLER (1896) treten bei anderen Prosobranchiern ganze Zellen aus (holokrine Sekretion), und schließlich will PERRIER (1889) für Diotokardier-Emunktorien eine „diffuse Sekretion“ (d. h. also offenbar einen Austritt in gelöstem Zustande) annehmen. Diesen Angaben ist sämtlich kein allzu großer Wert beizumessen, weil sie nicht auf Grund planmäßiger Stufenuntersuchungen gewonnen worden sind; neue Arbeiten über die hier vorliegenden Fragen wären dringend erwünscht.

Die Wimpern des Nephrostoms und des Nephroperikardialkanals schlagen im Leben lebhaft, und zwar stets in Richtung auf den Nephridialsack. Dadurch entsteht ein ständiger Flüssigkeitsstrom aus dem Perikard durch den Nephroperikardialkanal in den Nephridialsack hinein. Die hierbei transportierten Flüssigkeitsmengen werden ununterbrochen ersetzt durch Filtrationsvorgänge in den Zellen der Perikardialwand, die aus dem umgebenden Blut, bzw. der umgebenden Gewebsflüssigkeit eine klare, wahrscheinlich eiweißfreie Flüssigkeit entnehmen. In diese Flüssigkeit geraten die festen oder flüssigen Sekrete der Epithelzellen im Nephridialsack; sie bildet also die Grundlage für die Harnbereitung. Ob zur Harnentleerung die Wimpertätigkeit des Nephroperikardialkanals und gegebenenfalls bestimmter Epithelzellen im Nephridialsack hinreicht oder ob Muskeltätigkeit hinzutreten muß, ist unbekannt. Jedenfalls zeigt der Nephridioporus wohl stets einen Ringmuskel, der die Öffnung verschließen kann (Fig. 111).

Chemisch erweisen sich die Exkretprodukte im Emunctorium der Prosobranchier (wie auch bei anderen Gastropoden, aber im Gegensatz zu Bivalven!) in den meisten Fällen als Harnsäure. Es liegen Nachweise für Organextrakte aus dem ganzen Nephridium (*Viviparus*; LEYDIG 1850), für freie Konkreme (*Haliotis*; nach WEGMANN 1884) und für die Nephridialflüssigkeit von *Patella* (GRIFFITHS 1887) vor, die, wie man sieht, spärlich genug sind. Die Angabe KRUKENBERGS (1881),

der in der Mitteldarmdrüse von *Turbo rugosus* Harnsäure nachweisen konnte, kann dahin gedeutet werden, daß die Bildung dieses Exkretstoffes hier vor sich geht.

Eine Reihe von Beobachtungen macht die Annahme wahrscheinlich, daß bei Diotokardiern, soweit noch beide Nephridien bei ihnen ausgebildet sind, diese sich physiologisch verschieden verhalten. Schon anatomisch zeigen die beiden Nephridien bei einer Reihe von Arten Verschiedenheiten. Bei den *Trochidae* weist das linke Nephridium keinen Renoperikardialkanal auf (SPILLMANN 1905); sein mittlerer Abschnitt zeigt eine besondere Differenzierung, den sog. „Papillensack“. Hier sind nicht, wie im rechten Nephridium, Septen und Falten entwickelt, sondern die Wandung ist mit langen, unverzweigten Zapfen bedeckt, die im Innern ein vielfach verästeltes Blutgefäß, an der Oberfläche eigentümliche becherförmige Vertiefungen aufweisen. Farbstoffinjektionen ergeben bei *Trochidae*, daß die Zellen des rechten, normal gebauten Nephridiums Indigokarmin, die des Papillensacks hingegen Ammoniakkarmin, wenn auch nur in geringen Mengen, speichern, wobei aus den Literaturangaben nicht zu entnehmen ist, ob es sich dabei im Papillensack um eine athrozytäre oder um eine phagozytäre Aufnahme handelt. Das Vorkommen besonders zahlreicher Karmin und Tusche speichernder Amöbozyten in den Lakunen der Papillen des Papillensacks ist jedenfalls durch CUÉNOT (1914) festgestellt worden, und PELSENEER hat bei *Gibbula cineraria* hier ebenfalls Phagozytose beobachtet. In diesem Zusammenhang mag erwähnt sein, daß nach WEGMANN (1884) bei *Haliotis* im rechten Nephridium Harnsäure nachgewiesen werden kann (Murexidprobe), im Papillensack hingegen nicht. Entsprechende Untersuchungen bei *Trochidae* wären sehr erwünscht⁽²⁰⁾.

Das abweichende Verhalten des Papillensacks wird noch besonders betont durch die Beobachtung, daß in den Papillen, und zwar im Bindegewebe zwischen den Blutlakunen und dem Epithel, und im Epithel selbst eigentümliche, gelblich-hyaline, „kristalloide“ Granulationen vorkommen, die nach FLEURE (1904) und SPILLMANN (1905) Albuminoide sind. Ob es sich dabei um Reservesubstanzen handelt, wie PERRIER (1889) annimmt, oder um Zerfallsprodukte von Blutkörperchen, die aus der Perikardialdrüse stammen und durch den Nephroperikardialkanal in den Papillensack geraten sollen (SPILLMANN 1905), oder ob irgendeine andere Deutung zutrifft, ist nicht entschieden. Jedenfalls spricht auch dieser Befund gegen eine exkretorische Rolle des Papillarsacks⁽²⁰⁾.

Ein Unterschied zwischen den beiden Nephridien scheint bei *Patella* und *Fissurella* weder histologisch noch physiologisch vorhanden zu sein. In beiden Nephridien finden sich, jedenfalls bei *Patella*, Zellen gleichen Baues mit Konkrementen gleichen Aussehens, beide nehmen auf athrozytärem Wege Indigokarmin (und Säurefuchsin) auf. Bei *Emarginula*

²⁰⁾ Auf die im Druck befindliche Untersuchung M. GERSCHS über Nordseetrochiden sei hier hingewiesen; durch das Entgegenkommen des Verfassers war uns die Zusammenfassung der Arbeit bereits zugänglich. Danach hat der Papillensack eine Speicherefunktion für Exkrete (Harnsäure- und Uratnachweise). Außerdem schwillt er zu den Laichzeiten an und wirkt als Druckorgan beim Ausstoßen der Geschlechtsprodukte.

ist die linke Niere sehr klein und ermangelt des Renoperikardialkanals (PELSENEER 1896).

Ein unterschiedliches Verhalten von Nephridialzellen Farbstoffen gegenüber findet sich auch bei Arten mit nur einem Nephridium, ohne daß bis jetzt eine Erklärung dafür angeboten werden könnte. Bei *Viviparus*, *Buccinum*, *Nassa*, *Nucella* und *Murex* hat CUÉNOT zwei histologisch unterscheidbare Athrozyten-Sorten gefunden, von denen die eine Ammoniakkarmin, die andere Indigokarmin aufnimmt. Die Ammoniakkarmin speichernden Zellen erweisen sich als bewimpert, während Indigokarmin stets in unbewimperten, meist mit großen Vakuolen und Konkrementen versehenen Zellen gefunden wird. Die Verteilung der beiden Athrozyten-Sorten innerhalb des Nephridialsacks scheint konstant zu sein: Bei *Buccinum* und *Nassa* stehen die bewimperten (Ammoniakkarmin aufnehmenden) Zellen an der Basis der Lamellen, bei *Murex* und *Nucella* gemischt mit den unbewimperten. Es ist nicht erwiesen, ob es sich dabei etwa um verschiedene Funktions- oder Alterszustände handelt. Auch über die Reaktion der Zellen liegen eine Reihe von Angaben vor, aus denen keine ohne weiteres auf der Hand liegende Beziehung zu ihrer funktionellen Verschiedenheit sich ergibt; so reagieren nach CUÉNOT bei *Murex* und *Nucella* beide Zellarten sauer. Doch ist hier zu bedenken, daß die zugrundeliegenden Nachweise weder streng auf bestimmte Zellbestandteile beschränkt noch mit hinreichenden Methoden geführt sind.

Am Emunctorium der Prosobranchier liegen außer den geschilderten anatomischen Bestandteilen noch zusätzliche Bildungen vor, die als Perikardialdrüse und als Nephridialdrüse bezeichnet worden sind.

Bei der sogenannten Perikardialdrüse handelt es sich um eine drüsige Entwicklung des Zölomepithels im Raume des Perikards, die entweder auf dem Herzen selbst oder an der Perikardialwandung zu finden ist. Bei Diotokardiern, z. B. bei *Fissurella* und *Gibbula*, zeigen beide Vorkammern fransenartige, drüsige Verlängerungen des sie bedeckenden Zölomepithels; ähnlich ist die Perikardialdrüse von *Valvata* entwickelt. Bei *Littorina* liegt die Perikardialdrüse auf der Perikardialwand selbst. Bei Dokoglossen ist die Perikardialdrüse rudimentär.

Über die Funktion der Perikardialdrüsen bei Prosobranchiern ist nichts Sicheres bekannt. In ihren Zellen sind teils Vakuolen, teils feste, körnige Einschlüsse (*Fissurella*, *Gibbula*) gefunden worden; von dem Landprosobranchier *Cyclostoma* hat PERRIER Abbildungen gegeben, die auf eine merokrine Sekretion schließen lassen. Sicher besteht eine enge physiologische Beziehung zum eigentlichen Nephridium; denn alle von der Perikardialdrüse ins Perikard gelieferten Stoffe müßten durch das Nephrostom nach außen abgeleitet werden. Es liegt nahe, die nachgewiesene filternde Tätigkeit der Perikardialwand den Zellen der Perikardialdrüse zuzuschreiben, zumal diese, nach den Ergebnissen von Farbstoffinjektionen zu schließen, keine Athrozyten sind. Hier hätten neue Untersuchungen einzusetzen.

Die sog. „Nephridialdrüse“ ist eine Sonderbildung am Nephridialsack, die stets an dessen dem Perikard zugewandter Seite zur Ausbildung kommt. Hier liegt ein länglicher Streifen lockeren, aus verschiedenen Zellsorten zusammengesetzten Bindegewebes, das von zahlreichen Blutlakunen und Muskelfasern durchzogen ist. Alle Lakunen münden durch einen gemeinsamen Gang in die Vorkammer des Herzens, von wo aus das ganze Lakunensystem mit Blut versorgt wird. Vom Nephridialsack aus dringen in den Bindegewebstreifen Blindsäcke ein, die, häufig reich verzweigt, mit einschichtigem Epithel ausgekleidet sind. Streng genommen, sollte nur dieser Teil des Gebildes „Nephridialdrüse“ genannt werden; für den bindegewebig-lakunären Abschnitt liegt die nicht gerade glückliche Bezeichnung „Blutdrüse“ vor. Das Ganze zeichnet sich gegenüber dem anderen Nierengewebe im Leben durch eine deutlich abweichende Farbe aus und ist so z. B. bei einer frisch entschalteten *Littorina* als schmales, weißes, zwischen Perikard und Nephridialsack gelegenes Band ohne weiteres zu erkennen.

Über die funktionelle Bedeutung von Blut- + Nephridialdrüse ist nichts Sicheres bekannt. In den bindegewebig-lakunären Abschnitt, der mindestens 3 verschiedene Formen von Bindegewebszellen erkennen läßt, hat man die Neubildung von Blutkörper-

chen verlegen wollen; doch sind Zellteilungen dort anscheinend noch nicht beobachtet worden. Das histologische Verhalten des Nierensackepithels zur „Blutdrüse“ läßt das Bestreben erkennen, hier eine große Oberfläche zu schaffen, einem Abschnitt des Blutgefäßsystems gegenüber, der nicht zur sonstigen Gefäßversorgung der Niere gehört. Irgendwelche Austauschvorgänge zwischen Blut und Nephridialepithel bzw. Nephridiallumen sind also hier durchaus wahrscheinlich, wenn auch bisher noch nicht nachgewiesen. Im Bindegewebe der Blutdrüse sind nie Vakuolen oder Ablagerungen beschrieben worden, in den Epithelzellen der Nephridialdrüsen sollen „Aundeutungen von granulösen Abscheidungen“ vorkommen. Im übrigen besteht das Epithel aus gleichartigen Zellen; das Vorkommen langer Wimpern scheint überall charakteristisch zu sein.

Bei *Valvata* und den *Cerithiidae* fehlt eine Nephridialdrüse, bei *Viviparus* ist ein blutdrüsenartiges Gewebe um die Vorkammer herum entwickelt; doch ist nicht sicher, ob es sich hier um eine der Blutdrüse der übrigen Monotokardier physiologisch entsprechende Bildung handelt. Jedenfalls hat CUENOT (1914) gezeigt, daß in den Körper der Schnecke irgendwo injizierte Tusche hier intensiv durch Phagozyten gespeichert wird.

Abgesehen von der Nephridialdrüse finden sich auch sonst Differenzierungen innerhalb des Nierensacks, die auf verschiedene Funktionen schließen lassen. Eine ausgesprochene Zweiteilung des Nephridialsacks findet sich bei den *Naticidae*, den *Cypræidae* und allen Stenoglossen. Bei *Naticidae* ist die Niere durch einen drüsenförmigen, rein bindegewebigen Streifen in 2 Lappen geteilt, die sich bereits im Leben nach ihrer Farbe unterscheiden: Der rechte, größere Abschnitt hat rötliche Fleischfarbe, der linke ist weißlich, ähnlich der neben ihm gelegenen Nephridialdrüse. Histologisch zeigt der rechte das übliche Maschenwerk mit typischem Nierenepithel, der linke hingegen große Papillen mit Bluträumen im Innern. Dadurch gleichen diese Fortsätze den oben beschriebenen Papillen im Papillensack der *Trochidae*, und es scheint, daß hier auch die gleichen eigentümlichen Kristalloide vorkommen, die dort beschrieben wurden (s. S. IX. b 115). Auch bei *Trivia* zeigen die beiden Abschnitte im Leben verschiedene Farben; auch hier hat der rechte normales Nierengewebe, der linke hingegen keine Papillen, sondern zahlreiche Wände, die wie die Blätter eines Buches aufeinander liegen. Bei *Murex*, *Nucella* und *Buccinum* ist der linke Nierenabschnitt in Form einer von der Decke des Nephridialsacks herabhängenden Wand ausgebildet, die nach den Seiten sekundäre Lamellensysteme entsendet. Auch hier unterscheiden sich die Epithelzellen dieses Abschnittes von denen der rechten Hälfte, auch in ihnen finden sich eigentümliche Kristalloide, ähnlich denen, die im Papillensack der *Trochidae* auftreten.

Es ist denkbar, daß im Eumunctorium der Prosobranchier auch Rückresorption bestimmter Stoffe aus dem Inhalt des Nephridialsacks vorkommt; doch liegen über diese Frage bisher keine Feststellungen vor.

Bei dem Vollparasiten *Enteroxenos* ist keine Spur eines Nephridiums mehr zu finden. Aus der Larvenentwicklung von *Enteroxenos*, die allerdings wohl nicht vollständig bekannt ist, ist nur eine Perikardialanlage beschrieben worden. Wie die Dinge bei *Pelseneeria* liegen, ist noch nicht völlig geklärt. Die Angabe, daß bei parasitischen Formen, denen noch Herz und Niere zukommen, der Nephroperikardialkanal fehlen soll, hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Bei marinen Prosobranchiern sind bisher keine örtlich begrenzten Exkretablagerungen in größerem Umfange („Speichernieren“) festgestellt worden, wie sie etwa die berühmte Konkrementdrüse des Landprosobranchiers *Cyclostoma* aufweist oder wie sie bei dem Heteropoden *Carinaria* beschrieben worden sind. Wohl aber spielen Stoffwechselendprodukte, die in Zellen des Integuments eingelagert sind, eine Rolle bei der Färbung. KESSEL (1931) hat kürzlich für *Viviparus viviparus* und *Bithynia tentaculata* zeigen können, daß im Integument (Bindegewebe und Epithel) aller Körperteile, die dem Licht ausgesetzt werden, gelbe Pigmentkörnchen auftreten, die sich als Guanin erweisen und, zusammen mit dem übrigen Pigment, den eigentümlichen braungoldenen Schimmer bei den genannten Arten hervorrufen. Höchstwahrscheinlich ist ein solches Verhalten verbreiteter, als bisher bekannt geworden ist, und möglicherweise entstehen auch andere Pigmente als Stoffwechselendprodukte. So hat z. B. F. N. SCHULZ (1903) im Gehäuse von *Halotis* und von *Trochidae* Gallenfarbstoffe nachgewiesen.

Bei der Entfernung von Fremdkörpern aus dem Blut und vielleicht auch von geformten Exkretstoffen spielen im Prosobranchierorganismus *Phagozyten* eine wichtige Rolle. Ihre Anwesenheit im Papillensack der Diotokardier und in der „Blutdrüse“ auf der Vorkammer von *Viviparus* wurde oben bereits erwähnt. CUÉNOT (1914) hat ferner gezeigt, daß im Nierensack der Tänioglossen, und zwar an der Wandung der Blutlakunen, die die Falten durchziehen, dauernd zahlreiche Phagozyten angeordnet sind, die injizierte Tusche und Karmin speichern. Bei Stenoglossen sind diese Phagozyten auf das sekundäre Lamellensystem (s. oben) beschränkt; nach einer Tuscheinjektion wird dieses System z. B. bei *Buccinum* innerhalb des übrigen Nierengewebes durch Schwärzung (Anreicherung von Tuschekörnchen in den Phagozyten) deutlich sichtbar (CUÉNOT). Außer in der Niere hat CUÉNOT ferner bei einer Reihe von Monotokardiern Phagozyten nachgewiesen, die regelmäßig in den Blutlakunen der Kiemen angeordnet sind. Ihre Verteilung wird ebenfalls nach Tusche-Injektion deutlich z. B. bei *Buccinum*. Ungeklärt ist noch, auf welchem Wege die von den Phagozyten gesammelten Stoffe oder die Phagozyten selbst aus dem Organismus entfernt werden. Es mag in diesem Zusammenhange auch erwähnt sein, daß in Bindegewebszellen von *Viviparus* und *Trochus* Einschlüsse beobachtet worden sind, die man als Exkrete gedeutet hat; doch ist nicht gesagt, ob diese Zellen durch eigene Wandertätigkeit oder durch Vermittlung von Amöbozyten ihre Exkrete beim Emunktorium abliefern. Von besonderem Interesse ist schließlich die Mitteilung HATTs (1927), wonach auf der Kieme von Diotokardiern (*Monodonta turbinata* Born, *Fissurella* spec.) Zellen einer bestimmten Region aus dem Atemwasser Tuschepartikel, Trypanblau, Neutralrot, Kresylblau begierig aufnehmen und speichern. Es handelt sich um Epithelzellen eines kurzen, blind geschlossenen, bewimperten Kanals, der auf der freien Kante jedes Kiemenblättchens in einer bewimperten Grube beginnt und parallel mit der Kante ein Stück nach oben zieht. Von den Seiten und von unten kommende Wimperströme auf der Kiemenoberfläche konvergieren nach der Grube zu und liefern auf diesem Wege die Partikel an. Entsprechende Bildungen wahrscheinlich gleicher Leistung finden sich bei *Halotis* und *Emarginula*, fehlen aber den Monotokardiern.

Die Larvennieren der Prosobranchier sind weiter unten behandelt (S. IX. b 189).

Es ist nicht sicher, ob die Niere der Prosobranchier etwas mit der Osmoregulation zu tun hat, doch sei an dieser Stelle auf die wenigen Punkte hingewiesen, die bisher überhaupt über die Osmoregulation bei Vorderkiemern bekannt geworden sind.

Der osmotische Druck des Blutes entspricht bei marinen Arten wohl stets ungefähr dem des umgebenden Meerwassers und ist bei Süßwasserarten um ein geringes höher als der des Mediums. So beträgt z. B. die Gefrierpunktniedrigung für *Dolium* (Mittelmeer; Messungen an Arten des Gebietes sind mir nicht bekannt) 2.24° , bei *Viviparus* zwischen 0.13° und 0.23° .

Meeresformen und Süßwasserformen finden im Brackwasser bestimmten Salzgehaltes ihre ökologische Grenze, wie oben (S. IX. b 70)

auseinandergesetzt wurde. Im Experiment aber halten manche von ihnen wenigstens eine Zeitlang Bedingungen aus, unter denen sie in der Natur niemals gefunden werden. So ist es gelungen, *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata* und *Valvata piscinalis* in 4%iges Salzwasser zu überführen, in dem einige der Versuchstiere bis zu 16 Tagen am Leben blieben. Auf der anderen Seite konnten *Patella vulgata* und *Nucella lapillus*, über Stufen, an reines Süßwasser „gewöhnt“ werden, worin 50% der Versuchstiere sich mindestens 15 Tage am Leben halten ließen (BEUDANT 1816). Derartige Versuche sind mit modernen Methoden bisher nicht ausgewertet worden, lassen aber den Schluß zu, daß die Prosobranchier, wie viele andere marine Invertebraten, „zumindest zu einer osmotischen Resistenz befähigt“ (SCHLIEPER 1930) sein müssen, Einrichtungen haben, die ihre innere Molarkonzentration in einer gewissen Unabhängigkeit von der des umgebenden Mediums zu halten vermögen. Worin diese Einrichtungen gegeben sind (Nephridium, Haut, Schleim der Haut?), wie sie arbeiten, wissen wir nicht; planmäßige Untersuchungen wären also auch hier sehr erwünscht.

Auch über den „Wasserhaushalt“ der Prosobranchier sind wir bisher schlecht unterrichtet. Gefangene *Buccinum* verändern ihren Gewebetonus sehr bald durch Abgabe von „Flüssigkeit“ (BROCK 1936). Wie die *Naticidae* das Schwellwasser ihres Fußes aufnehmen, wie sie es halten und transportieren, ist trotz einer Reihe dahingehender Versuche ebenfalls noch ungeklärt.

3. Atmung. — Die Mehrzahl der marinen Prosobranchier atmet im Wasser durch Kiemen. Als solche funktionieren bei den meisten Arten die in der Zwei- oder Einzahl vorhandenen Ktenidien der Mantelhöhle, deren vergleichende Anatomie bereits oben (S. IX. b 16 ff.) besprochen wurde. Bei den *Assiminidae* und *Pyramidellidae* ist das Ctenidium rückgebildet.

Sekundäre Kiemenbildungen finden sich bei den *Patellidae*, die ebenfalls die Ktenidien rückgebildet haben, in Gestalt eines an der Unterseite des Mantels ausgebildeten Kranzes freier Fäden (Fig. 54), bei den *Acmaeidae* als ktenidienartig entwickelte Nackenkieme (Fig. 53). Ob die weit aus der Mantelhöhle herausstreckbare zweizeilige Kieme der *Valvata*-Arten (Fig. 58) eine altertümliche oder eine sekundäre Bildung ist, steht dahin. Möglicherweise sind auch bei den *Fissurellidae* die hier reich entwickelten Fransen des Mantelrandes und die in der Umgebung der Schalenöffnung vor dem Apex entwickelten zarthäutigen Bildungen (vgl. Fig. 3) als akzessorische Kiemen tätig; eine ähnliche Annahme kann für diejenigen Formen gelten, die mit dem Mantel die Schale bedecken und so eine große Fläche des Mantelepithels dem freien Wasser darbieten (*Lamellariidae*, Fig. 41; *Cypraeidae*, Fig. 196). Bei einigen Arten, die amphibisch leben (*Littorinidae*) haben sich lungenartige Bildungen an der Decke der Mantelhöhle entwickelt (Fig. 117).

Bau der Kiemen. Die respiratorische Oberfläche wird bei allen Ktenidien durch reihenweise Anordnung zahlreicher Kiemenblättchen

geschaffen, die zweizeilig (*Scissurellidae*, *Fissurellidae* [Fig. 114], *Trochidae* [Fig. 112], *Cyclostrematidae*, *Turbinidae*, *Neritidae*, *Valvatidae*) oder einzeilig (die übrigen Familien) sein kann. Bei zweizeiliger Anordnung sitzen die Kiemenblättchen regelmäßig geordnet auf einer Achse oder „Rhachis“, die, basal an der Decke der Mantelhöhle befestigt, $\pm$ weit frei in sie hineinragt. Innerhalb der Rhachis verläuft auf der einen Seite das zuführende, auf der anderen das abführende Gefäß (Fig. 112 A). Bei einzeiliger Anordnung ist die Rhachis mit dem Mantel verschmolzen; d. h. alle Kiemenblättchen hängen in einer Reihe hintereinander von der Decke in die Mantelhöhle hinein (Fig. 112 B); die zu- und

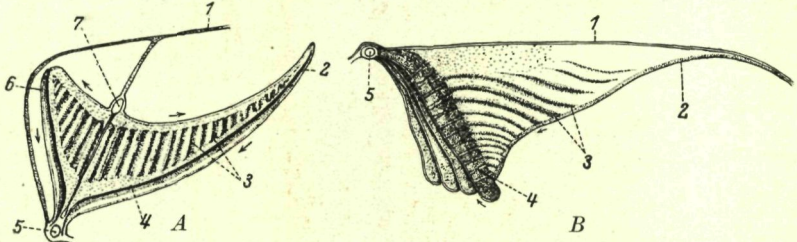


Fig. 112 A. *Gibbula cineraria*; Querschnitt durch den linken lateralen Teil der Mantelhöhle mit der Kieme; Kiemenblätter von anal gesehen. — 1 Decke der Mantelhöhle; 2 inneres Kiemenblatt; 3 Falten; 4 Stützstäbchen; 5 Kiemenvene; 6 äußeres Kiemenblatt; 7 Kiemenarterie; die Pfeile geben die Richtung des Blutstromes an.

Fig. 112 B. *Littorina littorea*; aus der Kieme herausgeschnittene Kiemenblätter, von anal gesehen. — 1 Decke der Mantelhöhle; 2 Verlängerung des Kiemenblättchens (3 in Fig. 117); 3 Falten; 4 Stützstäbchen; 5 Kiemenvene; die Pfeile geben die Richtung des Blutstromes an. — A, B nach Originalen CLARA HAMBURGERS.

abführenden Gefäße verlaufen dann innerhalb der Mantelhöhlendecke; die Spitze der Kieme kann gelegentlich frei sein und dann aus der Mantelhöhle herausgestreckt werden (*Adeorbis*, Fig. 65).

Die einzelnen Kiemenblättchen haben meist einen dreieckigen Umriß (Fig. 112); doch kann diese Form durch starke Verlängerung schließlich in die eines dicken Fadens übergehen (z. B. *Crepidula*). Die einzelnen Blättchen sind meist glatt, können aber auch sekundäre Faltenbildungen zeigen (Fig. 112). Die aus der Gesamtheit der Kiemenblättchen sich ergebende respiratorische Oberfläche ist von PÜTTER für eine (entschalt) 9 g schwere *Murex* auf 21 cm² berechnet worden.

Die Kiemenblättchen sind außen allseitig von einem einschichtigen Epithel überzogen, das in seinem ganzen Verlauf eine Basalmembran erkennen läßt; innen sind sie von lockerem, von großen Blutlakunen durchsetztem Bindegewebe erfüllt (Fig. 113). Nimmt man das Innere als einen einheitlichen Hohlraum, dann stellen die Kiemenblättchen dreieckige Tüten vor, die der Rhachis ihre Öffnung zukehren (SIMROTH). In Wirklichkeit ist das innere Lumen durch Bindegewebsstränge untergeteilt, deren Anordnung einen einigermaßen geregelten Verlauf des Blutstroms innerhalb des Kiemenblättchens sicherstellt. Nach der freien Kante zu ist meist ein ringsum verlaufender Hohlraum ausgespart, in dem das Blut strömt (Fig. 112 A). Bemerkenswert ist das Vorkommen von Muskelfasern, die, zu Pfeilern geordnet und

an der Basalmembran ansetzend, die beiden Wände des Kiemenblättchens miteinander verbinden und so offenbar die Weite der Bluträume verändern können (Fig. 113). Über die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung liegen noch keine Untersuchungen vor; es wäre denkbar, daß Atembewegungen durch regelmäßige Pulsationen der Kiemenblättchen stattfinden.

Die Basalmembran weist an manchen Stellen Verdickungen auf, die körperlich als Leisten und Platten erscheinen und so geeignet sind, die inneren Hohlräume des Kiemenblättchens auszusteuern (Fig. 112, 113). Abgesehen von der histologischen Frage nach der Herkunft und dem Material der Basalmembran — vermutlich wird sie vom Bindegewebe geliefert —, wäre auch ihre mechanische Bedeutung im Zusammenhang mit Blutbewegung und Muskeltätigkeit noch näher zu klären. Die Kiemenfäden der akzessorischen Pateidenkieme, die ebenfalls je ein zuführendes und ein abführendes Gefäß aufweisen, enthalten keine Stützeinrichtungen.

Das Epithel der Kiemenblättchen ist zum Teil bewimpert. Inmitten gleichmäßig und niedrig bewimperter Flächen verlaufen Streifen mit einem Besatz besonders langer und kräftiger Zilien (Fig. 113).

Mechanik der Atmung. Die Wimpern der Kieme erzeugen, zusammen mit denen des Mantelepithels, einen gerichteten Strom von



Fig. 113.
Gibbula cineraria:
Schnitt durch ein
Kiemenblättchen,
senkrecht zum Stütz-
stäbchen,
halbschematisch.
1 Nerv, 2 Raum des
zuführenden Blutstroms,
3 Muskelzellen, 4 hohe,
langbewimperte Rand-
zellen, 5 Querschnitt des
Stützstäbchens, 6 Nerv,
7 Schleimdrüsen,
8 Raum des abführenden
Blutstroms.
Kombiniert nach FRANK,
PELSENER, GERSCH.

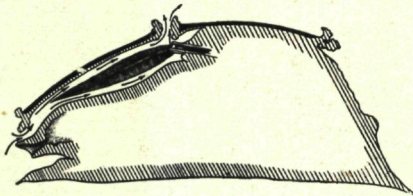


Fig. 114.
Diotokardier; Atemwasserstrom (*Fissurella*
spec.), halbschematisch. — Original.

Atemwasser in die Mantelhöhle hinein und wieder aus ihr heraus. Die Wege des zu den Kiemen strömenden und des sie wieder verlassenden Wassers sind dabei deutlich getrennt und je nach den anatomischen Besonderheiten der einzelnen Formen verschieden (allerdings auch noch nicht überall bekannt).

Eine regelrechte Durchströmung findet unter den Diotokardiern bei den Formen mit Schalendurchbrechungen statt, bei den Arten unserer Fauna also bei *Puncturella* und *Fissurella*: Der Atemstrom tritt vorn

in die Mantelhöhle ein, streicht an den paarigen Ktenidien vorbei und strömt an der beim Apex gelegenen Schalen- (und Mantel-) Öffnung wieder nach außen (Fig. 114). Wie bei *Emarginula*, die keine Öffnung am Apex, aber einen Mantel- und Schalenschlitz am Vorderrande hat, der Wasserstrom verläuft, ist nicht bekannt; jedenfalls muß hier, ähnlich wie bei den *Trochidae* und allen Monotokardiern, der Atemstrom innerhalb der Mantelhöhle zurückgeleitet werden. Möglicherweise steht damit eine siphonartige Bildung in Zusammenhang, die unter den *Fissurellidae* nur dieser Gattung zukommt: Die an den Schalenspalt angrenzenden Ränder des Mantels legen sich beim lebenden Tier zu einem röhrenförmigen, vorstreckbaren Gebilde zusammen.

Bei den *Fissurellidae* wird hin und wieder durch Muskelkontraktion die Mantelhöhle völlig entleert und dann von neuem gefüllt (PAGEN-STECHER 1880). Es ist allerdings vorläufig fraglich, ob es sich dabei um eine atemphysiologisch bedingte und regulatorische oder um eine nur zufällige Erscheinung handelt. Nach WILLIAMS (1855) ist an der Erzeugung und Lenkung des Atemwasserstroms bei *Buccinum* neben den Zilien auch die Muskulatur des Mantels beteiligt. Bei den Patellen sind die Wimperströme (nach MILNE-EDWARDS 1857) vom Außenrande des Mantels nach innen, auf den Kiemenkranz zu, gerichtet.

Der Lage der Kieme entsprechend muß bei Monotokardiern das Atemwasser an der linken Seite der Mantelhöhle angesaugt und eingeführt werden. Bei fast allen Arten finden sich Einrichtungen, die hier den Zustrom erfassen, einengen und in bestimmte Bahnen lenken. Zuleitungsrinnen können vom Nacken (*Viviparidae*; Fig. 35) oder vom Propodium aus (*Naticidae*; Fig. 36) geformt werden; meist handelt es sich aber um Bildungen des Mantels. Im einfachsten Falle liegt an seinem linken Rande eine nach unten offene Falte (Siphonalfalte) vor (*Eulimidae*, *Pyramidellidae*, *Littorinidae*, *Cerithiidae*), die durch Verlängerung nach vorn zu einer regelrechten Röhre, einem Siphon, werden kann. Die längsten Siphonen (bis zu Körperlänge) haben die Stenoglossen. Stets bleibt die Öffnung der ursprünglichen Einfaltung beim Siphon als unten gelegener Schlitz erhalten, der deutlich offen stehen (*Buccinidae*; Fig. 43) oder, durch feste Aneinanderlagerung der Ränder, praktisch geschlossen sein kann (*Nassidae*; Fig. 69, 96, 116). Stets, aber verschieden ausgeprägt, formt die Schale eine Rinne, durch die der Siphon nach außen zieht (z. B. Fig. 81).



Fig. 115.
Monotokardier:
Atemwasserstrom.
Im Anschluß an
v. BUDDENBROCK.

Bei Formen, die sich im Sande einzugraben pflegen, wie die Nassiden, wird der Siphon bis zur Oberfläche vorgestreckt und bildet so einen Zuleitungsweg des Atemwassers, dem keine Sandbewegung etwas anhaben kann. Eine Gesellschaft eingegrabener Netzreusenschnecken ist für den geschulten Beobachter an den aus dem Sande ragenden Enden der Siphonen zu erkennen (Fig. 116).

Bei den *Lamellaria*-Arten mit weit überwallendem Mantel sichert ein vorn angebrachter Schlitz den Zustrom des Atemwassers (Fig. 41). Bei anderen Lamellariiden (*Marsenia*, *Onchidiopsis*) findet sich sowohl

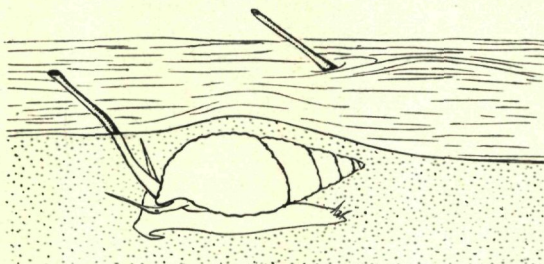


Fig. 116. *Nassa reticulata*; 2 Exemplare, eingegraben im Sande eines Priels, halbschematisch. — Die Tiere sitzen in gleicher Richtung, so, daß sie den aus dem Sande herausragenden Siphon der Strömung des Priels entgegenstrecken; etwa nat. Gr. Original.

ein Inspirationskanal (links) als auch ein Exspirationskanal (rechts); den genaueren Verlauf des Atemstroms gerade bei diesen eigenartig gebauten Formen kennenzulernen, wäre von besonderem Interesse.

Innerhalb der Mantelhöhle bewegt sich der Atemstrom bei den mit Siphonalrinne oder Siphon versehenen Arten aus dem Siphon unmittelbar zur Kieme, an ihr entlang bis zu ihrem hinteren Ende. Hier findet die Umkehr statt; die ausführende Strömung zieht nach der rechten Seite der Mantelhöhle und entweicht in der Gegend des Afters nach außen (Fig. 115). Einzelheiten über den Verlauf des Wasserstroms an der Kieme selbst sind, abgesehen von spärlichen Angaben bei WILLIAMS, noch nicht bekannt und würden besonders bei Formen interessieren, die, wie *Crepidula*, mit Hilfe des Atemwasserstromes gleichzeitig Nahrungspartikel abfiltrieren.

Die amphibisch lebenden, oft wochenlang oberhalb des Wasserspiegels verharrenden Littorinen vermögen unter Wasser durch ihre Kiemen zu atmen, sind aber auch zum Gaswechsel aus der Luft befähigt durch besondere Bildungen in ihrer Mantelhöhle: Hier verlängern sich die verhältnismäßig niedrigen Kiemenblättchen auf dem Dach der Mantelhöhle zu schmalen Leisten, die ein völliges Zusammenfallen der Wände verhindern und zugleich die Oberfläche vergrößern (Fig. 117; im Schnitt sichtbar in Fig. 98 oben). In diesen Leisten ist ein reiches

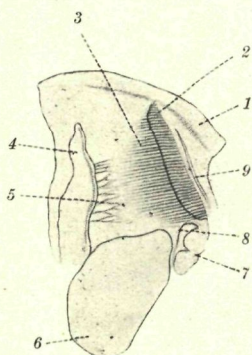


Fig. 117. *Littorina saxatilis*; Dach der Mantelhöhle, von unten gesehen. 1 Mantelrand; 2 Kieme; 3 Fortsetzungen der Kiemenblättchen auf dem Dach der Mantelhöhle in Gestalt von Leisten; 4 Enddarm; 5 Blutgefäßnetz; 6 Nierensack; 7 Herzkammer; 8 Vorkammer; 9 Osphradium.

Nach PELSENER aus SIMROTH.

Gefäßnetz ausgebildet, so daß man berechtigt ist, von einer „Lunge“ zu sprechen.

Auch die *Patella*- und *Acmaea*-Arten weisen im Dach der Mantelhöhle ein reich verzweigtes Netz von Blutgefäßen auf. Es ist anzunehmen, daß auch hier Gaswechsel aus feuchter Luft stattfinden kann, wenn die Tiere sich während der Ebbe oberhalb des Wasserspiegels befinden.

Gibbula-Arten vermögen sich eine Zeitlang außerhalb des Wassers aufzuhalten; das gleiche gilt für *Truncatella truncata*. *Nucella* verfolgt bei Niedrigwasser ihre Beute auf trockenliegenden Felsen. In allen diesen Fällen bestehen keine anatomisch nachweisbaren Einrichtungen für Gaswechsel außerhalb des Wassers.

Neben dem Gaswechsel durch Kiemen spielt zweifellos bei allen Prosobranchiern Hautatmung eine Rolle und muß überall da hinreichend sein, wo Kiemen verschwunden sind (*Pyramidellidae*, *Assimineidae*). Der Gaswechsel der Vollparasiten erfolgt, ebenso wie ihre Ernährung, auf dem Wege über den Organismus des Wirts.

Chemie der Atmung. Als respiratorischer Farbstoff ist wohl bei den meisten Prosobranchiern Hämözyanin vorhanden, ein kupferhaltiger, globulinartiger Eiweißkörper, der im Blutplasma gelöst ist und dessen Farbe bestimmt: Er ist im oxydierten Zustand blau, im reduzierten farblos. Das Bindungsvermögen des Hämözyanins für Sauerstoff ist geringer als das des Hämoglobins; 1 g Hämözyanin bindet etwa $0.4 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$ (HENZE 1901). Bei Prosobranchiern liegen bisher keine speziellen Untersuchungen über die Rolle des Hämözyanins, über sein Dissoziationsverhalten usw. vor, die meisten Erfahrungen sind an Cephalopoden und Pulmonaten gewonnen worden. Nach WINTERSTEIN (1921) enthält luftgesättigtes Blut von *Patella* 0.68% O_2 und 12.57% CO_2 . Angaben über farblose, respiratorische Proteide, die GRIFFITHS (1890/92) für *Patella* gemacht hat, sind durch WINTERSTEIN als unrichtig erwiesen worden.

Von Interesse ist das Vorkommen von Hämoglobin oder einem ihm sehr nahestehenden Farbstoff in der Pharynxmuskulatur vieler Arten, z. B. von *Buccinum*, *Acmaea*, *Littorina*, *Gibbula*, *Viviparus*. „Der Farbstoff entnimmt in diesem Falle dem Blut den für diese wichtigen Muskeln besonders nötigen Sauerstoff“ (JORDAN).

4. Kreislauf. — Die Prosobranchier zeigen als Kreislauforgane ein Herz und wohlentwickelte zuführende und abführende Gefäße. Wenngleich kapillare Aufspaltung vorkommt, ist doch der Kreislauf kein völlig geschlossener; stets finden sich Hohlräume zwischen und in den Organen, Lakunen, in ihn eingeschaltet. Im einzelnen zeigt der Weg des Blutes bei jeder Art Besonderheiten, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Folgende allgemeingültige Züge lassen sich herausheben: Das Herz besteht stets aus einer Kammer und zwei (Diotocardia; Fig. 118) oder einer (Monotocardia) Vorkammer(n). Aus der Vorkammer (den Vorkammern) erhält die Kammer größtenteils arterielles, aus der Kieme (den Kiemen) kommendes Blut. Die von der Herzkammer ausgehende Aorta teilt sich bald nach ihrem

Austritt in zwei Äste, von denen einer nach vorn, einer nach hinten zieht. Der vordere Ast versorgt den Kopffuß und die dort gelegenen Teile der Genitalorgane und des Darmkanals, der hintere den Eingeweidesack. Aus den Arterien tritt das Blut in die Lakunensysteme der einzelnen Organe über, sammelt sich aus ihnen entweder im Kopfsinus (Kopffuß) oder im Abdominalsinus (Eingeweidesack) und strömt dann entweder unmittelbar oder auf dem Umwege über das Nephridium in das zuführende Kiemengefäß. Nach erfolgtem Gaswechsel tritt das Blut aus der Kieme (den Kiemen) durch die Kiemenvene(n) in die Vorkammer(n) ein, um von hier aus erneut am Kreislauf teilzunehmen. Gefäße, die, unter Umgehung der Kieme, unmittelbar vom Körper zur Kiemenvene oder zum Vorhof ziehen, lassen auch nicht oxydiertes Blut in den Kreislauf eintreten.

Von Besonderheiten des Blutkreislaufes sei noch erwähnt, daß bei den Diotokardiern die Aorta sich in der Gegend der Bukkalmasse zu einem arteriellen Sinus erweitert, in den der ganze Zungenapparat eingebettet ist. FLEURE (1905) vermutet sogar für *Haliotis*, daß die regelmäßigen Kolbenstöße des Zungenapparates auf die Bewegung des Blutes von Einfluß sein könnten, — eine Angabe, die wert wäre, auch bei anderen Diotokardiern nachgeprüft zu werden.

Bei den Dokoglossen entspringen die beiden Hauptarterien, Arteria visceralis und Arteria cephalica, nicht wie bei den übrigen Prosobranchiern unmittelbar aus der Herzkammer, sondern aus einem „Bulbus arteriosus“, der immer außerhalb des Perikards liegt.

Bei *Patella* zeigen die rechte und die linke Hälfte des Fußes eine getrennte Blutversorgung. WEGMANN fand bei Injektionen in den rechten oder linken Stamm der Fußarterien, daß stets nur die betreffende Sohlenhälfte bis zur Medianlinie gefüllt wurde; kein Tropfen der Injektionsflüssigkeit ging in die andere Hälfte über. Diese Erscheinung steht zweifellos in engem Zusammenhang mit der physiologischen Längshalbierung des Fußes bei der Lokomotion (s. S. IX. b 79).

Während in den meisten Fällen bei Monotokardiern das aus dem

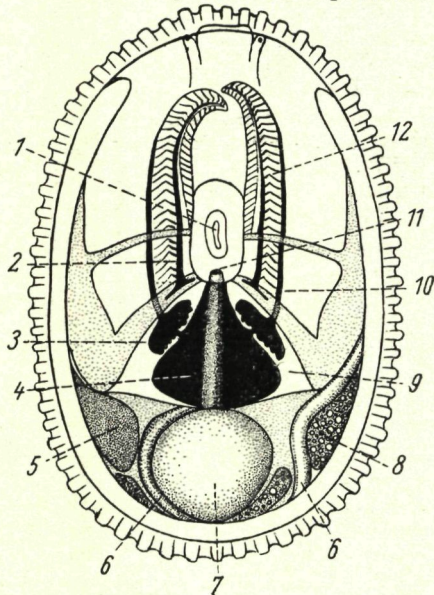


Fig. 118.

Fissurella spec.; Herz und Kiemen.

- 1 Mantelloch; 2 Kiemenarterie; 3 Vorkammer;
4 Herzkammer; 5 Mitteldarmdrüse; 6 Darm;
7 Magen; 8 Gonade; 9 Perikard; 10 Kiemenvene;
11 After; 12 Kieme.

Im Anschluß an SPILLMANN.

Nephridium kommende Blut (s. S. IX. b 113) zunächst der Kieme zugeleitet wird, geht es bei *Littorina* und *Cerithium* unmittelbar in die Vorkammer über, die also in diesem Falle 2 zuführende Gefäße, eine Kiemen- und eine Nierenvene, aufweist.

Das Herz funktioniert als Pumpmaschine durch koordinierte Kontraktionen der Vorkammer- und Kammermuskulatur, in Zusammenarbeit mit Ventileinrichtungen zwischen Vorkammer und Kammer.

Bei Rhipidoglossen, die SPILLMANN (1905) näher untersucht hat, sind die Vorkammern dünnwandig und muskelarm im Gegensatz zur Herzkammer, die eine dreifache Schichtung ihrer Muskulatur erkennen läßt: Zu äußerst liegt eine Ringmuskelschicht; dieser folgt eine Lage von Längsmuskeln, darauf eine Schicht lockerer Muskelzüge, die das Herzlumen quer durchziehen. Bei den Dokoglossen fehlt der Herzkammer die Ringmuskelschicht; die Vorkammern sind ähnlich gebaut wie die der Rhipidoglossen. Auch bei Monotokardiern ist stets die Kammerwandung stärker entwickelt als die der Vorkammer. Strenge Ordnung in Ringmuskelschicht und Längsmuskelschicht ist nicht immer zu erkennen; eine lockere innerste Schicht mit Fasern, die das Lumen kreuz und quer durchziehen, ist stets charakteristisch.

Die Muskulatur des Herzens besteht aus Fasern, die häufig verzweigt sind und Querstreifung aufweisen. Zwischen ihnen ist Bindegewebe eingefügt. Ein Endothel fehlt, außen ist das Herz vom Plattenepithel des Perikards überzogen; hier können drüsige Differenzierungen als Perikardialdrüse Platz greifen (s. S. IX. b 116).

Bei Rhipidoglossen wird die Kammer bei der Systole durch je eine aus einer Muskellamelle bestehende Klappe abgeschlossen. Bei den Dokoglossen hingegen besteht die Atrioventrikularklappe aus einem dünnwandigen Rohr, dessen Wände sich bei der Systole der Kammer zusammenlegen und so Rückströmung verhindern (Fig. 119). Bei Monotokardiern pflegt zwischen Vor-



Fig. 119.
Patella vulgata; Atrioventrikularklappe im Schnitt. — Im Anschluß an SPILLMANN.

kammer und Kammer ebenfalls eine muskuläre Platte als Ventil zu arbeiten. SUNDERBRINCK (1928) will eine ähnliche Klappeneinrichtung auch zwischen Kammer und „Truncus arteriosus“ bei *Cerithium* beobachtet haben.

Physiologie der Herzbewegung. Im Gegensatz zu anderen Molluskengruppen liegen bei Prosobranchiern über die Bewegungsphysiologie des Herzens nur spärliche Untersuchungen vor. Der Schlagrhythmus ist, abgesehen von Einflüssen der Temperatur, nicht konstant; kräftige Bewegungen des Tieres verzögern oder beschleunigen ihn (*Haliotis*; nach CARLSON 1906). Eine Innervierung erfolgt von Viszeralganglion aus (*Natica*, *Haliotis*); sie scheint ausschließlich fördernd zu wirken. Bei Einzelreizung der Herznerven wird das schlaglose Herz zu einzelnen Kontraktionen angeregt; bei Dauerreizung treten Serien von Herzschlägen auf, die den Charakter unvollständiger Tetani annehmen können. Die Angabe HALLERS, wonach in der Herzwand

selbst ein nervöses Netzwerk mit multipolaren Ganglienzellen vorliegen soll, beruht sicher auf einer Verwechslung mit Bindegewebszellen. Es ist bisher nicht gelungen, Nervengewebe oder Nervenendigungen im Prosobranchierherzen nachzuweisen.

Die normale Arbeit des Herzens ist von seiner Wandspannung abhängig. Ein herausgeschnittenes und blutleeres Prosobranchierherz stellt sofort oder nach kurzer Zeit seine Tätigkeit ein, beginnt aber wieder zu schlagen, sobald es durchströmt wird und die Wand dadurch die notwendige Spannung erhält. Mit ansteigendem Druck nimmt die Zahl der Herzschläge in der Zeiteinheit bis zu einer bestimmten Grenze zu (barynogene Polyrythmie). Druckerhöhend wirken auch kräftige Bewegung des Tieres, die Beobachtungen CARLSONs (s. oben) finden also auf diesem Wege ihre Erklärung. Auf hintereinander geschalteter Druckreizung, nicht auf der Leistung übergeordneter Zentren, beruht auch die Koordination der einzelnen Teile: Ein Abschnitt wirkt mechanisch auf den nächsten, die Kammer z. B. auf die Vorhöfe (bzw. auf den Vorhof), indem sie durch den Körper hindurch das Blut hineinpumpt und dadurch den Impuls zur Kontraktion gibt (VON SKRAMLIK 1931). Die Bewegungskoordination zwischen Vorkammer(n) und Kammer wird, ebenso wie bei *Helix*, durch Eröffnung des Perikards gestört (*Haliotis*; nach CARLSON 1906), was ebenfalls auf die durch den Eingriff nunmehr geänderten Druckverhältnisse zurückzuführen ist: Die eingeschlossene Perikardialflüssigkeit verhindert eine Überdehnung der zarten Wandungen des Herzens. Öffnet man z. B. bei *Haliotis* das Perikard, dann werden die einzelnen Herzabteilungen, besonders die Vorhöfe, prall mit Blut gefüllt und stellen nun, infolge von Überdehnung, ihre Tätigkeit ein (V. SKRAMLIK 1929).

Das Blut der Prosobranchier zeigt keine echte Gerinnungsfähigkeit; Wunden im Hautmuskelschlauch schließen sich ohne weiteres durch Kontraktion der umgebenden Muskulatur. Dem lebenden Tier entnommenes Blut läßt nach einiger Zeit flockenartige Niederschläge erkennen; diese erweisen sich als Anhäufungen von Lymphozyten, die durch Fortsätze miteinander verklebt sind. Niemals sind Fibrinfäden gefunden worden.

Amöbozyten sind im Blut aller Prosobranchier vorhanden und stellen die einzigen geformten Elemente darin dar. Sie sind kernhaltig, amöboid beweglich und enthalten in ihrem Plasma fast stets stark lichtbrechende oder gefärbte Granula. Sie sind zur Phagozytose befähigt und spielen außerdem sicher eine Rolle bei der Exkretion, der Fremdkörperentfernung (s. S. IX. b 118) und bei Rückbildungsvorgängen in der Gonade (s. S. IX. b 156). Es ist anzunehmen, daß sich die Amöbozyten durch mitotische (und amitotische) Teilung vermehren können. Über bestimmte Bildungsorte im Körper ist nichts bekannt.

In gelöstem Zustande enthält das Blut der Prosobranchier Proteinsubstanzen, in erster Linie das Hämözyanin (s. S. IX. b 124). Wenn dieses vorhanden ist, dann scheinen andere Proteine nicht vorzukommen, nur für *Murex trunculus* liegt durch KRUKENBERG (1882) der Nachweis eines bei 40° C koagulierbaren Proteins vor, das neben dem

Hämozyanin existiert. Auch Arten mit farblosem Blut (z. B. *Lamellaria perspicua* und *Patella*-Arten) enthalten Proteine in der Blutflüssigkeit, deren Funktion unbekannt ist und ohne nähere Prüfung weder auf die Atmung noch auf die Ernährung bezogen werden sollte (s. S. IX. b 124).

Über sonstige Bestandteile des Blutes liegen einige Angaben für *Haliotis rufescens* vor. Danach kommen außer den Proteinen in geringen Mengen auch noch andere stickstoffhaltige Stoffe vor, wie Harnstoff, Ammoniak und Harnsäureverbindungen. Im Plasma mancher Amöbozyten zeigen sich Fetttropfchen, im Blut von *Haliotis rufescens* hat MYERS (1920) Cholesterin (2 bis 3 mg auf 100 cm³) nachgewiesen. Bei derselben Art enthält das Blut 0.037 bis 0.09% Zucker.

Neben der Atem- und Ernährungsfunktion des Blutes und seiner Rolle beim Transport gelöster Exkretstoffe (s. S. IX. b 113) hat seine „Skelettfunktion“ für die Prosobranchier erhebliche Bedeutung: Nur durch die Blutfüllung bekommt ihr Hautmuskelschlauch die ihn kennzeichnenden mechanischen Eigenschaften, durch die Blutfüllung führt Kontraktion bestimmter Muskeln zur Dehnung ihrer Antagonisten, können bestimmte Teile (z. B. Propodium, Penis, Rüssel) geschwellt und so zu mechanischen Verrichtungen fähig gemacht werden.

5. Kalkstoffwechsel. — Im Stoffhaushalt der Prosobranchier spielt der Kalkstoffwechsel eine nicht unerhebliche Rolle. Während des ganzen Lebens wird, wenn auch nicht ununterbrochen, so doch in engen Abständen, am Gehäuse gebaut, also Kalk in z. T. erheblichen Mengen geliefert. Dieser Kalk muß vom Organismus aufgenommen, gespeichert, an den Ort der Verwendung transportiert und zur Abscheidung gebracht werden. Wie geschieht dies alles?

Bisher sind nur einzelne Abschnitte aus dem Weg des Kalkes im Schneckenkörper bekannt geworden. Häufig (aber anscheinend nicht bei allen Arten) finden sich in der Mitteldarmdrüse Zellen, die Kalk enthalten; schon den älteren Autoren sind diese „Kalkzellen“ neben den „Körner-“ und „Keulenzellen“ (= Sekret- und Resorptionszellen) aufgefallen. Die naheliegende Annahme, es handle sich hier um unmittelbar aus der Nahrung resorbierten Kalk auf „erster Lagerstätte“, trifft in dieser einfachen Fassung wohl sicher nicht zu. G. CHR. HIRSCH (1920) hat durch Stufenuntersuchungen an *Murex* wahrscheinlich machen können, daß der gesamte Kalkvorrat der Mitteldarmdrüse nach einer Nahrungsaufnahme zusammen mit den Fermenten in das Lumen der Mitteldarmdrüse und in den Magen ausgestoßen wird, um dort eine bestimmte (vorläufig noch nicht näher geklärte) Rolle bei der Verdauung zu spielen. Nach Abschluß der Verdauung werden neue Kalkkugeln in Zellen, die ein spezifisches Verhalten des Plasmas erkennen lassen, gebildet; die Mitteldarmdrüse des Hungertieres zeigt wieder gefüllte „Kalkzellen“ in reicher Zahl.

Außer in bestimmten Zellen der Mitteldarmdrüse findet sich Kalk im Bindegewebe gespeichert. Hier lassen sich, neben den faserbildenden Zellen, sternförmig verästelte und großblasige („LEYDIGSche“) Zellen unterscheiden, die beide Kalkeinschlüsse, meist in sphärolithartiger Form, aufweisen können. Menge und Verteilung des Bindegewebe-

kalkes wechseln artlich und individuell, so daß bestimmte und allgemeingültige Schilderungen nicht gegeben werden können. Bei erwachsenen Tieren scheint die Bindegewebshülle der Mitteldarmdrüse (*Natica*, *Murex* nach G. CHR. HIRSCH) und der Blutgefäße (*Natica*, *Murex*, nach G. CHR. HIRSCH; *Littorina*, nach eigenen Beobachtungen) ein bevorzugter Ort der Kalkablagerung in Bindegewebszellen zu sein; ferner hat KESSEL (1933) Kalk in Form von Vateritkristallen im Bindegewebe des Mantels von *Viviparus viviparus* nachgewiesen. Der Nachweis kristallisierten Kalkes geschieht am besten durch Betrachtung frischer, dünner Zupf- oder Flächenpräparate in polarisiertem Licht. Auf diesem Wege konnte KESSEL bei den durchsichtigen Embryonen von *Viviparus* feststellen, daß — abgesehen vom Mantel — auch Kopf und Fühler mit Vateritkristallen geradezu vollgepfropft waren. Nach Auflösung durch Salzsäure hinterlassen diese Kalksphärolithe eine feine, konzentrisch geschichtete Matrix aus organischer Substanz (KESSEL).

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß der Bindegewebskalk der Prosobranchier einen Vorrat darstellt, aus dem gezehrt wird, wenn der Gehäusebau die rasche Anlieferung größerer Kalkmengen notwendig macht. Gehäuselose Heteropoden, wie *Pterotrachea*, sind völlig frei von derartigen Ablagerungen. Es wäre eine lohnende Aufgabe, den Gehalt an Bindegewebskalk vor und nach einer größeren Leistung im Schalenbau bei ein und demselben Tier zu vergleichen. KESSEL hat bereits zeigen können, daß Tiere, die durch Schalenverletzungen zu stärkerer Sekretionstätigkeit gezwungen wurden, sehr viel geringere Vorräte an Sphärolithen aufwiesen als unter normalen Bedingungen gehaltene. — Die Rolle oder Bedeutung des „Sekretkalkes“ in den Kalkzellen der Mitteldarmdrüse bleibt aber vorläufig ungeklärt, manchen Arten, z. B. *Viviparus*, scheint er völlig zu fehlen.

Auch die Form des Transportes von der Nahrung zum Depot, von hier zu den Kalkzellen der Mitteldarmdrüse oder an die Stellen, die Substanz zur Schalenbildung nach außen liefern, bleibt noch zu untersuchen. Eine Reihe vorbereitender Beobachtungen verdanken wir G. CHR. HIRSCH (1920); er konnte zeigen, daß der Bindegewebskalk in Lösung geht, wenn die Umgebungsflüssigkeit durch Verminderung des NaCl-Gehaltes gegen Seewasser hypotonisch wird. Es erscheint ihm danach möglich, daß bei aktiver Kalkaufnahme der gehäusebauenden Zellen aus dem Blut dieses hypotonisch wird, so daß jetzt der Kalk in den Depots, die die Gefäße begleiten, sich löst, bis der alte osmotische Druck wiederhergestellt ist. Vielleicht aber ist diese Vorstellung noch zu einfach. Resorptionserscheinungen an manchen Prosobranchierschalen zwingen zu dem Schluß, daß der Organismus den Kalk dort lösen kann, wo er „will“, und es bliebe zu klären, auf welchem Wege dies geschieht. ANKEL hält es nicht für ausgeschlossen, daß Resorptionserscheinungen an der eigenen Schale und die Bohrtätigkeit mancher Prosobranchier in Kalkschalen anderer Mollusken einmal eine einheitliche Erklärung finden.

6. Sekretion. — Über den Gehäusebau der Gastropoden

liegt eine umfangreiche Literatur vor, die allerdings gerade Prosobranchier wenig berücksichtigt hat. Völlig geklärt ist der Weg von der Abscheidung des ungeformten Sekretes bis zur fertigen Bildung der charakteristisch geformten Schale noch nicht. Immerhin hat die Untersuchung der Schalenbildung von *Viviparus* durch KESSEL (dort auch die ältere Literatur) einige abschließende Feststellungen erbracht. Danach ist zunächst sichergestellt, daß typisch gebaute Schale einzig und allein im Bereich des Mantelrandes gebildet werden kann; Verletzungen in der Schale, die außerhalb des Sekretionsbereichs des Mantelrandes liegen, werden zwar durch Regenerate geschlossen, diese erlangen aber des Periostrakums und zeigen einen völlig eigenartigen Aufbau ihrer kalkigen Massen, der nichts mit normaler Schalenstruktur zu tun hat (vgl. S. IX. b 200).

Der Bau der normalen Schale am Mantelrande geht so vonstatten, daß zunächst die Drüsenzellen der Mantelrinne ein kolloidales Sekret liefern, aus dem das Periostrakum entsteht. Ihm werden sodann die

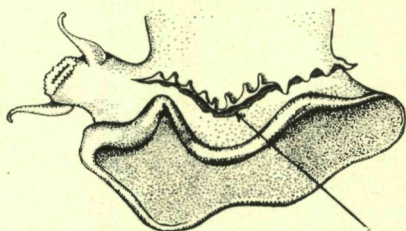


Fig. 120.

Helcion pellucidum; Kopffuß, schräg von unten gesehen, um die rings um den Fuß verlaufende Drüsenrinne und die darüber befindlichen tentakelähnlichen Fortsätze zu zeigen; etwa 4:1. Nach BOUTAN, umgezeichnet und verkleinert.

Kalkschichten (s. S. IX. b 8, 9) nacheinander aufgelagert. Diese entstehen durch einen Kristallisationsvorgang aus einer ebenfalls kolloidalen, gelartigen Abscheidung des Mantelepithels. Im Gegensatz zum Periostrakum, dessen Bildungsstätte auf die Mantelrinne beschränkt ist, kann die Kalkabscheidung keinem histologisch oder anatomisch definierbaren Bezirk des Mantelepithels zugeordnet werden. Der Kristalli-

sationsprozeß der Kalkschichten steht natürlich unter chemisch-physikalischen Bedingungen, die der Mantelrand, bzw. der Organismus bestimmt (z. B. Lösungsgenossen!), und führt dadurch zu gruppen- und artspezifischen Besonderheiten der Schalenstruktur.

Als charakteristisches Sekretionsprodukt der Prosobranchier bedarf schließlich der Schleim noch einer besonderen Erwähnung.

Verstreut finden sich Drüsenzellen, meist in Form epithelial gelegener oder nur wenig versenkter Becherzellen, überall im Integument. An bestimmten Stellen kommt es zu Anhäufungen, die dann als Drüsen bezeichnet werden können, stets jedoch aus einzelligen Elementen zusammengesetzt sind.

Am Fuß ist eine merkwürdige Drüsenrinne bei *Helcion* und verwandten Arten beschrieben worden. Sie umzieht den Körper an den Seiten und hinten und läßt nur den Kopf frei (Fig. 120). In die Rinne münden zahlreiche, tief in die Muskulatur des Fußes versenkte Drüsen; oberhalb der Rinne verläuft eine Reihe tentakelähnlicher Fortsätze. Über die Bedeutung des ganzen Gebildes ist nichts Sicheres bekannt²¹⁾.

²¹⁾ Bei THIELE (1930) findet sich die Angabe, daß der hier ausgeschiedene Schleim „bei Kontraktion des Tieres die Kiemen vor Verletzungen“ bewahren solle.

Die Sohle des Fußes ist bei allen Prosobranchiern reich mit einzelligen Drüsen versehen, so daß man von einer „diffusen Sohlendrüse“ gesprochen hat. In erster Linie wird hier auch Schleim geliefert, doch zeigt die histologische Untersuchung meist, daß neben Zellen mit basophillem oder Schleimreaktionen zeigendem Sekret in geringer Zahl auch oxyphile, „seröse“ Drüsen vorkommen, über deren Bedeutung nichts Näheres bekannt ist.

Außer der diffusen Drüsenversorgung der Sohle zeigen viele Prosobranchier-Arten eine in der Medianlinie des Fußes meist im vorderen Drittel gelegene tiefe, drüsige, annähernd bilateral-symmetrisch gebaute Einstülpung mit gefalteten Wänden, die eigentliche Sohlendrüse. Sie dient einer Sonderleistung, nämlich der Formung und Härtung der Eikapsel, wovon weiter unten noch die Rede sein wird (s. S. IX. b 172).

Die *Trochidae* und fast alle Tanioglossen weisen außer den erwähnten Bildungen am Vorderrande des Fußes eine rinnenförmig vertiefte Drüsenanhäufung, die Rand- (oder „Lippen“-)drüse auf, die in erster Linie der Schleimlieferung dient (histologische Verschiedenheiten der hier mündenden Drüsen wären in ihrer Bedeutung noch zu klären). Bei den meisten Tanioglossen ist die Rinne in der Mitte zu einem Blindsack vertieft und greift rechts und links auf die Seitenteile des Fußes über. Die in dichten Massen angeordneten einzelligen Drüsen sind oft weit in die Muskulatur des Fußes hinein versenkt; Teile der Rinne, vor allem der Ausführungsgang des Blindsackes, können bewimpert sein. Der Blindsack fehlt bei *Valvata* und *Nucella lapillus*, zeigt eine geringe Entwicklung bei *Littorina*- und *Bithynia*-Arten, eine starke bei *Aporrhais*- und *Nassa*-Arten (vgl. Fig. 161). Bei *N. reticulata* ist eine Innervierung der Randdrüse nachgewiesen worden. Daß die umgebende Muskulatur bei der Ausstoßung von Sekret, zum mindesten bei der Entleerung des medianen Blindsackes, eine Rolle spielt, ist durchaus wahrscheinlich. — Einige Arten, vor allem kleinere (*Rissoidae*, *Hydrobiidae*, ferner *Scalidae*), haben die Fähigkeit, an einem Schleimfaden zu schwimmen oder sich an ihm von der Wasseroberfläche herabzulassen. Es ist anzunehmen, daß derartige Schleimfäden von der Randdrüse hervorgebracht werden.

Eine besonders reiche Ausstattung mit Drüsenepithelien zeigt schließlich die Mantelhöhle. Soweit die Ausbildung von Drüsenzellen in einem geschlossenen Streifen zwischen Kieme und Enddarm sich findet, spricht man von der Hypobranchialdrüse. Beobachtungen über die physiologische Bedeutung liegen in den meisten Fällen weder für sie noch für andere, bei verschiedenen Arten auch verschieden angeordnete Drüsenbildungen innerhalb der Mantelhöhle vor; die Angabe, daß der abgeschiedene Schleim dem Kot eine bestimmte Richtung geben und die Verunreinigung des Atemwassers verhindern soll (SIMROTH), ist neuerdings von BROCK (1936) für *Buccinum* bestätigt worden; bei *Gibbula tumida* liefert, nach GERSCH, die Hypobranchialdrüse die schleimige Laichgallerte.

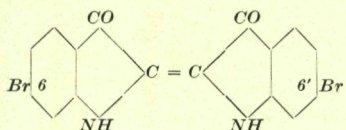
Auch an den Kiemen finden sich, zwischen die Flimmerzellen eingeschaltet, stets Schleimzellen (Fig. 113). An ihnen hat BERNARD (1889) die

Schleimsekretion im Leben beobachten können. Die Schleimabsonderung an der Körperoberfläche dient in erster Linie Schutzfunktionen. Quantitativ ist sie oft sehr erheblich, wovon man sich bei *Buccinum* leicht überzeugen kann, wenn man das Tier in Süßwasser zum Absterben bringt.

Farbstoffe. Die Hypobranchialdrüse liefert bei einigen Arten ein farbiges oder Farbstoffe enthaltendes Sekret. In erster Linie ist hier der Purpur der *Muricidae* zu nennen. Seit wenigen Jahren erst kennen wir die chemischen Eigenschaften dieses merkwürdigen tierischen Produkts; seine Rolle in der Kulturgeschichte der Menschheit sucht ihresgleichen.

Die Hypobranchialdrüse der *Muricidae* (Fig. 111) liefert ein rahmartiges, gelbliches Sekret, das sich bei Belichtung „unter Entwicklung eines an Knoblauch oder *Asa foetida* erinnernden Geruchs nacheinander gelb, grünlich, dunkelgrün, blau, dunkelrot und schließlich purpurrot oder purpurviolett färbt“ (L. BRÜHL). An jeder *Nucella* läßt sich nach Zertrümmerung der Schale und Eröffnung der Mantelhöhle die Erscheinung der Farbbildung vor Augen führen.

Es ist P. FRIEDLÄNDER (1907, 1909) gelungen, aus (belichteten) Hypobranchialdrüsen von *Murex brandaris* einen Farbstoff rein zu gewinnen, der stark *Br*-haltig ist, aber frei von *S*, *Cl* oder *J*. Er hat nach den Resultaten der Verbrennung die Formel $C_{16}H_8Br_2N_2O_2$ und stimmt überein mit dem zum Vergleich synthetisch hergestellten 6,6'-Dibromindigo von der Konstitution:



Danach handelt es sich um ein Derivat des Indigoblaus oder des isomeren Indirubins. Lösungen des Farbstoffes sind in dünneren Schichten blauviolett bis blau, in dickeren rotviolett durchscheinend.

Ein im Sekret von *Murex brandaris* außerdem auftretender blauer Farbstoff ist nach FRIEDLÄNDER vielleicht ein *N*-Methyl-Derivat des 6,6'-Dibromindigos.

Auch im Sekret von *Nucella lapillus* konnte *Br* nachgewiesen werden, so daß vermutlich dieselbe oder eine sehr ähnliche Konstitution vorliegt wie bei *Murex brandaris*.

Noch nicht völlig geklärt sind die Bedingungen der Entstehung des Farbstoffes aus den in der unbelichteten Drüse vorliegenden farblosen Vorstufen. Möglicherweise handelt es sich dabei um eine Spaltung des Eiweißmoleküls. Nach Untersuchungen DUBOIS' (1903) scheint jedenfalls, abgesehen von der Belichtung, die Anwesenheit eines von ihm „Purpurase“ genannten Enzyms notwendig zu sein, um aus dem farblosen „Purpurin“ der Drüse den Farbstoff hervorgehen zu lassen. Die Purpurne sollen artlich etwas verschieden, die Purpurase für alle Arten gleich sein. Auf Wolle, Baumwolle und Seide ergibt der Farbstoff der Purpurdrüse eine Echtfärbung von rotvioletten bis roten Tönen.

Über die Bedeutung des Purpursekretes im Stoffhaushalt und im Leben der Schnecke sind wir noch völlig im Unklaren.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die Mitteilung P. H. FISCHERS (1925); für *Nucella lapillus* und *Tritonalia erinaceus*), daß der Farbstoff auch im Inhalt der Eikapseln auftreten kann. ANKEL kann diese Beobachtung bestätigen und hat sie gelegentlich dahin erweitert (bisher nicht veröffentlicht), daß auch Eizellen, die aus belichteten Kapseln stammen, rötlich gefärbt sind, ja auf dem Objektträger bei Belichtung (Luftzutritt spielt dabei, im Gegensatz zur Meinung FISCHERS, keine Rolle!) Farbe annehmen. Nähere Untersuchung zeigt, daß der Farbstoff in Form feiner Körnchen zwischen die Dotterschollen eingelagert ist. FISCHER hat aus der Anwesenheit des Farbstoffes auf seine Bedeutung für die Eientwicklung schließen wollen, doch bleibt das zunächst natürlich hypothetisch. In erster Linie wäre einmal die Frage zu klären, wieso überhaupt das Chromogen in die Eikapsel bzw. in den Eidotter hineinkommt (ANKEL ist nicht sicher, ob auch die Eiweißfüllung der Kapsel sich zu verfärben vermag). Die Oozyten verlassen in der völlig geschlossenen Verpackung der noch ungeformten Eikapsel den Eileiter, und es ist infolgedessen ausgeschlossen, daß Sekret der Hypobranchialdrüse in sie hineingelangt. Am naheliegendsten ist unter diesen Umständen die Annahme, daß das Purpurin und die Purpurase auch noch an anderen Stellen des Körpers von *Nucella*, vielleicht sogar überall, vorkommen kann und daß es sich vielleicht um ein (für die Schnecke indifferentes?) Endprodukt des Stoffwechsels handelt. — Sekrete, die von vornherein farbig (dunkelpurpurn) sind, liefern die Hypobranchialdrüsen der *Scalidae* und einiger *Pleurotomidae* (*Mangelia nebula*). Sie sind bisher nicht näher untersucht worden.

Eine innersekretorische Wirkung ist bei Prosobranchiern bisher nur von der Gonade bekannt geworden (vgl. S. IX. b 156).

Sinnesleben

1. Lichtsinn. — Die fast allen Prosobranchiern zukommenden Kopfaugen sind in verschiedenem Grade differenziert:

Bei den *Patellidae* und *Acmaeidae* finden sich Grubenaugen mit weiter Öffnung (Fig. 121): Das Epithel der Körperoberfläche zeigt eine Einsenkung mit steilen Wänden; die diese Grube auskleidenden Zellen sind zu Sinnes- und Pigmentzellen geworden und bilden eine Retina. Bei *Patella* ist auf dem Boden der Grube, über der Retina, eine glaskörperartige durchsichtige Masse ausgebreitet.

Das Grubenauge der *Trochidae* ist sehr viel tiefer eingesenkt, die Öffnung nach außen stark verengt. So kommt ein kugeliges (*Gibbulus magus*), gestreckt-eiförmiger, flaschen- oder birnförmiger (die meisten Arten; Fig. 122) Raum zustande, der nahe seiner Mündung den kleinsten Durchmesser hat (Fig. 122). Er ist völlig von einer Retina ausgekleidet, die am Hinterende ihre größte Höhe erreicht und gegen die Mündung hin niedriger wird bis zum Übergang in das Körperepithel. Der Raum der Augengrube ist mit einer durchsichtigen Masse, dem Glaskörper („Emplem“) völlig ausgefüllt, der meist mit linsenartiger Wölbung die Augenöffnung nach außen abschließt.

Dem Auge der Trochiden ähnlich ist das der *Fissurellidae*, *Turbinidae* und *Neritidae*. Auch hier liegt ein meist langgestreckter, vorn verengter, von einem Glaskörper erfüllter Raum vor, nur mit dem

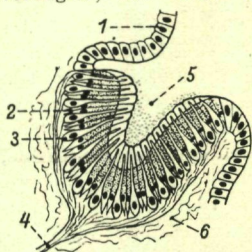


Fig. 121.
Patella rota; Längsschnitt durch das Grubenaugen.

- 1 Körperepithel,
2 Zwischen-, bzw. Stützzellen, 3 Sehzellen,
4 Nervus opticus,
5 Glaskörper, 6 Bindegewebe.
Nach v. BUDENBROCK,
aus BÜTSCHLI.

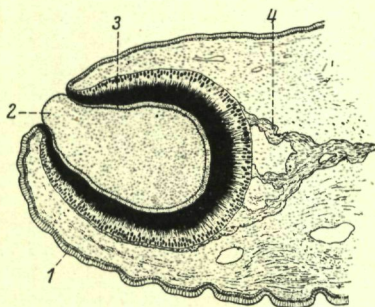


Fig. 122.
Trochus umbilicaris; Längsschnitt durch das Auge. — 1 Körperepithel, 2 Glaskörper („Emplem“), 3 Retina, 4 Nervus opticus.
Nach PELSENER.

Unterschied, daß an Stelle der Grube eine allseits geschlossene Blase getreten ist und das auskleidende Epithel nirgends mehr mit der Körperoberfläche in Verbindung steht. Die Retina, auch hier bis weit nach

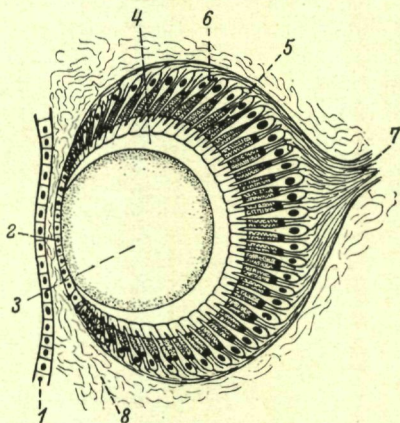


Fig. 123.
Monotocardier (Murex brandaris), Auge.
1 Körperepithel, 2 innere Cornea, 3 Linse,
4 Glaskörper, 5 Zwischen-(Stütz-) Zelle,
6 Sehzelle, 7 Nervus opticus, 8 Bindegewebe.
Nach v. BUDENBROCK, aus BÜTSCHLI.

vorn reichend, geht am distalen Pol der Augenblase in ein niedriges, pigmentfreies Epithel über, so daß das sonst überall durch Pigment abgeschirmte Licht hier eintreten kann. Zwischen das Körperepithel (die sog. „äußere Cornea“) und den durchsichtigen epithelialen Abschluß der Augenblase (die sog. „innere Cornea“) schiebt sich eine dünne Bindegewebsschicht.

Bemerkenswert ist, daß sowohl bei den Trochiden wie bei den Fissurelliden usw. der Glaskörper bei manchen Arten etwas aus der Augenöffnung nach vorn heraustritt (Fig. 122). Es leuchtet ein, daß durch diese Bildung die „Apertur“ des Auges vergrößert wird, so daß auch Strahlen mit starker Neigung zur

Augenachse noch aufgenommen und, bei entsprechendem Brechverhalten der Glaskörpermasse, zur Retina weitergeleitet werden können.

Das Blasenauge der Monotokardier (Fig. 123) hat einen etwas an-

deren Bau als das der Fissurelliden. Es ist meist kugelig, und wohl stets ist im Glaskörper eine Linse entwickelt, die unmittelbar unter der „inneren Cornea“ zu liegen pflegt. Wie die Differenzierung der den Augenhohlraum ausfüllenden Masse in Glaskörper und Linse zustandekommt, ist unbekannt; nach HILGER (1884) ist sie bereits im embryonalen Auge vorhanden (*Viviparus*). Die Linse ist deutlich härter als der Glaskörper und läßt häufig eine konzentrische Schichtung, gelegentlich auch radiären Bau, erkennen.

In der Retina der Prosobranchier (Fig. 124) kommen zwei Sorten von Zellelementen vor, die als Sehzellen und Stützzellen (Zwischen-

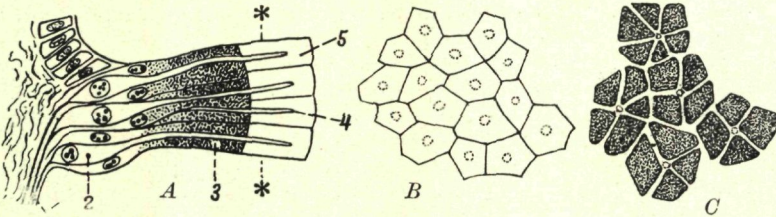


Fig. 124 A. *Patella rota*; Teil der Retina an der der Tentakelspitze zugekehrten Seite des Auges. — 1 Nervenfasern, 2 Sehzelle, 3 Stützzelle, 4 Stäbchenachse, 5 Stäbchenmantel. — v. BUDDENBROCK, nach HILGER, aus BÜTSCHLI.

Fig. 124 B. *Patella coerulea*; Querschnitt durch die Stäbchen in Höhe der Linie *.....* in Fig. 124 A. — Außen Stäbchenmantel, innen Stäbchenachse. — Nach HILGER.
Fig. 124 C. *Buccinum undatum*; fünf Gruppen von Retinazellen, senkrecht zur Stäbchenachse, in Höhe der Pigmentzone geschnitten. — Nach HILGER, ergänzt.

zellen) unterschieden werden können. Meist sind die Stützzellen pigmentiert, die Sehzellen nicht (doch kann auch in diesen Pigment vorkommen); Stützzellen und Sehzellen treten in der Retina zu Gruppen zusammen: Je eine Sehzelle wird von einer Anzahl von Pigmentzellen mantelartig umgeben (Fig. 124 C), gemeinsam bildet eine solche Gruppe nach der Augenhöhle zu einen zarten Fortsatz, das Stäbchen (Fig. 124 A). Durch gegenseitigen Druck erscheinen alle Stäbchen als vielseitige Prismen (Fig. 124 B). Im Innern jedes Stäbchens bildet ein Fortsatz der Sehzelle eine zarte „Stäbchenachse“ (die vermutlich eine Nervenfaser enthält); glockenförmig stülpt sich darüber der auf den Pigmentzellen ruhende und als kutikuläre Abscheidung von ihnen erzeugte „Stäbchenmantel“ (Fig. 124 A).

Die optischen Leistungen der Prosobranchieraugen werden je nach ihrem Bau etwas verschieden, im ganzen genommen aber nicht erheblich sein. Die Leistungsfähigkeit des am weitesten differenzierten, mit einer Linse versehenen Monotokardierauges kann mit der des ähnlich gebauten *Helix*-Auges verglichen werden: Eine echte Bilderzeugung findet nicht statt, Hindernisse werden nur bei starken Helligkeitswerten und auf kürzeste Entfernung (bei *Helix* 1 bis 2 mm²²) wahrgenommen. Untersuchungen WILLEMS (1892) an einigen Prosobranchierarten haben zum Teil noch geringere Leistungen nachgewiesen: *Littorina littorea* findet ihren Weg durch Hindernisse mit Hilfe ihrer tastenden Fühler, nicht mit Hilfe der Augen, die niemals ein Hindernis anzeigen. Das

²²) Nach WILLEM aus JORDAN; v. BUDDENBROCK (1920) hat sehr viel höhere Werte (über 10 cm) beobachtet.

gleiche gilt, in noch erhöhtem Maße, von *Nucella lapillus*, *Buccinum undatum* und *Gibbula cineraria*, die gelegentlich selbst mit dem augentragenden Abschnitt ihrer Tentakel gegen Hindernisse stoßen. *Lamellaria perspicua*, bemerkenswert durch ihre Anpassung in Form und Farbe an die Synaspidienkolonien, auf denen sie lebt, verhält sich nicht anders, und *Patella vulgata* vollends reagiert nur auf plötzliche Veränderungen der Helligkeit (durch Andrücken der Schale an den Untergrund). Einen solchen „Schattenreflex“ zeigen auch die übrigen genannten Arten mit Ausnahme von *Buccinum*, bei dem überhaupt keinerlei Reaktionen wahrzunehmen sind, die sich auf die Aufnahme von Lichtreizen beziehen könnten. Auch bei *Natica (hebraea)* hat G. CHR. HIRSCH (1915) einen Schattenreflex beobachtet.

Vermutlich kommt allen Prosobranchiern ein Hautlichtsinn zu. Nachgewiesen ist er bei *Littorina littorea* durch WILLEM (1892): Auch nach Amputation der Augen zeigten die Tiere den Beschattungsreflex.

Abgesehen von einer nicht ganz klaren Angabe bei WILLCOX, *Acmaea* betreffend, ist über Pigmentwanderung in der Retina bei Prosobranchiern nichts bekannt.

Bei einer Reihe von Prosobranchiern weisen die Augen Anzeichen einer Rückbildung auf, bei anderen fehlen sie völlig. Das Fehlen von Pigment im Auge von *Acmaea virginea* (Abb. s. bei THIEM 1917; bei *Acmaea testudinalis* ist Pigment vorhanden!) kann als eine solche Rückbildungserscheinung gedeutet werden; von *Adeorbis subcarinatus* wird angegeben, daß das Auge keine Linse und keine Nervenversorgung (?) mehr haben soll. Bei manchen *Naticidae* (*Lunatia nitida*) sind die Augen sehr klein. Völlig blind sind die *Lepetidae*, *Typhlomangelia nivalis*, *Strombiformis stenostoma*, ferner *Entoconcha* und *Enteraxenos*. Im Gegensatz zu anderen *Puncturella*-Arten, die blind sind, hat die in unserem Gebiet vorkommende *P. noachina* besonders große Augen.

Untersuchungen über das phototaktische Verhalten der Prosobranchier haben in erster Linie das Genus *Littorina* berücksichtigt. Sie nehmen ihren Ausgang von dem berühmt gewordenen Versuch G. BOHNS (1905), der als Musterbeispiel für tropotaktisches Verhalten aufgefaßt worden ist: Setzt man eine *Littorina* (von der angenommen wird, daß sie negativ phototaktisch ist) vor zwei schwarze Schirme, so kriecht sie, wenngleich vom Dunkel „mächtig angezogen“, dennoch zwischen beiden Schirmen hindurch ins Helle. Die anziehenden Kräfte der beiden Schirme verbinden sich „wie die Kräfte der Mechanik“ (LOEB): Das Tier stellt sich so ein, daß beide Augen gleichmäßig beleuchtet werden und wird so in die Diagonale zwischen die beiden Reizrichtungen (bzw. des mit ihnen zu konstruierenden Kräfteparallelogramms) gezwungen.

Methodik und Deutung dieses Versuchs sind mehrfach bemängelt worden, und BIERENS DE HAAN (1921, dort s. auch die Literatur) hat in sorgfältigen Versuchen gezeigt, daß negativ phototaktische Littorinen zwei genügend sichtbaren schwarzen Schirmen gegenüber keineswegs passiv in die Diagonale gezwungen werden, sondern daß sie, in der

Mehrzahl der Fälle, einen von beiden wählen. Zweifellos nämlich ist die Phototaxis der Littorinen in erster Linie Telotaxis: Die Tiere kriechen, je nach positiver oder negativer „Stimmung“, auf Lichtquellen, auf helle oder dunkle Flecken in ihrer optischen Umwelt zielstrebig zu, indem sie sie fixieren. Für ein telotaktisches Verhalten sind die Augen der Littorinen durchaus hinreichend und telotaktisch scheinen sie sich in erster Linie zu orientieren: Durch Aufstellung von schwarzen Kartonschnecken kann man die Kriechbahn einer *Littorina saxatilis* deutlich beeinflussen. Da, wie gleich zu erörtern sein wird, das Vorzeichen der Phototaxis sich ändern kann, so ist möglich, daß im erwähnten BOHNschen Versuch die helle Lücke zwischen den dargebotenen schwarzen Kartonschnecken positiv telotaktisch aufgesucht wurde.

Inwieweit beim Verhalten der Littorinen gegenüber Licht auch phobische Reaktionen eine Rolle spielen, ist nicht bekannt. Ebenso fehlen bis jetzt Untersuchungen über die Tonuswirkung des von den Augen perzipierten Lichts (wie verhalten sich einseitig geblendete Tiere?) und über das Vorkommen echter Tropotaxis (vgl. v. BUDDENBROCK 1920).

Über die Bedingungen, unter denen bei Littorinen die Phototaxis ihr Vorzeichen ändert, sind wir bisher nur in einem Falle gut unterrichtet. FRÄNKEL (1927) hat gezeigt, daß *Littorina neritoides* (Mittelmeer) negativ phototaktisch ist, wenn sie „Fuß unten“, positiv, wenn sie „Fuß oben“, d. h. hängend an einer waagrechten Fläche, kriecht. Das Vorzeichen der Phototaxis hängt also hier von der Lage des Tieres im Raum ab, und dadurch wird ein sinnvolles Verhalten im natürlichen Biotop sichergestellt: Aus den Spalten und Höhlen des Klippenstrandes werden die Littorinen immer wieder heraus- und so schließlich, da sie außerdem negativ geotaktisch sind, nach oben geführt. Die Verknüpfung von Schwere- und Lichtreiz äußert sich jedoch nur bei Wasserbedeckung in diesem Sinne, außerhalb des Wassers sind die Tiere, nach FRÄNKEL, stets negativ phototaktisch und werden so oberhalb des Wasserspiegels in die relativ feuchten Vertiefungen des Felsens hineingeführt. Hier kann man die Littorinen in Scharen finden. Erst bei eintretender Wasserbedeckung führt sie die jetzt erneut auftretende positive Phototaxis wieder nach außen.

Die heimischen *Littorina*-Arten auf ihr phototaktisches Verhalten hin zu untersuchen, die Beziehungen zwischen Biotop und artspezifischem Reaktionsverhalten aufzuzeigen, erscheint als lohnende Aufgabe (vgl. die Arbeiten BOHNs 1905, HASEMANS 1911, MITSUKURIS 1901, MORSES 1910). Bemerkenswerte Beobachtungen hat A. SCHWARZ (1932) über das Verhalten von *Littorina littorea* im Wattenmeer gemacht, auf dessen ebenen Flächen Schwerereize keine große Rolle spielen: Bei tiefstehender Sonne und Niedrigwasser, also gerichteter Beleuchtung, erweisen sich nach seinen Angaben die vom Wasser nicht bedeckten Littorinen als positiv phototaktisch und wandern allesamt dem Licht entgegen, am Morgen in einer Richtung zwischen O und S, am Abend in einer Richtung zwischen S und W. Bei weniger bestimmt gerichtetem Licht, bei hochstehender Sonne oder an dunstigen Tagen waren die Marschbewegungen nicht geordnet. ANKEL hat diese Beob-

achtungen bei allerdings nur gelegentlichen Nachprüfungen bisher nicht bestätigen können. (Vgl. aber THAMDRUP 1935!)

Natica (hebraea) kommt nur nachts aus dem Sande heraus und zieht sich bei Belichtung wieder in ihn zurück, zeigt also negative Phototaxis. *Murex (trunculus)* hingegen ist positiv phototaktisch (G. CHR. HIRSCH). Auf einen Lichtrückenreflex hin ist bisher nur *Nassa mutabilis* untersucht worden. Eine experimentelle Prüfung, die WEBER (1926) vorgenommen hat, konnte das Fehlen eines Lichtrückenreflexes bei dieser Art nachweisen.

Über den Farbensinn von Prosobranchiern liegen keine Untersuchungen vor.

2. Statistischer Sinn. — Mit Ausnahme von *Enterokenos* und *Entoconcha* weisen alle Prosobranchier des Gebietes ein Paar Statozysten auf. Es handelt sich um geschlossene Bläschen, die, obwohl vom Zerebralganglion aus innerviert, meist in der Nähe der Pedalganglien gelegen und in die Muskelmasse des Fußes eingebettet sind. Ihre Anordnung ist in den meisten Fällen symmetrisch, gelegentlich (*Nucella*; *Littorina*, Fig. 19) kommen Asymmetrien vor. Die klassische Beschreibung der „Otozysten“ bei den Gastropoden hat LACAZE-DUTHIERS gegeben (1872).

Histologisch kann zu äußerst eine Bindegewebsschicht unterschieden werden, die manchmal (*Lamellariidae*) erhebliche Ausdehnung annimmt; nach eigenen Beobachtungen an *Littorina littorea* ist bei dieser Art die bindegewebige Hülle besonders reich an Kalkablagerungen. Von dieser bindegewebigen Hülle verlaufen gelegentlich Fasern in die Umgebung; auch Muskelstränge können an sie herantreten, so daß das ganze Organ an ihnen aufgehängt zu sein scheint (*Viviparus*). Auf die Bindegewebshülle folgt ein einschichtiges Sinnesepithel, das den inneren, meist kugelig begrenzten und mit Flüssigkeit (Statolympe) erfüllten Hohlraum auskleidet. Frei in ihr liegt der Reizkörper, aus mehreren Teilen (Statokonien) oder einem einzigen Stück (Statolith) bestehend; bei manchen *Cerithium*- und *Turritella*-Arten kommt neben einigen Statokonien ein großer Statolith vor.

Die Statokonien sind spindelförmig, kubisch oder parallelepipedisch, mit meist etwas abgerundeten Kanten; die Statolithen sind rundlich oder eiförmig, konzentrisch geschichtet und oft radiär gestreift. Sie bestehen aus kohlensaurem Kalk mit Einlagerungen von organischer Substanz. Im Laufe des Lebens können die Statokonien sowohl an Zahl zunehmen als auch, ebenso wie ein Statolith, durch konzentrische Anlagerung neuer Schichten wachsen.

Das Sinnesepithel scheint, soweit bis jetzt Untersuchungen vorliegen, an der ganzen Blasenwand gleichmäßig ausgebildet zu sein; eine besondere „Macula“ (wie bei *Pterotrachea*) ist bisher nirgends beobachtet worden. Wohl stets liegt eine gleichmäßige Bewimperung vor, z. B. bei *Viviparus*; durch den Schlag der Zilien werden die Reizkörper im Leben in tanzende Bewegung versetzt. Besondere Stützzellen neben den Sinneszellen, die z. B. bei *Calyptraeidae* nachgewiesen worden sind, scheinen bei Dokoglossen und *Trochidae* zu fehlen.

Dem Auftreten von Statokonien oder Statolithen kommt keine systematische Bedeutung zu; es wechselt regellos selbst innerhalb der Familien. Zur Orientierung seien (nach einer Zusammenstellung bei SIM-ROTH) hier einige Gattungen und Arten, getrennt nach dem Vorkommen von Statokonien oder Statolithen, aufgezählt:

Statokonien kommen bei *Fissurella*, *Emarginula*, bei *Trochidae*, *Patella*, *Viviparus*, *Cerithium* (*Cerithium vulgatum* ein großes und viele kleine Statokonien), *Valvata* vor.

Statolithen finden sich bei *Littorina*, *Bithynia*, *Hydrobia*, *Truncatella*, *Homalogyra*, *Turritella*, *Scala clathrus*, *Triforis*, *Natica*, *Aporrhais*, *Buccinum*, *Nassa*, *Murex*.

Reaktionen auf Schwerereize. Sind die anatomischen und histologischen Angaben schon spärlich, so fehlen physiologische Untersuchungen — abgesehen von den Heteropoden mit dem klassischen Objekt *Pterotrachea* — bei Prosobranchiern bisher fast ganz. Nur bei *Littorina* ist durch die eben bereits erwähnten Untersuchungen FRÄNKELs (1927) und früher durch KANDA (1916) einiges über das Verhalten der Tiere Schwerereizen gegenüber bekannt geworden.

Die von FRÄNKEL untersuchten Schnecken verhielten sich in der Regel negativ geotaktisch; daß diese Orientierung im Felde der Erdschwere auf eine Wahrnehmung des Schwerereizes mit Hilfe der Statozysten zurückgeht, zeigt aufs schönste der Drehscheibenversuch: Bei einer zentrifugalen Beschleunigung von 3000 *cm* (dreimal größer als die Erdschwere) bei Versuchsbeginn sammelten sich in 15 *min* fast alle Tiere im Zentrum der Drehscheibe an. Der Zug des Gehäuses spielt, wie durch geeignete Versuche gezeigt werden konnte, keine Rolle bei der Orientierung zur Richtung der Schwerkraft. Wirken negative Geotaxis und negative Phototaxis in zwei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen, dann kriecht die betreffende Schnecke in der Diagonale, d. h. also in der Resultanten zwischen den Kräften.

Fast alle Prosobranchier zeigen, wenn sie aus ihrer normalen Kriechlage entfernt werden, Such- und Umdrehbewegungen. Wie WEBER (1926) durch Untersuchungen von *Patella*-, *Fissurella*-, *Trochus*-, *Cerithium*-, *Natica*-, *Aporrhais*-, *Nassa*- und *Murex*-Arten nachgewiesen hat, handelt es sich dabei um meist verwickelte Reflexe, die in deutlicher Beziehung zum typischen Biotop der betreffenden Arten stehen (s. S. IX. b 82). Bemerkenswert ist, daß in keinem der untersuchten Fälle von den Statozysten aufgenommene Reize die Suchbewegungen auslösen, daß es sich also nicht um einen „Stellreflex“ handelt, wie ihn vermutlich die Pulmonaten aufweisen (BAUNACKE; nach v. BUDDENBROCK 1928). Bei den (felsbewohnenden) *Trochidae* ist auch die Richtung der Suchbewegungen unabhängig von der Schwerkraft; die (sandbewohnenden) *Nassa*-, *Natica*-, *Murex*- und *Aporrhais*-Arten hingegen werden offenbar dabei durch Statozystenreize beeinflusst.

Neben derartigen „Steuerreflexen“ ist über „tonische Lagerreflexe“ bei Prosobranchiern nichts bekannt. Auch über die Art und Weise der Zusammenarbeit der beiden Statozysten liegen noch keine Unter-

suchungen vor. Vermutlich ist, wie bei anderen Mollusken, eine ein sinnige Lenkung gegeben, d. h. beide Statozysten sind zusammen zur Erhaltung des Gleichgewichts notwendig.

Es ist sehr unwahrscheinlich, daß irgendwelche Schallreize von Prosobranchiern als solche wahrgenommen werden. Ein spezifisches Sinnesorgan für Schallreize ist jedenfalls nicht vorhanden. Inwieweit Schallwellen als Erschütterungsreize wirken, bleibt zu untersuchen. G. CHR. HIRSCH (1915) konnte feststellen, daß eine *Natica (hebraea)* auf Schallreize keinerlei Reaktion zeigte.

3. Tastsinn. — Allen Prosobranchiern kommt ein vortrefflicher Tastsinn zu, und ihr Verhalten in der Umwelt wird weitgehend von ihm geleitet.

Histologische Untersuchungen der Rezeptoren liegen nur in geringem Umfange vor, vor allem sind bisher moderne Techniken der Nervendarstellung überhaupt nicht zur Anwendung gebracht worden. Stets handelt es sich um primäre Sinneszellen, die in verschiedener Dichte dem Epithel der Körperoberfläche eingelagert sind; auch an den von der Schale bedeckten Teilen des Mantels sind Tastsinneszellen anzunehmen. Jedenfalls konnte v. SKRAMLIK (1929) für *Haliotis* zeigen, daß die Tiere auf feinste Berührungen an entschalteten Stellen mit lebhaften Bewegungen reagieren. Als Reizempfänger sind Sinnesborsten einzeln oder in Gruppen („Pinzelzellen“) angeordnet, die durch die überall vorhandene, meist zarte Cuticula hindurchtreten. Besonders gut sind derartige, zu Gruppen geordnete Sinnesborsten auf den Fühlern der *Trochidae* zu beobachten, von denen sie bereits FLEMMING (1884) beschrieben hat. Sie stehen hier auf den warzigen Erhebungen der Oberfläche, die auch für die Fühler der *Fissurellidae* charakteristisch sind (Fig. 5). Endknöpfchen unterhalb der Cuticula sind ebenfalls beschrieben worden, und vermutlich kommen auch „freie Nervenendigungen“, d. h. Ausläufer von unter das Epithel versenkten Nervenzellen, vor, wie sie bei Pulmonaten bekannt geworden sind.

Besonders zahlreich finden sich Rezeptoren des Tastsinnes natürlich an den am weitesten nach außen vorgeschobenen Körpergrenzen, an Fühlern, Mantelrand, Fußrand und Fußsohle, und dem entspricht eine starke Nervenversorgung dieser Körperteile. Die Fühler stehen dabei keineswegs immer an erster Stelle. SCHIEMENZ (1891) hat z. B. für *Natica* zeigen können, daß der vordere Rand des Vorderfußes (vgl. Fig. 36) die Hauptrolle als Tastorgan spielt, während die Fühler nur von geringfügiger Bedeutung sind, ein Unterschied, der deutlich auch in der Stärke der Innervation zum Ausdruck kommt.

Eine Ausstattung der Kopffühler mit langen, borstenartigen Fortsätzen ist (sieht man von den schon erwähnten *Trochidae* ab) besonders bei kleinen Prosobranchierarten auffallend (z. B. *Caecum glabrum*, Rissoen, Hydrobien). Wahrscheinlich handelt es sich um Tastrezeptoren; doch ist ihr Bau bisher noch nicht näher untersucht. Zahlreiche Borsten trägt auch der kurze, tentakelartige Fortsatz, den die Hydrobien an der rechten Seite ihres Mantelrandes aufweisen (Fig. 125), und vielleicht

spielen auch sonst ähnliche tentakelartige Fortsätze, wie sie z. B. bei den *Rissoideae* (Fig. 47), bei *Valvata* (Fig. 58) und *Adeorbis* (Fig. 65) vorkommen, eine Rolle als Träger der Tastempfindung und möglicherweise auch anderer Rezeptoren. Sicher gilt das von den Epipodialfühlern der *Trochidae*, *Scissurellidae*, *Cyclostrematidae* und *Turbinidae*, die im Bau den Kopffühlern weitgehend gleichen und, wie diese, durch Ausbildung von Zotten eine große Oberfläche haben.

Durch die vorbildlichen Arbeiten WEBERS (1926) sind wir darüber unterrichtet, daß bei *Trochus*-, *Nassa*-, *Murex*- und *Aporrhais*-Arten Suchbewegungen, die einen Umkehrreflex einleiten, durch „negative Kontaktreize“, d. h. dadurch ausgelöst werden, daß der Fuß des normalen Kontaktes mit seiner natürlichen Umgebung ermangelt. Führen die Suchbewegungen zu erneutem Kontakt der Fußsohle mit der Unterlage, so werden sie dadurch gehemmt und unter Umständen Umkehrbewegungen oder Grabbewegungen ausgelöst. Soweit Schwerereize nicht berücksichtigt werden, wie bei den (felsbewohnenden) *Trochidae* (s. S. IX. b 139), bedeutet für das Tier die Reizung der ganzen Sohlenfläche Beruhigung; es wird also keine Suchbewegungen mehr machen, wenn, etwa infolge einer Umkehrhandlung oder, im Experiment, durch eine dargebotene Fläche (Objektträger) dieser Zustand wieder hergestellt ist. Das gleiche gilt für die sandbewohnenden Arten; nur tritt hier Beruhigung erst ein, wenn außer dem Kontakt der Sohlenfläche auch die normale Lage zur Schwerkraft wieder hergestellt ist. In diesen Fällen führt also Mangel an Berührungsreizen zu positiver Thigmotaxis, und die daraufhin herbeigeführten Berührungsreize leiten unter bestimmten Umständen ein reflektorisches Geschehen ein. Es ist bemerkenswert, daß die feineren Bedingungen der Reflexauslösung artspezifisch sind und zu den Bedingungen der artspezifischen Umwelt in deutlicher Beziehung stehen. Unter Umständen bedeutet das eine Einengung der Handlungsfähigkeit: *Aporrhais*, dem Leben im Sande einseitig eingepaßt, ist nicht imstande, sich auf einer felsigen Unterlage umzudrehen, und das gleiche gilt von *Natica*-Arten, die ohne Möglichkeit des Eingrabens sich nicht umzudrehen vermögen; man könnte von „Bodenspezialisten“ (WEBER) reden. Anderen, wie z. B. *Nassa*-Arten, steht eine größere „Auswahl“ von Möglichkeiten zur Verfügung, und sie vermögen infolgedessen Umdrehbewegungen auf sehr verschiedenem Boden mit Erfolg durchzuführen.

Ein thigmotaktisches Verhalten besonderer Art findet sich bei *Natica*-Arten, z. B. bei der von WEBER näher untersuchten Mittelmeerform *N. josephinia*: Berührt das Vorderende des Propodiums den Sandboden, so löst diese Berührung sofort den Grabreflex aus. Die Grabbewegungen führen zur Reizung immer neuer Teile der Körperoberfläche durch den umgebenden Sand, wodurch vermutlich neue Kontraktionen in Gang gesetzt werden. Die Grabbewegungen werden erst eingestellt, wenn all-

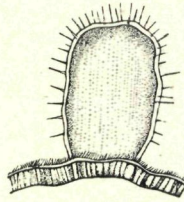


Fig. 125.
Hydrobia ulvae;
tentakelartiger Fortsatz
der rechten Seite des
Mantelrandes; 200:1.
Nach MEYER & MÖBIUS.

seitig wirkende Kontaktreize Beruhigung herbeiführen. „Wahrscheinlich ist die Grabbewegung auf ein bestimmtes Maß des Widerstandes eingestellt und führt daher selbsttätig nur bis zu einer gewissen Tiefe. Ist diese erreicht, so hat das Tier seine normalen Lebensbedingungen und taucht nur in ganz seltenen Ausnahmefällen aus besonderen Gründen, die wohl mit der Ernährung zusammenhängen, an der Oberfläche auf“ (WEBER).

Wird im Experiment Tieren von *Natica josephinia* die Gelegenheit genommen, ihre Thigmotaxis abzusättigen, d. h. hält man sie z. B. in Aquarien ohne Sand, so versuchen sie durch Zusammendrängen in den Winkeln einer möglichst großen Oberfläche Tastreize zu verschaffen.

Die angeführten Beispiele zeigen, wie weitgehend die Prosobranchier bei ihren Handlungen von Tastreizen geleitet werden. Es bedarf nur des Hinweises, daß sicher auch die Geschlechtshandlungen Reflexe sind, die in erster Linie von Tastreizen abhängen, so z. B. wenn die Erektion des Penis durch die Berührung mit dem Schalenvorderrande eines Partners ausgelöst wird, gleichgültig, ob es sich um ein ♂, ein ♀ oder gar um ein Tier einer anderen Art handelt (s. S. IX. b 159).

Eine Fülle reizvoller Aufgaben steht noch offen: Die Beziehungen zwischen der ertasteten Umwelt und den Handlungen bei den verschiedenen Arten müßten aufgezeigt werden.

Als Reaktion auf Tast- oder Druckempfindungen besonderer Art kann bei einigen Arten Rheotaxis nachgewiesen werden. Positive Rheotaxis des ganzen Tieres ist z. B. bei *Nassa*-Arten vorhanden. *N. reticulata* hält sich meist im Sande verborgen und läßt nur ein Stück ihres Siphos heraus schauen (Fig. 116). Sobald Strömungen auftreten, wie z. B. in den Prielen des Wattenmeeres, stellen sich die Schnecken mit Körper und Siphos gegen die Strömung ein, sind also positiv rheotaktisch. Chemische Reize, die von oberhalb liegenden Nahrungsgegenständen ausgehen, alarmieren sie sofort; sie verlassen nunmehr den Sand und beginnen stromaufwärts zu kriechen. Mit einem Stück einer faulenden *Arenicola* oder dergl. ist es daher möglich, in Prielen während der Ebbe Scharen von unterhalb sitzenden Netzreusenschnecken anzuködern (eigene Beobachtung im Sylter Wattenmeer)²³⁾.

Ein weiteres Beispiel positiver Rheotaxis zeigt, wie BROCK (1934) nachgewiesen hat, *Buccinum undatum*: Der Siphos wird dem Wasserstrom entgegengehalten, was sich sehr schön auf der Drehscheibe demonstrieren läßt: In der Drehstromphase wird der Siphos in der Drehrichtung gehalten, in der Bremsstromphase schwenkt er sofort in die entgegengesetzte Richtung ein; man könnte von einer „Siphonalreaktion“ sprechen, die ein Analogon zur Antennulareaktion der Brachyuren darstellt und ebenso wie diese leicht demonstrierbar ist.

4. Chemischer Sinn. — Eine hohe Empfindlichkeit für chemische Reize kommt allen bisher daraufhin untersuchten Proso-

²³⁾ Nach HENSCHEL (1932) soll die positive Rheotaxis bei *Nassa reticulata* von einer vorausgegangenen chemischen (positiven) Reizung abhängig sein. Nach eigenen, bisher allerdings nur gelegentlichen Beobachtungen möchte ANKEL glauben, daß dieser Zusammenhang nicht unbedingt gegeben sein muß.

branchiern zu. Sie wird vermittelt durch Rezeptoren, die teils verstreut auf der ganzen unbeschalteten Oberfläche des Tieres angeordnet sind, ähnlich den Tastsinnszellen, teils an bestimmten Stellen gehäuft auftreten (Tentakel, Siphon, Rüsselspitze) oder gar am Aufbau eines regelrechten Organs teilnehmen (Osphradium).

Es war bisher nichts darüber bekannt, ob bei Prosobranchiern getrennte Rezeptoren für verschiedene Modalitäten des chemischen Sinnes („Geruch“, „Geschmack“) vorhanden sind. Die Versuche J. HENSCHELS (1932) geben zum ersten Male greifbare Anhaltspunkte für eine Duplizität des chemischen Sinnes (vgl. S. IX. b 144). An Prüfungen, die das Verhalten gegenüber Geruchstoffen in Luft betreffen, liegt meines Wissens bisher nur die Feststellung PIERONS (1909) vor, wonach *Nassa* auf Bergamottöl, Benzoe und ähnliche Stoffe außerhalb des Wassers auf die Entfernung reagiert, wobei alle Teile der unbedeckten Körperfläche Empfindlichkeit zeigen sollen, am meisten aber die Schnauze, der Vorderrand des Fußes und der Siphon. Es bleibt allerdings fraglich, ob dabei diese Stoffe bzw. ihre Dämpfe nicht auch als Irritantien gewirkt haben können. Außerdem liegt bei *Nassa* chemische Reizbarkeit bei unmittelbarer Berührung vor (Schnauze, Rüssel und andere Stellen des Körpers) und schließlich ein sehr feines Wahrnehmungsvermögen auf die Entfernung, das im wesentlichen an das Osphradium gebunden scheint und nur unter Wasser zu beobachten ist.

Das Osphradium ist ein Rezeptor für chemische Reize verschiedenster Art, die ihm vom Atemwasserstrom zugetragen werden. Als solcher verleiht es den fleischfressenden Stenoglossen ein vortreffliches Witterungsvermögen für ihre Beute. Eine eindrucksvolle Demonstration kann ein Aquarium mit im Sande eingegrabenen Netzreusen-schnecken bieten: Ein hineingeworfenes Stückchen Muschelfleisch oder dergleichen alarmiert in wenigen Sekunden die ganze Gesellschaft. Die aus dem Sande herausragenden Siphonen haben die von der Beute ins Wasser übertretenden Stoffe dem Osphradium zugeführt, und der dadurch hervorgerufene Reiz hat reflektorisch die Ausgrabebewegung in Gang gesetzt. Die an die Oberfläche gelangten Tiere beginnen dort lebhaft umherzukriechen, wobei mit Siphon und Fühlern charakteristische Suchbewegungen ausgeführt werden. In unbewegtem Aquariumwasser finden sie die Beute erstaunlich schnell, in unregelmäßig bewegtem (durchströmtem!) oft gar nicht, woraus geschlossen werden kann, daß sie nur in einem normal gestuften Reizgefälle zum Ziele gelangen. HENSCHEL (1932) hat in der Tat gezeigt, daß phobische Reaktionen die Tiere innerhalb des Reizgefälles zur Beute führen.

HENSCHEL (1932) hat das Verhalten von *Nassa reticulata* gegenüber einer ganzen Reihe chemischer Reize geprüft. Es ließ sich zeigen, daß die Tiere auf lösliche Stärke und auf Glykogen, auf Saccharose, Glukose und Maltose, auf Milchsäure, schließlich auf die Aminosäuren Glykokoll und Amidobenzoesäure positiv reagierten. Positive Reaktionen beginnen mit charakteristischen Suchbewegungen der Fühler und des Siphons sowie mit „Greif“-Bewegungen des Fußes; schließlich wird der Rüssel ausgestülpt. Als positive Reaktion wurde allein die Ausstülpung des

Rüssels bewertet. Milchsäure und Amidobenzoessäure bewirkten bei höheren Konzentrationen negative Reaktionen (Schreckbewegungen und Rückzug ins Gehäuse). Durch vergleichende Reizung mit Essigsäure ließ sich zeigen, daß der p_H -Gehalt der genannten Stoffe für die negativen Reaktionen verantwortlich zu machen ist.

Wurden Mischungen der obengenannten Reizstoffe angewandt, so ergab sich, daß sich diese Stoffe vermischt in ihrer Reizwirkung erhöhen. Es ist daher wahrscheinlich, daß sie gleiche Reizqualität für *Nassa* haben.

Nassa reticulata reagiert auch auf den Geruchsstoff Skatol positiv. Mischungen von Skatol mit Glykokoll, Glykogen oder löslicher Stärke ergaben keine Erhöhung der Reizwirkung, so daß daraus auf eine Verschiedenheit der Reizqualitäten bei Skatol einerseits, den genannten Stoffen andererseits geschlossen werden kann.

Weitere Beobachtungen über den chemischen Sinn liegen für *Buccinum* vor (BROCK 1934, 1936). Ein Versuchstier reagierte auf ein Stück Fischfleisch in 21 cm Entfernung nach 10 min, kroch in Richtung der Beute los und hatte sie nach 4 min gefunden. Auch *Buccinum* folgt dabei offenbar dem Reizgefälle: „Im allgemeinen ... findet bei tangentialer Einstellung des Tieres zur unbewegten Chemosphäre des Beutefeldes eine Drehung des Fußes nach dem Zentrum derselben statt, wenn die Wasserprobe des Siphos dem Osphradium genügend Reizmaterial zuführte“ (BROCK). Der Siphos gestattet eine Entnahme von „Proben“ in möglichst großer Entfernung vom Tier. Die Tiefenwirkung des durch Flimmerwirkung in ihn, hineingeleiteten Wasserstroms ist allerdings nicht groß; sie ist bei *Buccinum*, nach BROCK, nur bis zu einer Entfernung von etwa 5 mm von der freien Siphospitze nachzuweisen. Suchbewegungen machen auch die Tentakel. Wenn ein *Buccinum* der Schleifspur eines Fleischstückes folgte, wurde der Boden mit den Tentakeln abgetastet; deren Rezeptoren waren also offenbar in erster Linie beteiligt (BROCK).

Murex wird von Beute im Wasser sogar schon auf eine Entfernung von 40 bis 50 cm gereizt und steuert dann im Zickzack in ungefährer Richtung der Beute (G. CHR. HIRSCH). Auch *Natica* und *Neptunea* wittern faules Fleisch auf die Entfernung, und mit großer Wahrscheinlichkeit gilt das für alle fleischfressenden Arten.

Das Witterungsvermögen von *Patella* läßt sich auf eine eindrucksvolle Art demonstrieren: Setzt man eine *Murex* in ihre Nähe, so wird das sonst so träge Tier zu beschleunigter Fluchtbewegung veranlaßt (nach KRUMBACH 1917 und v. BUDDENBROCK 1928).

Süß- bzw. Brackwasserprosobranchier zeigen meist eine andere Ausbildungsform des Osphradiums als die rein marinen Arten. Bei *Viviparus* liegen etwa 20 kleine Einstülpungen neben dem Vorderrande der Kieme, bei *Valvata* findet sich ein einfaches Sinnesepithel neben dem Ktenidium, das histologisch mit dem der Fühler übereinstimmen soll (BERNARD). Bei amphibisch lebenden Arten, wie z. B. *Littorina saxatilis* (Fig. 117), ist das Osphradium nur sehr gering entwickelt, stammesgeschichtlich vermutlich also in Zusammenhang mit der Lebensweise rückgebildet worden.

Gewisse Rezeptoren dienen bei Prosobranchiern der Prüfung von Nahrungsstücken während unmittelbarer Berührung, können also als „Geschmacksorgane“ bezeichnet werden. Sie sind vor allem in der Umgebung der Schnauze und an der Spitze des Rüssels (der Stenoglossen) gelegen und befähigen z. B. *Buccinum*, das Sekret von Schleimdrüsen, Algen und ähnliches, was nicht zur Nahrung des Tieres gehört, abzulehnen (BROCK 1936). Bringt man einer *Natica (millepunctata)* außerhalb des Wassers Muschelfleisch oder dergleichen an die Mundöffnung, so beginnt sie sofort den Rüssel herauszustrecken und macht Freßbewegungen. ANKEL konnte so gelegentlich in Neapel *Natica millepunctata* außerhalb des Wassers füttern. Eingehendere experimentelle Untersuchungen über den Umfang des Geschmacksinnes der Prosobranchier stehen noch aus.

V. BAUER (1913) und H. WEBER (1924) haben bei *Nassa*-Arten (bei *N. reticulata* und der Mittelmeerform *N. mutabilis*) einen eigenartigen Fluchtreflex beobachtet und beschrieben. H. HOFFMANN (1929, 1930) hat die Auslösung dieses Reflexes näher analysiert und gefunden, daß nur chemische Reize, vor allem Na- und K-Salze wirksam sind und diese auch nur dann, wenn sie mit dem Hinterende des Schneckenfußes in Berührung kommen. In der normalen Umwelt hat die Berührung mit dem Arm eines Seesterns den gleichen Effekt wie Na- und K-Salze, vermutlich auf Grund einer ähnlichen chemischen Wirkung des Sekretes der Seesternhaut, die auch in abgelöstem Zustand noch wirksam ist. Spezifische, lokalisierte Chemorezeptoren (die histologisch bisher noch nicht nachgewiesen sind) und ein von ihnen eingeleiteter Reflex sichern also das Tier vor seinem Feinde.

5. Sinnesorgane unbekannter Bedeutung. —

Die Funktion einiger morphologisch bekannter Sinnesorgane ist noch unbekannt. Besondere Beachtung haben schon immer die sogenannten Seitenorgane oder Epipodialpapillen der *Trochidae* und *Fissurellidae* gefunden: Das sind keulenartige Fortsätze unterhalb der Epipodialtentakel, in deren Spitze neben Stützzellen reichlich Sinneszellen zu finden sind und in die ein vom Epipodialganglion abgezwigter Nerv hineintritt (Fig. 126). Sie können durch einen besonderen Muskelapparat vorgewölbt und zurückgezogen werden; obwohl in den Stützzellen bei manchen Arten Pigment vorkommt, ist eine

photorezeptive Leistung unwahrscheinlich. Die Annahme, daß es sich um Organe handelt, die Qualität und Temperatur des Wassers zu

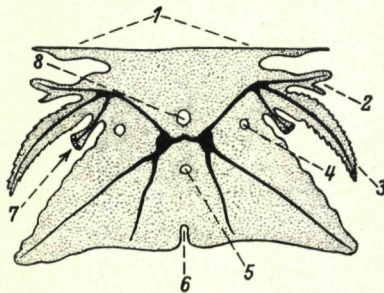


Fig. 126.

Gibbula cineraria; Querschnitt durch den Fuß unterhalb der Operkularscheibe.

Nervensystem schwarz, 1 Operkularscheibe, 2 Epipodium, 3 Epipodialtentakel.

4 seitliche Fußarterie, 5 untere Fußarterie, 6 mediane Längsrinne der Fußsohle.

7 Seitenorgan, 8 obere Fußarterie. Nach FRANK, schematisiert und vereinfacht.

prüfen hätten („Respirorezeptoren“; PLATE 1924) oder für Strömungsreize empfänglich seien (FRANK 1914), entbehrt vorläufig noch jeder im Experiment gewonnenen Stütze. Ebenso ist nichts Sicheres über die Bedeutung des „subpallialen Sinnesstreifens“ bekannt, der sich bei *Patella vulgata* im Bereich der vorderen Fußhälfte unterhalb der Randkiemen befindet (THIEM 1917).

Auch die eigenartige Drüsenleiste bei *Helcion* (s. S. IX. b 130; Fig. 120) enthält vermutlich Sinneszellen, deren Bedeutung unbekannt ist.

In vielen Fällen ist auch die Hypobranchialdrüse reich mit Sinneszellen ausgestattet. Vorhanden sind sie, allerdings in geringer Anzahl, auch auf den Kiemen. Das sog. „Sublingualorgan“ oder „Subradularorgan“ mancher Dokoglossen ist kein Sinnesorgan (vgl. THIEM 1917).

Allgemeine Physiologie des Nervensystems Das Nervensystem der Prosobranchier ist anatomisch bei einer ganzen Reihe von Arten gut bekannt (über den Bauplan vergl. oben, S. IX. b 12 ff.). Doch sind bisher Durchtrennungs- und Reizversuche, die über die Koordination der einzelnen Abschnitte Auskunft geben könnten, im Gegensatz zu Heteropoden, Opisthobranchiern und Pulmonaten, bei Prosobranchiern noch nicht vorgenommen worden; die meist beschalten und auf jeden Reiz hin heftig sich kontrahierenden Tiere bieten hier große methodische Schwierigkeiten. Soweit die anatomischen Grundlagen ähnliche sind, haben Analogieschlüsse in gewissen Grenzen Berechtigung; im übrigen muß aus den Verhaltensweisen unverletzter Tiere unter normalen und experimentellen Bedingungen auf die Funktionsweise ihres Nervensystems geschlossen werden. Beispiele dafür, wie solche Untersuchungen durchzuführen wären, finden sich in den Arbeiten WEBERS (1926).

Außer den zentralen Zerebral-, Pedal- und Viszeralganglien sind periphere Ganglien vorhanden, von denen vor allem das in der Muskulatur des Fußes ausgebreitete Nervennetz²⁴⁾ von Bedeutung ist. Wenn man die bei anderen Mollusken gewonnenen Erkenntnisse übertragen darf, ermöglicht dieses Netz vor allem die kontinuierliche Wellenbewegung des Fußes, steht dabei aber in Abhängigkeit vom Pedalganglion, das wohl bei allen Gastropoden Lokomotionszentrum ist. Inwieweit die peripheren Ganglien imstande sind, selbständige Reflexe zu vermitteln, müßte geprüft werden; — es ist durchaus wahrscheinlich, daß z. B. der Rückzug in die Schale, der häufigste und auf alle möglichen Reize hin eintretende Reflex bei Prosobranchiern, einen Reflexbogen hat, der nicht notwendig über die zentralen Ganglien läuft.

Die Untersuchungen WEBERS (1926), deren Ergebnisse oben schon mehrfach angezogen wurden, haben bei einer Reihe von Arten für zum Teil sehr verwickelte Handlungen die Reflexnatur dargetan. Es zeigt sich, daß z. B. ein Umdrehreflex, der im Endergebnis zur Wiederherstellung der normalen Kriechlage des Tieres führt, aus einer Reihe von Einzelakten zusammengesetzt ist, von denen jeder den Reiz zur Auslösung des folgenden liefert. Bei den verschiedenen Arten gibt es Unter-

²⁴⁾ SMROTH (1881) hat eine eindrucksvolle Abbildung des Fußnervensystems von *Viviparus viviparus* gegeben.

schiede in der Abhängigkeit der Einzelakte voneinander. Die Abhängigkeit kann eine völlig zwangsläufige sein; dann führt nur eine einzige, nach Qualität und Reihenfolge festgelegte Kette von Einzelakten zum Erfolge. In diesem Falle liegt ein „fest kombinierter“ oder „Kettenreflex“ vor, der an keiner Stelle die Wahl zwischen mehreren Handlungen läßt, ein Ausdruck einseitiger Spezialisierung, wie sie etwa bei *Aporrhais* zu beobachten ist: Hier ist der Umdrehreflex ein Kettenreflex, die Schnecke ist infolgedessen nicht imstande, sich umzudrehen, wenn sie keine Unterlage hat, in die sie sich einbohren kann. Außer fest kombinierten gibt es $\pm$ „freikombinierte“ Reflexe, in deren Ablauf die Wahl für verschiedene Möglichkeiten gegeben ist, falls eine der Teilhandlungen nicht zum Erfolge, d. h. zu dem den folgenden Einzelakt auslösenden Reiz geführt hat. Solche freikombinierten Reflexe sind plastischer, sie passen sich den jeweils gegebenen Umständen an und erhöhen so die Wahrscheinlichkeit des Erfolges. Die lenkende Wirksamkeit höherer Zentren ist hier nicht zu verkennen; ihr Einfluß zeigt sich auch, wenn unter bestimmten Umständen eine ständig wiederholte Handlung nicht zum Erfolge geführt hat und eine Hemmung eintritt oder eine „Ermüdung“ bemerkbar wird, die nicht in einer Ermüdung der betreffenden Muskulatur gelegen sein kann.

Der Verfasser möchte glauben, daß die zahlreichen hier noch offestehenden Fragen am fruchtbarsten zu beantworten wären, wenn einzelne Arten auf alle in ihnen „vorgesehenen“ Reflexe und Zentrenleistungen hin geprüft würden. Es müßte gelingen, einen befriedigenden Einblick in den „Reflexhaushalt“ z. B. einer *Littorina* und in dessen „Verwaltung“ zu bekommen. Es würden sich dann auch greifbare Erkenntnisse über zunächst mehr intuitive und allgemeine Beobachtungen gewinnen lassen, wie z. B., daß es „träge“ und „temperamentvolle“ Arten gibt, solche mit engem und weitem Leistungsbereich u. a. m.; Begriffe wie „euryök“ und „stenök“ würden einen physiologischen Sinn bekommen. Das Gesamtergebnis eines solchen auf die einzelne Art gerichteten Vorgehens wäre ein Einblick in die artspezifische Umwelt im v. UEXKÜLLschen Sinne.

Fortpflanzung 1. Formen der Geschlechtigkeit. — Die meisten Vorderkiemer-Arten sind getrenntgeschlechtig, d. h. ihre Vertreter zeigen zeitlebens dieselbe, entweder weibliche oder männliche, Geschlechtsphase. Daneben kommt Zwittertum in verschiedenen Ausprägungen vor.

Am häufigsten ist bei zwitterigen Formen ein konsekutiver, protandrischer Hermaphroditismus: Die Gonade ist zunächst ein Hoden, später ein Ovar, dazwischen finden sich Übergangsstadien. Zwittertum dieser Art ist für die *Scalidae* (ANKEL 1926), ferner für *Crepidula fornicata*, *Capulus hungaricus* (GIESE 1916) und *Acmaea fragilis* (WILLCOX 1898) nachgewiesen. Daten, die ORTON (1928a) gegeben hat, machen das Vorkommen von protandrischem Hermaphroditismus auch für *Patella* durchaus wahrscheinlich: Junge, kleine Tiere erwiesen sich zum größten Teil als ♂, ältere von einer gewissen Größe an in der Mehrzahl als ♀.

Die früheren Angaben über das Vorkommen von akzidentellem Hermaphroditismus bei *Patella* müssen vermutlich der gleichen Erklärung eingeordnet werden. Übrigens hat bereits CUVIER *Patella* für einen Hermaphroditen gehalten.

Bei konsekutivem Hermaphroditismus kann Geschlechtsphasenwechsel einmal oder mehrmals im Leben des Tieres eintreten. Einmalig ist der Wechsel vermutlich bei *Acmaea* und *Patella*, sicher bei *Capulus* und *Crepidula*.

Die Verhältnisse bei *Crepidula fornicata* sind besonders gut bekannt (Lit. bei ORTON, 1912): Diese Art bildet auf Austernschalen stets „Ketten“ aus Einzeltieren abgestufter Größe. Ein großes Tier sitzt zu unterst

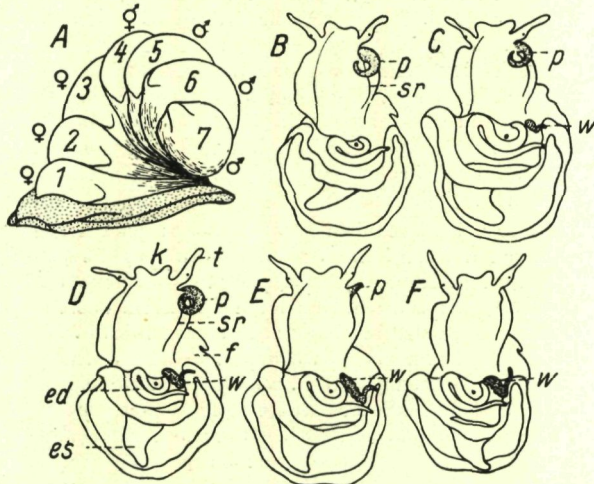


Fig. 127. *Crepidula fornicata*. — A Kette von 7 Tieren auf einer Austernschale; 1, 2, 3 ♀, 4 zwittrig, 5, 6, 7 ♂; B männliches Tier, F weibliches Tier, C, D, E zwittrige Übergangsformen, alle entschl. — ed Enddarm, es Eingeweidessack, f Fuß, k Kopf, p Penis, sr Samenrinne, t Fühler, w Uterus.
Nach ORTON aus MEISENHEIMER.

und macht den Anfang, auf seiner Schale sitzt ein kleineres, auf diesem ein noch kleineres und so fort; bis zu 7 oder 8 Pantoffelschnecken können auf diese Weise beisammensitzen. Da jede ihren Platz auf der rechten Seite ihrer Vorgängerin einzunehmen pflegt, wendet sich auch die ganze Kette nach rechts und verläuft in gebogener Linie (Fig. 127).

Die verschiedene Größe der Glieder einer Kette ist der Ausdruck ihres verschiedenen Alters: Die größte und jetzt zu unterst sitzende Schnecke ist die älteste und hat als erste im Larvenstadium die Austernschale besiedelt. Während sie heranwuchs, haben sich weitere Artgenossen zu ihr gesellt, zuletzt das augenblicklich kleinste, weil jüngste Glied der Kette. Je nach Alter und Größe ist auch die geschlechtliche Phase verschieden: Junge, kleine Tiere sind stets ♂, alte, große Tiere sind ♀, dazwischen finden sich Exemplare in verschiedenen Stadien der

Zwittrigkeit, je nachdem, ob sie ihrem Alter nach dem männlichen oder weiblichen Zustand näher stehen.

Über die Gesamtlebensdauer bei *Crepidula* scheint nichts sicheres bekannt zu sein; jedenfalls kann nach einmal erreichter weiblicher Phase kein weiterer Geschlechtswechsel mehr stattfinden. Im Gegensatz dazu



Fig. 128. *Scala clathrus*; Schnitt durch die Gonade eines Tieres auf der Grenze zwischen männlicher und weiblicher Phase. — Oben rechts die Epidermis; darunter in den Tubuli junge Oozyten; nach dem Lumen zu Stadien der typischen Spermiogenese; ganz unten links ein Stadium der atypischen Spermiogenese. — Nach ANKEL²⁵.

scheint nach meinen (bisher unveröffentlichten) Beobachtungen an *Scala clathrus*, jedenfalls im Golf von Neapel, ein mehrmaliger, bei jeder Fortpflanzungsperiode erneut sich vollziehender Geschlechtswechsel die Regel zu sein.

Zeitlich überlagern sich die beiden Geschlechtsphasen bei konsekutivem Hermaphroditismus meist etwas: Bei *Scala clathrus* z. B. beginnt

²⁵ In meiner Arbeit „Über Vorkommen und Bedeutung zwittriger Geschlechtszellen bei Prosobranchiern“ (Biol. Ztrbl., 50; 1930) war der Schnitt versehentlich *Janthina* zugeschrieben. — ANKEL.

die Oogenese in den der Körperoberfläche zugewandten blinden Enden der Tubuli, während gegen das Lumen und den Ausführungsgang hin die Spermiogenese noch in vollem Gange ist (Fig. 128). Es steht zu vermuten, daß weitere Untersuchungen noch andere Arten, die bisher für getrenntgeschlechtlich gehalten wurden, als protandrische Hermaphroditen erweisen werden.

Neben konsekutivem Hermaphroditismus kommt bei einer Reihe von Arten auch simultaner Hermaphroditismus vor, d. h. in den Tieren läuft, solange sie geschlechtsreif sind, sowohl Spermiogenese als auch Oogenese ab. In den meisten Fällen entstehen dabei, ähnlich wie bei den Pulmonaten, weibliche und männliche Geschlechtszellen unmittelbar nebeneinander in den gleichen Tubuli der Gonade. Zwitterigkeit dieser Ausprägung findet sich bei der Gattung *Valvata*, bei *Pelseneeria stylifera*, unter den *Lamellariidae* bei der Gattung *Velutina* (*Lamellaria*-Arten sind getrenntgeschlechtlich) und bei allen *Pyramidellidae*.

Einen Sonderfall von Zwittertum stellen *Enteroxenos* und *Entoconcha* dar: *Enteroxenos* hat in der Geschlechtsreife einen Eierstock und, getrennt davon liegend, einen Hoden, zusammengesetzt aus einer Anzahl unregelmäßig gestalteter Bläschen, die vom Epithel der „Zentralhöhle“ überzogen und so an deren Wandung befestigt sind (vgl. Fig. 211 B); die Hohlräume dieser Hodenbläschen stehen miteinander in Verbindung, ein Ausführungsgang besteht nicht; die Spermien durchwandern vermutlich das Epithel, um in die Zentralhöhle und damit zu den Eiern zu gelangen. Es findet also Selbstbefruchtung statt. Auch bei *Entoconcha* finden sich, getrennt vom Eierstock, an einer bestimmten Stelle mit Spermien und deren Entwicklungsstadien gefüllte Bläschen; doch stehen sie hier, im Gegensatz zu *Enteroxenos*, nicht miteinander in Verbindung (Fig. 211 A). Daß es sich dennoch um Teile eines Hoden und nicht um Spermatophoren oder gar um Zwerg-♂ handelt, hat BONNEVIE (1902) überzeugend auseinandergesetzt.

Auch bei Arten, die sich in der Regel als getrenntgeschlechtlich erweisen, kommt hin und wieder akzidenteller Hermaphroditismus vor, indem etwa in einem Hoden einzelne Eizellen oder in einem Ovar eingesprengte Abschnitte mit Spermiogenese auftreten.

2. Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Getrenntgeschlechtigkeit liegen bei Prosobranchiern bisher nur wenige Angaben vor. Meist überwiegen die ♀ mit etwa 50% („Polygynie“; PELSENEER 1926); nur bei *Gibbula* und bei *Lacuna pallidula* ist ein Überwiegen der ♂ („Polyarrhenie“; PELSENEER) nachgewiesen worden, und zwar ist bei *Lacuna pallidula* die Zahl der ♂ etwa doppelt so groß wie die der ♀.

3. Der Bau der Geschlechtsapparate ist bei niederen Prosobranchiern, den Diotokardiern, durch ihre Beziehung zur Niere gekennzeichnet. Bei den *Scissurellidae*, *Fissurellidae*, *Patellidae*, *Lepetidae* und *Trochidae* mündet die Gonade in die rechte Niere bzw. in deren Renoperikardialgang (vgl. Fig. 110). Eine dauernde Verbindung der Gonade mit der Niere ist bei *Scissurella*, *Fissurella* und den *Trochidae* (FRANK 1914) nachgewiesen, bei *Patella* und *Acmaea* (THIEM 1917)

ist sie vielleicht nur während der Geschlechtsperiode vorhanden. Dem Ausführungsgang fehlen besondere Differenzierungen fast ganz, was im Zusammenhang damit steht, daß bei allen genannten Familien die Geschlechtsprodukte meist ohne weiteres ins Freie ausgestoßen werden. Allen Dokoglossen und Rhipidoglossen fehlt ein Penis und damit eine innere Befruchtung. Die Eizellen werden meist einzeln abgelegt, und ihre sekundären und tertiären Hüllen sind nur gering entwickelt. Dem entspricht eine spärliche Ausbildung von Drüsen im Verlauf der weiblichen Ausführungsgänge, besonders bei Dokoglossen. Als drüsiges Anhangsorgan des Nierenausführungsganges erscheint bei *Trochidae* eine sog. „Nidamentaldrüse“ (SIMROTH), und zwar bei den Arten, die ihre Eier nicht einzeln, sondern in einem Gallertlaich ablegen (z. B. *Calliostoma ziziphinum*). Zur Laichzeit nimmt dieses Organ stark an Umfang zu.

Einen Sonderfall stellen die *Neritidae* dar, bei denen der weibliche Apparat eine verwickelte Zusammensetzung zeigt. Bei *Theodoxus fluviatilis* hat das ♀ zwei Geschlechtsöffnungen: eine, die bei der Copula die männlichen Geschlechtsprodukte aufnimmt, und eine, die der Eiablage dient. An die Kopulationsöffnung schließt sich ein Receptaculum seminis und eine Bursa copulatrix (= „Spermatophorensack“) an, an die andere Öffnung ein in seinem unteren Abschnitt („Uterus“) stark drüsig entwickelter Eileiter. Ein Gang verbindet das Receptaculum seminis und das obere Ende des Uterus miteinander und ermöglicht so die Befruchtung (vgl. ANDREWS, 1933).

Die Geschlechtsorgane der übrigen getrenntgeschlechtigen Prosobranchier lassen, bei allen artlichen Verschiedenheiten und wechselnden Differenzierungen, dennoch einen einheitlichen Bauplan ohne Schwierigkeiten erkennen.

Bei männlichen Tieren ist der Hoden stets im oberen Abschnitt des Eingeweidetasches gelegen. Er pflegt aus zahlreichen tubulösen Schläuchen zu bestehen, die der Mitteldarmdrüse auf- oder eingelagert sind und so ineinander münden, daß schließlich ein gemeinsamer Samenleiter die Ausführung der Geschlechtsprodukte besorgt. Am Samenleiter lassen sich histologisch und funktionell verschiedene Abschnitte unterscheiden. Der unmittelbar auf den Hoden folgende Abschnitt hat in seinem Epithel, wie das z. B. von LINKE (1933) für die *Littorina*-Arten gezeigt werden konnte, noch Ähnlichkeit mit dem Epithel der Gonade und ist unbewimpert. Er ist stets vielfach gewunden, bei geschlechtsreifen Tieren stark erweitert, gelegentlich sogar zu ampullenartigen Gebilden angeschwollen (*Crepidula*, *Capulus*) und mit reifem Sperma prall gefüllt. Infolge der starken Lichtbrechung des in den Spermienköpfen entquollen vorliegenden Chromatins erscheint diese „Vesicula seminalis“ in einem auffallenden, kroidigen Weiß. Für Spermienuntersuchungen ist hier das Material bequem zu entnehmen. An die Vesicula schließt sich ein enger, gerade verlaufender, bewimperter Gang an, das eigentliche Vas deferens, das bei Formen ohne Penis frei in die Mantelhöhle mündet, bei Arten, die einen Penis aufweisen, ent-

weder in diesen eindringt oder seine Fortsetzung in einer offenen Flimmerrinne (Fig. 111) findet.

Im Bereich der Mantelhöhle liegt in der Nähe der Mündung des Vas deferens häufig eine Drüse, die in dieses oder mit ihm gemeinsam mündet (z. B. bei *Bithynia*, den *Littorina*-Arten und bei *Viviparus*); ihr Sekret wird bei der Copula der Samenmasse beigemischt; man spricht von einer Anhangdrüse oder „Prostata“.

Bei der Mehrzahl der Arten weisen die ♂ (oder Tiere in männlicher Phase) als Begattungsorgan einen echten Penis auf. Ein solcher fehlt jedoch bei allen Dokoglossen und den im Gebiet vorkommenden Rhipidoglossen. Unter den Tanioglossen fehlt ein Penis ferner den ♂ der *Adeorbidae*, *Turritellidae*, *Cerithiidae* und *Scalidae*. Unter den simultanen Hermaphroditen haben die *Valvatidae* (Fig. 58), die *Melaneliidae* und *Styliferidae* sowie *Velutina* ebenfalls einen Penis.

Die Rute der Prosobranchier-♂ stellt einen nicht einstülpbaren, wohl aber meist stark schwellbaren Anhang an der rechten Seite des Kopfes dar, wobei das Gebilde, je nach seiner Lage, mehr dem Kopf, dem Fuß oder dem Nacken zugerechnet werden kann. Der Penis wird in den meisten Fällen vom Pedalganglion, nur selten (z. B. bei *Bithynia*) vom Subintestinalganglion aus innerviert. Stets handelt es sich um ein hautmuskelschlauchartiges Organ, das in seinem histologischen Bau dem des Fußes nahe steht.

Die Ausleitung des Samens erfolgt in vielen Fällen durch eine offene, an der Seite des Penis verlaufende Flimmerrinne (Fig. 111), die an der Geschlechtsöffnung beginnt und an oder nahe der Spitze der Rute endet (*Littorinidae*, *Aporrhaidae*, *Naticidae*, *Lacunidae*, *Cypraeidae*, *Capulidae*). Sie ist häufig schon äußerlich durch einen Mangel an Pigmentierung kenntlich.

Bei einer Reihe von Arten ist an Stelle der Flimmerrinne ein im Innern der Rute verlaufendes und an oder nahe seiner Spitze mündendes Rohr, eine Verlängerung des Samenleiters, zur Ausbildung gelangt (*Hydrobiidae* [Fig. 134, 135], *Lamellariidae*, *Truncatella truncata*, *Buccinum*, *Nucella* und die meisten übrigen Stenoglossen). Die Herkunft dieses Rohres aus einer versenkten Rinne läßt sich bei den Stenoglossen auch ontogenetisch verfolgen.

Der Penis kann pfriemenförmig und im Querschnitt rund (*Truncatella*, *Skeneopsis* [Fig. 9], *Lacuna pallidula* [Fig. 129]), er kann abgeflacht und $\pm$ blattförmig entwickelt sein (z. B. *Lacuna divaricata*, Fig. 130), wobei stets zwischen dem ruhenden und dem erigierten Organ ein erheblicher Unterschied in Form und in Größe besteht (Fig. 129). Als ein schon im ruhenden Zustand besonders großes und blattförmig verbreitertes Organ erscheint der Penis mancher Stenoglossen, z. B. von *Buccinum* (Fig. 131).

Bei einigen Arten kommen an der Rute selbst drüsige Anhangsgebilde vor. Am ausgeprägtesten sind sie bei den Littorinen, wo an der linken Seite des Penisrandes in mehreren Reihen warzenartige Bildungen sich erheben, die an ihrer Spitze eine feine Öffnung tragen (Fig. 132). Es handelt sich um verwickelt gebaute Drüsengruppen, deren sehr klebriges

Sekret offenbar dazu dient, während der Kopula dem Penis in der Mantelhöhle des ♀ Halt zu verschaffen (vgl. LINKE 1933).

Die schon von GEGENBAUR beschriebenen „Klebdrüsen“ der Littorinen sind neuerdings von LINKE (1933) näher untersucht worden. Im Innern der warzenartigen Erhebungen findet sich ein von Drüsenepithel ausgekleideter und von einem starken Muskelmantel umhüllter Hohlraum, der durch einen feinen Kanal nach außen mündet. Außer



Fig. 129.
Lacuna pallidula, ♂, entschl.;
Penis im Ruhezustand, Form und
Ausdehnung im erigierten Zustand
angedeutet; Maßstab 1 mm.
Original, nach Beobachtungen in
Helgoland.

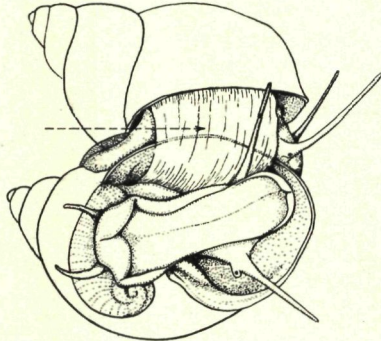


Fig. 130.
Lacuna divaricata; Pärchen in Copula, an der
Glaswand des Aquariums beobachtet;
der Pfeil weist auf den stark verbreiterten,
durchsichtig gewordenen Penis des oben-
sitzenden ♂; etwa 6:1. — Original.

diesem Hauptfollikel sind noch zahlreiche kleinere Nebenfollikel vorhanden, deren feine Ausführungsgänge den Muskelmantel des Haupt-

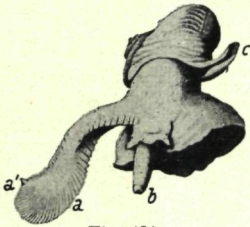


Fig. 131.
Buccinum undatum; entschlantes
♂ von vorn.
a Penis, a₁ Mündungspapille des
Samenleiters, b Rüssel, c Siphon;
1/3 nat. Gr. — Nach CUVIER.

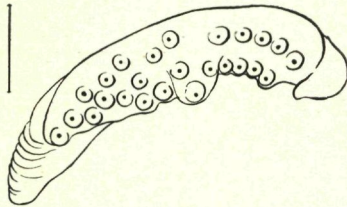


Fig. 132.
Littorina obtusata; Penis von unten
gesehen, um die Drüsenöffnungen zu
zeigen; Spitze des Penis an der linken
Seite; Maßstab 1 mm. — Original.

follikels durchbohren. Beim erigierten Penis wird der die Klebdrüsen tragende Rand stark gedehnt, so daß nunmehr alle Drüsen in einer Reihe stehen. Bei der Copula beschmieren die Klebdrüsen die Wand der Mantelhöhle des ♀ mit ihrem Sekret. — Bei *Assiminea grayana* scheint der Penis ganz ähnliche Bildungen zu tragen wie bei den Littorinen; sie sind offenbar bisher weder beschrieben noch untersucht worden (Fig. 133). Auch der Penis von *Crepidula* ist mit Drüsen an der Basis und einer drüsigen Kappe an der Spitze ausgerüstet.

In seiner Funktion noch nicht geklärt ist der eigentümliche Penis-anhang der Bithynien, ein Seitenast, der bei der Erektion ebenfalls weit vorgestoßen wird und an dessen Spitze eine schlauchförmige Drüse mündet (Fig. 134). Auch hier kann man an eine Klebdrüse denken. Eine seitlich gelegene Vorwölbung am Penis der *Hydrobia*-Arten stellt vielleicht eine homologe Bildung dar (Fig. 135).

Nur in einem Falle sind Bildungen bekannt geworden, die als Reiz-

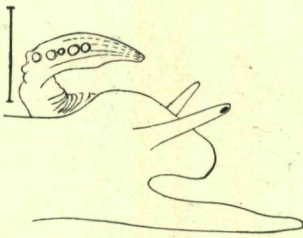


Fig. 133.
Assiminea grayana; Vorderende eines ♂, zeigt die Fühler und den im Nacken befestigten, mit Drüsen versehenen Penis; Maßstab 1 mm. Original.

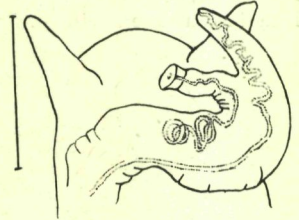


Fig. 134.
Bithynia tentaculata; Kopf eines ♂ von oben. — Rechts der Penis mit Seitenast; der an der Spitze des Penis mündende Samenleiter und der an der Spitze des Seitenastes mündende Drüsenschlauch sind eingezeichnet; Maßstab 1 mm. Original.

organe gedeutet werden können: Bei *Pelseneeria stylifera* ist der Penis an der Spitze mit harten Stacheln besetzt.

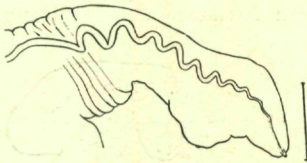


Fig. 135.
Hydrobia ulvae; Penis im Ruhezustand; Maßstab 0.5 mm. — Original.

Ein eigenartiges männliches Organ findet sich bei den *Viviparus*-Arten; hier ist der rechte Fühler des ♂ verdickt, schwellbar und vom Vas deferens durchbohrt, und hat so die Funktion eines Penis übernommen (Fig. 35 A).

Die oft enorme Verlängerung des Penis während der Erektion bedingt in der Ruhelage eine starke Fältelung der Haut und eine Schlängelung des Samenleiters, der stets lose im Bindegewebe liegt (s. z. B. Fig. 134, 135).

An gleicher Stelle wie bei männlichen Tieren der Hoden liegt bei weiblichen der Eierstock. Während der Geschlechtsperiode ist er meist von erheblichem Umfang. Auffallend klein bleibt er bei den lebend gebärenden *Viviparus*-Arten, bei denen er ein lediglich mit 2 oder 3 kurzen Ausstülpungen versehenes Rohr darstellt; auch bei *Theodoxus* und *Bithynia* kommt es nicht zu einer gedrängten Lage oder gegenseitigen Berührung der Tubuli, wie sonst in den meisten Fällen.

Die Ausleitung der Eizellen besorgt ein rohrartiger, an der Spindel-seite des Schneckenkörpers meist gerade nach abwärts ziehender Eileiter, der im Leben oft schwieriger nachzuweisen ist als der Samen-

leiter. Sein oberster Abschnitt läßt noch deutlich seine Zugehörigkeit zur Gonade erkennen und ist daher von LINKE (1933) bei Littorinen als „Pseudovidukt“ bezeichnet worden. An diesen unbewimperten Abschnitt schließt sich nach unten ein bewimpertes, ebenfalls meist gerade verlaufendes Rohr, der eigentliche Ovidukt, an.

Der Ovidukt mündet in den letzten Abschnitt der weiblichen Leitungswege, den sog. „Uterus“ (vgl. auch S. IX. b 180). Hier werden in einem $\pm$ differenzierten Hohlraumssystem von den stark drüsig entwickelten Wänden die Eiweiß- und Schleimhüllen um die Eizellen gelegt, bzw. die Materialien für die Kapselwandungen geliefert. An der Grenze zwischen Ovidukt und Uterus liegt häufig in Form eines Blindsackes oder einer taschenförmigen Erweiterung oder von mehreren, gelegentlich kolbig erweiterten Schläuchen (*Crepidula*) ein Receptaculum seminis (*Bithynia*, *Littorina*-Arten, *Capulus*). Bei den *Viviparus*-Arten wird es durch das hintere, nicht drüsige, nach vorn umgeschlagene Ende des Brutraumes gebildet.

Der Uterus mündet stets am Dach der Mantelhöhle unweit der Afteröffnung. Der häufig muskulöse oder papillenartig hervortretende Mündungsabschnitt kann als Vagina bezeichnet werden (z. B. *Crepidula*; aber bei *Capulus* fehlend). Eine Aufwulstung am Kopffuß, die bei *Littorina*-Arten von der Uterusmündung bis unter den rechten Tentakel zieht, hat LINKE als Ovipositor bezeichnet; doch ist die Bedeutung dieser Bildung noch nicht genau bekannt. Bei *Littorina littorea* erhält vielleicht hier die Eikapsel ihr endgültiges Aussehen (LINKE).

Häufig (*Bithynia*, *Littorina*- und *Lacuna*-Arten, *Hydrobia jenkinsi*, *Lamellariidae*) mündet gleichzeitig mit dem Uterus oder in dessen untersten Abschnitt eine nach rückwärts ziehende Tasche mit muskulöser und gelegentlich (*Littorina*-Arten) gefalteter Wandung, die als Bursa copulatrix bezeichnet werden kann und offenbar die Aufgabe hat, als Begattungstasche zu dienen und die bei der Copula eingeführten Spermien zunächst aufzunehmen. Von hier aus gelangen sie ins Receptaculum (z. B. *Littorina*-Arten; nach LINKE).

Männlicher und weiblicher Apparat weisen ausgesprochene Homologien auf, was besonders schön dadurch demonstriert wird, daß sich bei Arten mit konsekutivem, protandrischem Hermaphroditismus die Abschnitte des männlichen Apparats in die des weiblichen umwandeln. Nach Beobachtungen, wie sie besonders durch GIESE (1915) für *Crepidula* und *Capulus* vorliegen, und nach histologischen Vergleichen, wie sie LINKE (1933) für die *Littorina*-Arten durchgeführt hat, kann man den Hoden mit dem Ovar und den oberen (gonadenähnlichen) Abschnitt des Samenleiters mit dem oberen Abschnitt des Eileiters homologisieren. Der Uterus entsteht bei *Crepidula* aus dem der männlichen Geschlechtsöffnung zunächst gelegenen Abschnitt der Flimmerrinne, die sich ein senkt, zum Rohre schließt und drüsig wird. Als Neubildung entsteht am oberen Ende des Uterus das Receptaculum seminis. Eine nur dem männlichen Geschlecht zukommende Bildung ist der Penis, der bei protandrischem Hermaphroditismus fast oder völlig verschwindet, wenn die weibliche Phase erreicht ist. Vielleicht ist der von LINKE nach-

gewiesene „Ovipositor“ bei den Littorinen dem Penis homolog. Schließlich ist es möglich, daß die Prostata des männlichen Geschlechts einem Teil der Drüsen des Uterus homolog zu setzen ist. Die Bursa copulatrix der ♀ hat kein Homologon bei den ♂.

Als Äußerung einer zweifellos stammesgeschichtlich alten und auch ontogenetisch nachweisbaren Beziehung zwischen der Gonade und der (nunmehr rudimentären) rechten (ursprünglich linken) Niere zeigen manche Monotokardier noch einen Gonoperikardialgang, d. h. eine Verbindung zwischen dem Ausführungsgang der Gonade und dem Perikard. Diese Verbindung ist so aufzufassen, daß die Gonade in den Renoperikardialgang der rudimentär gewordenen rechten Niere mündet. Vielleicht ist der Uterus auf die drüsigen Ausführungsgänge der rudimentären Niere zurückzuführen. Die in den Renoperikardialkanal einmündende Gonade steht also einerseits mit dem Uterus, anderseits mit dem Perikard in Verbindung.

Es ist bemerkenswert, daß der Gonoperikardialkanal nur im weiblichen, niemals im männlichen Geschlecht zur Ausbildung gelangt. LINKE (1933) hat ihn bei den ♀ der *Littorina*-Arten gefunden, ANKEL selbst konnte ihn bei *Viviparus* beobachten (unveröffentl.), und GIESE (1915) hat zeigen können, daß er bei *Crepidula* erst zur Ausbildung gelangt, wenn das Tier in die weibliche Phase einzutreten beginnt.

4. Einige Beobachtungen lassen darauf schließen, daß bei Prosobranchiern zwischen der Gonade und dem übrigen Geschlechtsapparat hormonale Beziehungen bestehen. LINKE hat bei *Littorina littorea* einen jahreszeitlichen Rhythmus der Keimdrüsen beider Geschlechter nachgewiesen. Im IV. erreicht die Gonade den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Später spielen sich in Ovar und Hoden Rückbildungsvorgänge ab, Wandepithelzellen phagozytieren die Geschlechtsprodukte. Im VIII./IX. ist die Gonade völlig reduziert, ein Zustand, der bis zum X. etwa anhält. Im XI. beginnt dann die für die nächste Fortpflanzungsperiode bestimmte Spermio- bzw. Oogenese.

Hand in Hand mit der Rückbildung des Hodens geht eine Verkleinerung des im IV. vollentwickelten Penis, der schließlich zu einem kleinen Zapfen wird oder überhaupt verschwindet. In dem Maße, in dem die Gonade wieder aktiv wird, wächst auch die Rute wieder heran, um zur Brunstzeit ihre volle Größe und damit Funktionsfähigkeit wiederzuerlangen. Ähnliche Veränderungen machen die Vesicula seminalis und die Prostata durch. Beim ♀ ist während der Inaktivität des Eierstockes eine Verkleinerung der drüsigen Anteile des Uterus festzustellen; doch sind hier die Veränderungen nicht so auffallend.

Für einen hormonalen Zusammenhang zwischen Gonade und Geschlechtsapparat sprechen noch weitere Beobachtungen. Im Gegensatz zu *Littorina littorea* erfahren die beiden anderen Arten, *Littorina saxatilis* und *L. obtusata*, keine regelmäßige Reduktion ihrer Gonade und entsprechend fehlt bei ihnen auch jede Veränderung an den Geschlechtsapparaten; es finden sich zu allen Jahreszeiten geschlechtstüchtige Tiere. Aber auch bei diesen Arten kommt es, ebenso wie bei *Littorina littorea*,

hin und wieder zu einer Rückbildung des Penis, wenn nämlich das Hodengewebe durch Infektion mit Zerkarien verdrängt ist, also parasitäre Kastration vorliegt (Fig. 136). Schließlich ist in diesem Zusammenhang zu erwähnen, daß bereits ORTON (1909) bei *Crepidula* gezeigt hat, wie bei der Annäherung der Tiere an die rein weibliche Phase, also

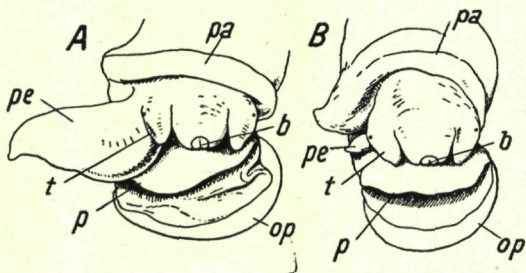


Fig. 136. *Littorina saxatilis*; 2 ♂ gleichen Alters, Ansicht von vorn; A normal, B mit *Cercaria emaculans* in der Gonade und infolgedessen mit stark rückgebildetem Penis. — b Mund, op Operculum, p Fuß, pa Mantel, pe Penis, t Tentakel.
Nach PELSENER.

mit dem Abklang der Spermiogenese, der Penis mehr und mehr rückgebildet wird, während der Uterus schrittweise seiner vollen Ausbildung entgegengeht (Fig. 127).

5. Als sekundäre Geschlechtscharaktere sind bei Prosobranchiern vor allem Größe und Form der Schale zu nennen; gelegentlich kommen auch Farbunterschiede vor. Bei den meisten Arten sind die ♂ kleiner als die ♀. Größenunterschiede der Geschlechter in diesem Sinne sind bekannt von den *Littorina*-Arten, von *Hydrobia ulvae* und *H. stagnalis*, von *Buccinum* (besonders an der englischen Felsküste sollen die ♂ sehr klein bleiben), von *Lamellaria perspicua* (PEACH 1858) und von den meisten *Rissoidae*. Bei *Rissoa violacea* soll das ♂ nicht halb so groß werden wie das ♀. Besonders auffallend ist der Größenunterschied der Geschlechter bei *Assiminea grayana* (VAN BENTHEM JUTTING 1922) und bei den *Lacuna*-Arten. Bei *L. divaricata* ist die Größendifferenz von ♂ und ♀ schon erheblich, bei *L. pallidula* kann man beinahe schon von Zwerg-♂ reden (Fig. 137).

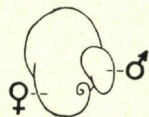


Fig. 137.
Lacuna pallidula,
♀ und ♂;
etwa 3:1.
Nach PELSENER.

Bei genauerem Zusehen ist in vielen Fällen nicht nur die Größe der Schalen, sondern auch deren Form verschieden; doch sind diese Merkmale weniger faßbar. Meist sind die Windungen der Schale bei ♀ etwas mehr aufgetrieben, stärker gewölbt oder plumper, die Nahtlinien weniger tief eingesenkt. Solche Formunterschiede bei den Geschlechtern werden für *Viviparus viviparus*, *Hydrobia stagnalis* und *Margarites helacinus* angegeben.

Die Gonade von Tieren in geschlechtstüchtigem Zustand zeigt häufig eine bestimmte Farbe, die ebenfalls bei den beiden Geschlechtern ver-

schieden sein kann. So ist z. B. der Hoden von *Littorina littorea* im entwickelten Zustand (nach LINKE 1933) grau, graugrün bis graugelb, während der Eierstock meist einen violetten Ton aufweist; in Zeiten der Inaktivität sind diese Farben verschwunden. Bei *Fissurella* sind die ♂, namentlich in der Brunstzeit, lebhafter gefärbt als die ♀; auch ist der Hoden rosa, der Eierstock schwarz oder grünlich (BOUTAN). Auch bei *Lamellaria perspicua* sollen die Geschlechter Unterschiede in der Farbe zeigen (PEACH 1858).

6. Kontrektationstrieb. — Es ist nur sehr wenig darüber bekannt, wie bei Prosobranchiern die Geschlechter zueinander finden. Vor allem liegt bis jetzt keine Beobachtung vor, die darauf schließen ließe, daß dabei chemische Reize eine Rolle spielen, wenigstens soweit größere Entfernungen in Frage kommen. Eine Angabe LETELLIERS, wonach bei *Nucella* das Purpusekret eine Rolle beim Finden der Geschlechter spielen soll, bedarf der Nachprüfung. Bei Arten, die in ihrem Biotop massenhaft vorkommen, wie die Littorinen, Lakunen, Hydrobien und *Nucella lapillus*, liegt die Möglichkeit des zufälligen Treffens auf der Hand, zumal dann, wenn sich die Tiere während der Fortpflanzungszeit noch in bestimmte engere Abschnitte ihres Lebensraums zusammendrängen (*Nucella* nach LETELLIER) oder Wanderungen unternehmen (*Lamellariidae*, nach JEFFREYS und BERGH).

7. Detumeszenztrieb. — Bei *Lacuna*- und *Littorina*-Arten läßt sich beobachten, daß die ♂ die Neigung haben, die Schale jedes Artgenossen zu besteigen. Das Geschlecht spielt dabei keine Rolle, nur scheinen Partner mit größerer Schale bevorzugt zu werden. Einen weiteren entscheidenden Reiz liefert, nach Beobachtungen LINKES (1934) an *Littorina*-Arten (die ich bestätigen kann und die vermutlich auch auf viele andere Arten zutreffen), der Vorderrand der Schale des bestiegenen Tieres. Geschlechtstüchtige ♂ von *L. littorea*, die beim Herumkriechen auf der Schale eines Artgenossen an den Vorderrand kommen, und zwar so, daß er an ihrer rechten Seite gelegen ist, beginnen daraufhin den Penis herauszustrecken und in die Mantelhöhle des darunter gelegenen Partners einzuführen, gleichgültig, ob dieser ein ♂ oder ein ♀ ist. Handelt es sich um ein ♀, so ist meist nach einigen Versuchen die geeignete Stelle an der rechten Seite der Mantelhöhle gefunden, und der Penis beginnt zu schwellen. Bei *L. littorea* beginnt die Schwellung des Penis an seinem basalen Teil, um dann auch auf die Spitze überzugreifen, die zu einem langen Faden ausgestreckt wird und in die Bursa copulatrix eindringt. Die Klebdrüsen (s. S. IX. b 153) befestigen dabei den Penis an der Mantelhöhlenwand des ♀, und die Samenübertragung setzt nunmehr ein (LINKE 1933).

Auch wenn das von dem ♂ bestiegene Tier selbst ein ♂ ist, kommt es meist zu einem Einführen des Penis in die Mantelhöhle; das bestiegene ♂, sonst gegen eindringende Fremdkörper sehr empfindlich, macht keine Abwehrreaktionen; doch ist die so zustandekommende Scheinkopula nur von kurzer Dauer, und eine Samenausstoßung scheint nicht stattzufinden. LINKE (1934) konnte in Helgoland beobachten, daß

derartige Kopulationsvorgänge zwischen ♂ außerordentlich häufig sind. Bei einem Geschlechtsverhältnis von 100 ♀ : 66,7 ♂ verliefen 60% der beobachteten Kopulationen in dieser Weise!

Derartige Vorgänge haben selbstverständlich nichts mit „Homosexualität“ zu tun, sondern erklären sich daraus, daß die ♂ der Littorinen offenbar nicht die Möglichkeit haben, das Geschlecht ihrer Artgenossen zu erkennen. Sie vermögen eine normale Copula nur nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum herbeizuführen. Aus gleichem Grunde ereignen sich auch überall da, wo mehrere *Littorina*-Arten nebeneinander vorkommen, Kopulationen zwischen Vertretern verschiedener Arten, worüber in der Literatur mehrfach berichtet worden ist (vgl. LINKE 1934). Es ist nicht bekannt, daß im Gefolge solcher Kopulationen Bastardierungen aufgetreten wären; eine Angabe BOURCHARD-CHANTEREAUX' über Bastarde zwischen *Littorina saxatilis* und *L. littorea* ist mit Vorsicht aufzunehmen. Auch die Angabe PELSENEERS, wonach ♀, die von ♂ einer anderen Art begattet worden sind, eingehen sollen, bedarf der Nachprüfung.

Die *Littorina*- und *Lacuna*-Arten, *Nucella lapillus* und *Nassa reticulata* kopulieren (nach eigenen Beobachtungen) selbst in binnenländischen Seewasseraquarien, wenn sie frisch eingebracht sind, und lassen sich dabei gut beobachten, wenn sie an der Glaswand sitzen (Fig. 130).

Um kopulationsbereit zu sein, muß der Penis — in den meisten Fällen — aus seiner Ruhelage in der Mantelhöhle nach vorn gedreht und geschwellt werden. Die Schwellung, vermutlich auch das „in Stellung bringen“, geschieht durch Einführung von Blutflüssigkeit in die reichlich vorhandenen Lakunen. Hierzu gehört ein bestimmter Zustand der Penismuskulatur, der wohl durch Nervenreize geschaffen wird, sowie räumlich und zeitlich bestimmt gelenkte Kontraktionen und Erschlaffungen, um die häufig sehr differenzierte Form der erigierten Rute zustandezubringen. Aus diesen Gründen ist es keineswegs möglich, an frischen oder betäubten Tieren den Penis durch einfache Injektion von Flüssigkeit zu normaler Erektion zu bringen (eigene Beobachtungen an *Bithynia tentaculata*, Beobachtungen LINKES an Littorinen).

Bei der Ausführung des Samens aus dem männlichen und der Einführung in den weiblichen Apparat spielen Muskelkontraktionen und Flimmerbewegungen eine Rolle. Falls eine Prostata vorhanden ist, so wird ihr Sekret dem Samen beigegeben. Bei *Littorina littorea* entsteht auf diese Weise eine zusammenhängende, meist etwas schraubig gedrehte „Samenschnur“, deren klebrige Hüllmasse erst in der Bursa copulatrix zur Auflösung kommt. Bei dieser Art hat LINKE auch zeigen können, daß sich die Flimmerrinne am Penis durch Muskelbewegungen in Unterlage und Rändern zu einem Rohre schließt, in dem die Samenschnur entlanggleitet.

Während der Begattung verharren die ♂ von *Littorina* bewegungslos, die ♀ zeigen zunächst kaum eine Veränderung ihres Verhaltens und setzen z. B. ihr Kriechen und ihre Freßbewegungen fort. Erst gegen Ende des Begattungsvorganges werden sie langsamer oder stellen ihre Bewegungen ein, wobei sie sich gleichzeitig etwas weiter in die Schale

zurückziehen. Spätere Kopulationsversuche des gleichen ♂ werden abgewehrt, ein anderes jedoch angenommen (LINKE 1934). Über die Dauer der Copula wurden bei *Littorina littorea* 5 bis 10 min, bei *L. obtusata* 10 bis 85 min, bei *L. saxatilis* 5 bis 40 min beobachtet. Die Tiere kopulieren hauptsächlich bei Niedrigwasser, an feuchten Stellen auch außerhalb des Wassers, *L. saxatilis* mit Vorliebe bei regnerischem Wetter.

Wie die Samenübertragung bei Arten stattfindet, die keinen Penis haben, ist nicht überall bekannt. Einige, vor allem viele Diotokardier, stoßen die Geschlechtsprodukte ohne weiteres ins Wasser aus (z. B. *Helcion*, s. unten S. IX. b 163). Welche Reize dabei eine Rolle spielen, ist noch nicht näher untersucht; doch ist die Anwesenheit beider Geschlechter keineswegs Bedingung. Von *Fissurella* hat BOUTAN (1885) berichtet, daß die Sperma-Entleerung bei den ♂ auch bei Abwesenheit von ♀ durch Berührungs- und Temperaturreize eingeleitet werden kann, und ANKEL hat selbst gelegentlich beobachtet, daß ♂ von *Gibbula cineraria*, die längere Zeit in einem von der Sonne stark beschienenen und erwärmten Glase gegessen hatten, ihren Samen in Wolken auszustoßen begannen. Bei *Fissurella* wird im übrigen das Sperma durch das apikale Loch ausgestoßen, während die Eier durch die Kiemenhöhle nach unten wandern und am Nacken heraustreten. Für *Theodoxus fluviatilis* wird die Bildung einer Spermatophore angegeben; doch ist Näheres darüber noch nicht bekannt.

8. Die Samenbildung der Prosobranchier vollzieht sich im allgemeinen so, daß die Spermio gonien bereits aus dem Keimepithelverband heraustreten und die ganze nun folgende Entwicklung frei und unabhängig im Lumen des Hodens abläuft. Bemerkenswert ist ein Unterschied im Bau der reifen Spermien bei niederen und höheren Prosobranchiern. Bei Diotokardiern, mit Ausnahme der *Neritidae*, zeigt der chromatische Anteil des Kopfes nur geringe Entquellung, was sich in bläschenförmiger Gestalt und fehlender Doppelbrechung äußert; bei Monotokardiern ist er hingegen stets stark entquollen, in der Regel stäbchenförmig und meist stark doppelbrechend (vgl. PATTRI 1932).

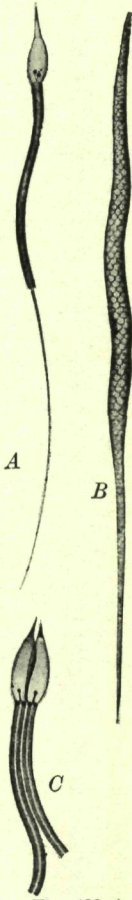


Fig. 138 A.
Aporrhais pes pelecani;
Typisches, eupyrenes
Spermium; etwa 1240:1.

Fig. 138 B.
Buccinum undatum;
Atypisches, „wurm-
förmiges“ und apyrenes
Spermium; 1240:1.

Fig. 138 C.
Turritella communis;
die vereinigten Köpfe
zweier eupyrenen
Spermien; 1240:1.
Nach RETZIUS.

Völlig verschieden ist auch in beiden Gruppen das Verhalten der

mitochondrialen Anteile. Bei den Diotokardiern (mit Ausnahme der *Neritidae*) bilden die Mitochondrien am Hinterende des Kopfes um das dort gelegene Zentriol herum einen Kranz von wenigen (meist 4 bis 6) Kügelchen. Bei den Monotokardiern findet sich ein solcher Zustand nur vorübergehend während der Spermiomorphogenese. In deren Verlauf entsteht dann aus den Mitochondrienkugeln ein geschlossener mitochondrialer Mantel um den Achsenfaden herum, das sogenannte Mittelstück.

Bei einer Reihe von Arten, und zwar ebenfalls nur bei Monotokardiern, kommt es im Hoden zum Auftreten atypischer Spermien, die in einem gesonderten Entwicklungsgang, einer sogenannten „atypischen Reihe“, neben den typischen Spermien und meist gleichzeitig mit ihnen gebildet werden. Unter den im Gebiet vorkommenden Formen ist ein derartiger „Spermiendimorphismus“ bei *Viviparidae*, *Turritellidae*, *Cerithiidae*, *Scalidae*, *Lamellariidae*, *Cypraeidae*, *Calyptraeidae*, *Capulidae*, *Aporrhaidae*, *Muricidae*, *Buccinidae*, *Nassidae* und *Fasciolaridae* nachgewiesen worden. Sein Fehlen konnte ich bei einzelnen *Rissoidae*, bei *Hydrobia*-Arten, *Skeneopsis*, bei *Lacunidae*, einigen *Naticidae* und bei *Caecum glabrum* feststellen (noch unveröffentlicht). Bei anderen Formen stehen Befunde noch aus oder sind nicht mit Sicherheit zu deuten.

Äußerlich unterscheiden sich die atypischen Spermien von den typischen durch die Gestalt: Sie sind in den meisten Fällen protoplasmareich, langgestreckt und lassen keine Gliederung in Kopf, Mittelstück und Schwanzfaden erkennen, so daß die Bezeichnung „wurmförmig“ bei vielen Arten zutrifft (Fig. 138 B) und auch die meist lebhaft, schlangelnde Bewegung dieser Gebilde hinreichend kennzeichnet.

Innerlich sind alle atypischen Spermien dadurch ausgezeichnet, daß sie allemal „dyspyren“ sind, d. h. von dem haploiden Chromosomensortiment der typischen, „eupyren“ Spermien nur einen Bruchteil enthalten („oligopyrene“ Spermien) oder aber im Laufe der Entwicklung völlig kernlos werden („apyrene“ Spermien).

Außerdem enthalten alle atypischen Spermien (mit der einzigen Ausnahme von *Bithynia*) eine größere Zahl fädiger Zentriolderivate, d. h. also eine Vielfachbildung des in jedem typischen Spermium vorliegenden Achsen- und Schwanzfadens. Bei einigen Arten bleiben diese Fadenbildungen im Innern des wurmförmigen Spermienkörpers (Fig. 138), bei anderen treten sie als ein im Leben lebhaft bewegtes Büschel am hinteren Ende des eigenartigen Gebildes frei nach außen.

Die Bildungsweise der atypischen Spermien weist bei allen Arten ähnliche Merkmale auf: Die Spermiozyten zeigen ein abnormes Wachstum, die Reifungsteilungen sind stark gestört oder fallen ganz aus, das Chromatin verfällt früher oder später ganz oder bis auf geringe Reste der Auflösung, und die Zentriolen vermehren sich stark durch Teilung oder Zerfall.

Eine besonders merkwürdige Form des Spermiendimorphismus findet sich bei den *Scalidae* (ANKEL 1926, 1930). Die atypische Spermiozyte zeigt ein enormes Wachstum und wird so schließlich zu einem Gebilde, das nicht nur der Größe, sondern auch seinen sonstigen Eigenschaften nach einer jungen Oozyte weitgehend ähnlich ist. In einem bestimmten Stadium wird diese anscheinend auf die Herstellung einer weiblichen Geschlechtszelle gerichtete Entwicklung abgebrochen; es kommt zu einer abortiven Reifungsteilung, zur Auflösung des Chromatins und fast gleichzeitig zur Bildung von etwa 2000 Zentriolen, die kurz darauf sämtlich fädige Derivate entwickeln. Die völlig kernlos gewordene Zelle vollführt nunmehr eine riesige morphogenetische Leistung: Das Bündel der Zentriolderivate wächst stark in die Länge, stößt aus dem schließlich nur noch ein Anhängsel darstellenden Zelleib vorn und hinten heraus und wird vorn zu einer charakteristisch geformten Platte, die nach hinten in einen stielartigen Fortsatz ausläuft. Aus einer Zelle von etwa 50 μ Durchmesser ist ein Gebilde von etwa 900 μ Länge geworden. In diesem Stadium beginnen sich an den stielartigen Fortsatz, der aus diesem Grunde „Ansatzstück“ genannt werden kann, die typischen Spermien in dichten Massen festzusetzen, so daß der hintere Abschnitt des riesigen atypischen Spermium nunmehr ein fuchsschwanzähnliches Aussehen erhält (Fig. 139). Die vorn gelegene Platte führt im Leben eine lebhaft undulierende Bewegung aus, die dem ganzen Gebilde eine nach vorn gerichtete Bewegung erteilt; man kann von einer „Treibplatte“ sprechen. Durch die Verbindung eines riesigen atypischen Spermiums mit zahllosen typischen Spermien ist so ein „Spermiozeugma“ entstanden, das offenbar eine

Art von Samentransportapparat darstellt. Bei Tieren in der männlichen Phase ist der

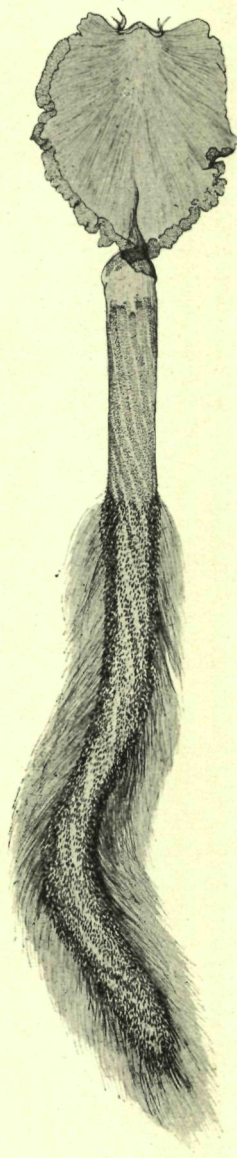


Fig. 139.

Fig. 139.
Scalathrus;
Spermiozeugma, d. h.: ein riesiges, atypisches, apyrenes Spermium, an dessen hinteren Abschnitt sich Tausende typischer Spermien angesetzt haben; etwa 160:1.
Nach ANKEL.

Fig. 140.
Littorina obtusata;
eupyrene Spermien, an einer sog. „Nährzelle“ sitzend; charakteristisches Bild aus dem Samenleiter des ♂;
Maßstab 10 μ .
Nach ANKEL 1930.

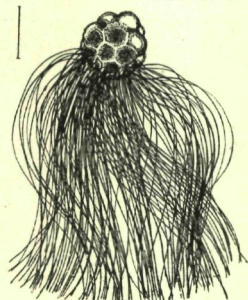


Fig. 140.

Samenleiter prall mit derartigen Spermiozeugmen gefüllt, die, in Seewasser gebracht, lebhaft darin umherschweben. Welche Rolle diese merkwürdigen Gebilde in der Geschlechtsbiologie der *Scalidae* spielen, ist bisher nicht bekannt.

Als einzige Art unter allen Prosobranchiern zeigt *Bithynia tentaculata* atypische Spermien, die im Bau typischen Spermien völlig entsprechen, aber oligopyren sind (ANKEL 1933).

Eine Besonderheit zeigt die Spermioгенese der Littorinen durch die Ausbildung sogenannter „Nährzellen“. Aus dem Keimepithel des Hodens entstehen bei diesen Arten große, mit Dotterkugeln erfüllte Zellen, die man für Eizellen halten könnte und die nach einer bestimmten Zeit Stoffe entwickeln, die die eupyrenen Spermien anziehen. Dadurch entstehen Bündel von Samenzellen, die alle ihre Köpfe in eine solche Nährzelle einbohren und unter lebhaften, einigermaßen koordinierten Bewegungen mit ihr umherschweben (Fig. 140). Im Samenleiter der Littorinen findet man die Spermien nur in dieser Anordnung, auch bei der Copula werden sie noch in Zusammenhang mit ihren Nährzellen übertragen, und erst in der Bursa copulatrix lösen sich die Spermien ab und wenden sich mit ihren Köpfen der Wandung der Begattungstasche zu, während die Nährzellen zerfallen und degenerieren. Über die Bedeutung dieser Form von Spermiozeugmenbildung ist bisher nichts bekannt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß wir es bei den „Nährzellen“ mit Gebilden zu tun haben, die den atypischen Spermien der anderen Prosobranchier homolog sind (Lit. bei ANKEL 1930).

Eine merkwürdige Eigentümlichkeit zeigen die eupyrenen Spermien von *Turritella*. Sie vereinigen sich mit den Köpfen zu je zweien und bilden so Doppelspermien, wie das sonst nur von *Dytiscidae* und Marsupialiern (*Didelphys*) bekannt geworden ist (Fig. 138 C). Über Ursachen und Bedeutung dieser Erscheinung ist nichts bekannt. — Das Chromosomenverhalten während der Reifungsteilungen im Hoden von *Turritella* kann dahin gedeutet werden, daß hier ein unpaares Heterochromosom vorkommt, wonach die ♂ also heterogametisch wären. Sonst ist über chromosomale Geschlechtsbestimmung bei Prosobranchiern nichts bekannt.

9. Die Eibildung vollzieht sich in den meisten Fällen solitär, d. h. ohne Beteiligung besonderer Hilfszellen. Ehe die wachsende Oozyte sich löst, um frei im Lumen des Ovars treibend ihr Wachstum zu vollenden, pflegt sie allerdings meist lange mit der Wand der Gonade

in Verbindung zu bleiben, wobei es gelegentlich (*Fissurella*) zur Ausbildung eines langgezogenen Stiels kommt. In einigen Fällen (so z. B. bei *Valvata*) sind einschichtige Follikel um die wachsende Oozyte beschrieben worden; doch scheint diese Art der Ei-Ernährung nirgends erhebliche Bedeutung zu gewinnen; auch ist kein Fall bekannt, in dem Follikelzellen sich an der Bildung einer sekundären Eihülle, also eines Chorions, beteiligt hätten. Die von älteren Autoren als „Chorion“ bezeichnete *Zona radiata* des *Patella*-Eies (Fig. 141) ist zweifellos eine primäre Eihülle, und das gleiche gilt von der innersten Hülle des *Fissurella*-Eies. Abgesehen von den sehr kleinen und fast dotterfreien Eizellen der *Viviparus*-Arten sind fast alle Prosobranchiereier dotterreich, häufig so, daß ihre mikrotechnische Verarbeitung Schwierigkeiten macht.

Bei Arten, die die Geschlechtsprodukte ins Wasser ausstoßen, also z. B. bei den Dokoklossen, findet die Befruchtung außerhalb des Tieres statt, und in solchen Fällen bereitet auch künstliche Befruchtung keine Schwierigkeiten, z. B. bei *Patella*. Werden die Eizellen in Laichmassen oder in Kapseln abgelegt, so erfolgt die Befruchtung im Innern des Tieres, vermutlich meist im Ovidukt, gelegentlich auch schon in den ausführenden Abschnitten des Ovars.

10. Bei der Eiablage ist zu unterscheiden zwischen der Ablage bzw. Ausstoßung einzelner Eier, der Bildung von Laichballen oder -schnüren und der Herstellung von Kapseln oder Kokons.

Einzelnen werden die Eier wohl bei den meisten Dokoklossen und bei manchen Rhipidoglossen-Arten abgelegt; doch sind die Verhältnisse hier, vor allem bei *Trochidae*, noch wenig bekannt. Nachgewiesen ist die Einzelablage bei *Patella* und bei *Helcion*. Eine wertvolle Aquarienbeobachtung über die Laichabgabe von *Helcion* verdanke ich Herrn Koll. HERTLING und gebe sie mit seiner freundlichen Erlaubnis hier wieder: „Die in den kleinen Aquarien in geringer Entfernung voneinander sitzenden Tiere geben ohne nähere Berührung miteinander die Eier bzw. das Sperma ins Wasser ab. Bei dem unbewegten Wasser des Aquariums sinken Eier und Sperma erst ruhig zu Boden, so daß die Eier dort ein gelbliches Häufchen, die Spermatozoen eine Art von ‚Mehlhäufchen‘ bilden. Indessen verbreiten sich die Spermien bald wolkenartig, so daß die Eier befruchtet werden.“

Ähnlich vollzieht sich die Laichablage vermutlich bei manchen *Trochidae*, soweit sie keinen regelrechten Laich bilden, wie *Trochus striatus* (ROBERT 1901) und *Calliostoma ziziphinum* (LEBOUR 1930).

Das von BOUTAN (1885) beschriebene Gelege von *Fissurella reticulata* zeigt, wie einzeln abgelegte Eier durch gegenseitige Berührung und ein gewisses Aneinanderhaften einen Laich bilden können. Auf diese

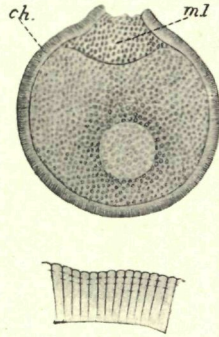


Fig. 141.
Patella vulgata;
Ei mit einer als *Zona radiata*
ausgebildeten primären Ei-
hülle (*ch.*, unten vergrößert)
und der Mikropyle (*ml*).
Nach PATTEN aus SIMROTH.

Weise kommen auch die zwei- oder dreizeiligen Laichschnüre der *Bithynia*-Arten zustande. Die Eizellen werden im Eileiter mit einer Eiweißmasse umgeben, die nach außen von einer dünnen Membran umschlossen ist. Einzeln treten sie in diesem Zustand aus der Mündung des Eileiters aus, werden durch Flimmerbewegung auf der Oberfläche des Fußes nach vorn und dann durch eine vom Tier am Vorderrande des Fußes gebildete Falte nach dessen Unterseite geleitet. In dem zwischen Unterlage und Fußsohle ausgesparten Raum wird Ei auf Ei eingeführt; hier berühren sie sich mit den Membranen ihrer Eiweißhüllen, die unter der Wirkung des Druckes und von Oberflächenkräften an den Berührungsstellen polygonale Grenzflächen miteinander bilden, während die frei nach außen liegenden Teile gewölbt bleiben (Fig. 142). Es ist anzunehmen, daß auf eine ganz ähnliche Art und Weise das von PEL-

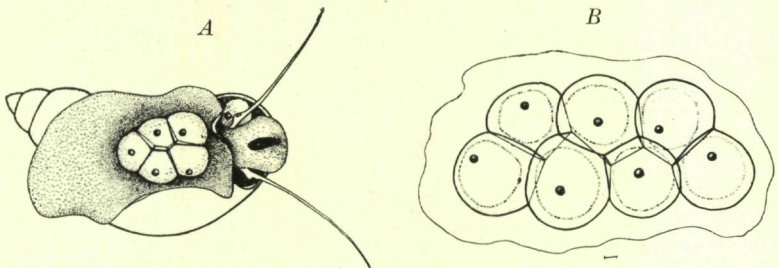


Fig. 142. *Bithynia tentaculata*. — A ♀ bei der Eiablage an der Wand eines Aquariums; oberhalb des linken Tentakels wird soeben ein neues Ei sichtbar, das durch die am Vorderrande des Fußes gebildete Einfaltung in den nächsten Augenblicken der Fußunterseite zugeführt und den dort schon liegenden Eiern angefügt wird; etwa 4:1. B Gelege, Maßstab 0.20 mm. — Originale.

SENEER gezeichnete Gelege von *Brachystomia rissoides* zustande kommt, nur daß hier die einzelnen Eier offenbar noch durch eine gemeinsame schlauchförmige Hülle miteinander verbunden sind, wodurch eine hagelschnurartige Bildung entsteht und so die Reihenfolge erkennbar wird, in der die Eier abgelegt wurden (Fig. 143).

Eine andere Art von Laich wird bei vielen Prosobranchiern so gebildet, daß eine Anzahl von Eiern, die mit Dottermembran, Eiweißhülle und Hüllmembran versehen sind, gemeinsam in eine gallertige Grundsubstanz eingebettet werden. Ein gutes Beispiel für eine solche Laichform stellt das Gelege von *Lacuna pallidula* dar, das in Helgoland vom Ende des II. bis Ende des IV. auf den *Fucus-serratus*-Wiesen der W-Küste ungemein häufig ist und gelegentlich auch noch später (bis in den VI. hinein) gefunden wird. Etwa 100 (60 bis 140) Eizellen, jede mit einer Eiweißhülle und einer Hüllmembran versehen, sind durch eine gallertige Substanz zu einem uhrglasförmigen Häufchen vereinigt und der Unterlage aufgeklebt (Fig. 144 A). Auf dem Querschnitt gesehen liegen die Eier in 2 bis 3 Lagen übereinander (Fig. 144 B).

Bei der nahe verwandten Art *Lacuna divaricata* ist der Aufbau des Laiches im Groben der gleiche; auch hier liegen die mit einer Eiweißhülle und Hüllmembran umgebenen Eier in eine gallertige Grundmasse eingebettet. Im Gegensatz zu *L. pallidula* sind die Eizellen kleiner und

bei weitem zahlreicher (mindestens 1000 bis 1200); der ganze Laich bildet ein Band, das bei der Ablage zu einem Ring gebogen wird. Das zuletzt ausgestoßene Ende des Laichbandes ist spitzer als der Anfang und gelegentlich etwas über diesen hinweggelegt (Fig. 145).

Bei beiden *Lacuna*-Arten wird der Laich bereits im Uterus fertiggestellt (PELSENEER) und bei der Ablage, die in etwa 30 sec beendet ist, auf der Unterlage befestigt, bzw. zum Ring geformt (Beobachtung LINKES und GERSCHS nach briefl. Mitteilung LINKES).

Auch *Littorina obtusata* bildet einen Laich von ähnlicher Zusammensetzung wie die beiden *Lacuna*-Arten. Man findet ihn in Helgoland am gleichen Ort und ungefähr zu den gleichen Zeiten wie die *Lacuna*-Gelege. Der Laich von *Littorina obtusata* enthält in seiner Gallertmasse etwa 100 bis 300 Eizellen, die von Eiweißhüllen und Hüllmembranen umgeben sind;

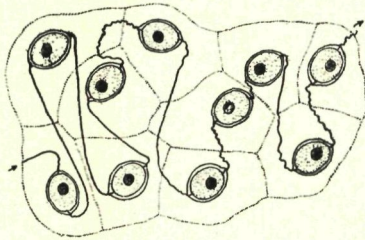
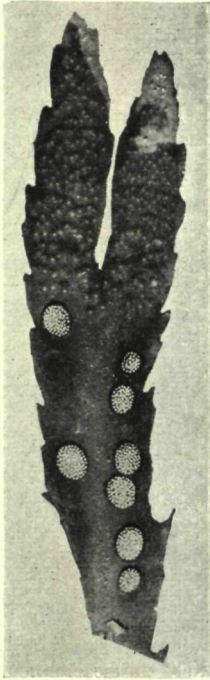


Fig. 143.
Brachystomia rissoides; Laich auf einer
Mytilus-Schale. — Die Pfeile zeigen die
Reihenfolge an, in der die Eier abgelegt
wurden; 14:1. — Nach PELSENEER.

A

B

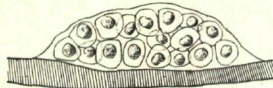


Fig. 144.
Lacuna pallidula.
A mehrere Gelege auf
einem *Fucus serratus*;
nat. Gr. — Nach einer
Originalphotographie.
B Laich von einem
Fucus-Thallus,
Querschnitt; etwa 6:1.
Nach HERTLING.

sein Umriß ist unregelmäßig nierenförmig (Fig. 146 A). Auf Querschnitten zeigt sich, daß die Eier nie so dicht liegen wie bei *Lacuna pallidula*, wo sich die Hüllmembranen häufig etwas aneinander abplatten (Fig. 146 B; vgl. mit 144 B).

Im Gegensatz zu den Gelegen der *Lacuna*-Arten wird das Gelege von *Littorina obtusata* nicht fertig aus dem Uterus ausgestoßen, sondern entsteht durch Aneinanderfügung von schubweise ausgetretenen Eiern (briefl. Mitteilung LINKES).

Bittium reticulatum liefert eine in etwa 6 bis 7 Windungen gelegte dünne Laichschnur mit sehr zahlreichen Eiern darin. Über ihre feinere Zusammensetzung und ihre Bildung ist nichts bekannt (Fig. 147).

Der Zusammensetzung nach kann vermutlich das Gelege von *Hydrobia ulvae* dem von *Littorina obtusata* angeschlossen werden. Auch hier liegen die von einer Eiweißhülle und einer Hüllmembran umgebenen Eizellen, bzw. die sich entwickelnden Keime in einer gallertigen Grundsubstanz. An der Oberfläche sind der Gallerte stets kleine Steinchen und dergl. eingelagert; die Hydrobien legen ihren Laich mit Vorliebe auf die Schalen ihrer Artgenossen ab, die dann häufig dicht damit besetzt sind (Fig. 148).

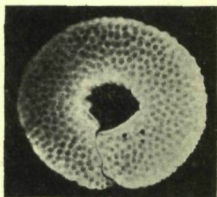
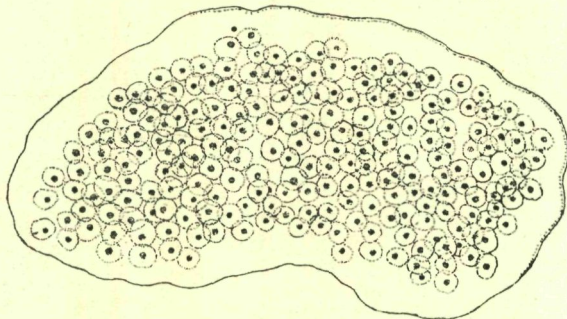


Fig. 145.
Lacuna divaricata;
frisch abgelegter Laich-
ring; etwa 5:1.
Photographie im
Dunkelfeld, Original.

Bei sehr vielen Arten von Tanioglossen und Stenoglossen sind die Gelege Kokons, d. h. in einer meist flüssigen und eiweißhaltigen Grundmasse liegen zahlreiche Eizellen ohne gesonderte Hüllmembran und werden von einer gemeinsamen Hülle umschlossen. Diese Hülle kann weich und

A



B



Fig. 146.
Littorina obtusata. — A Laich von der Fläche;
etwa 5:1. — Nach CAULLERY & PELSENER.
B frischer Laich, Schnitt durch die Mitte;
etwa 6:1. — Nach ANKEL.

formlos sein und wäre dann zweckmäßig als „Beutel“ zu bezeichnen, oder sie kann derb und von bestimmter, artspezifischer Form sein und müßte dann „Kapsel“ genannt werden.

Abgesehen von dem Mangel an bestimmter Form scheint es, daß Beutelkokons, im Gegensatz zu Kapselkokons, nie eine Zusammensetzung aus zwei durch Nähte miteinander verknüpften Hälften erkennen lassen. Ein solcher Beutelkokon ist offenbar das Gelege der *Pelseneeria stylifera*. Es ist sackförmig und wird mit einem kurzen, stielartigen Fortsatz auf der Dorsalseite von Seeigeln be-

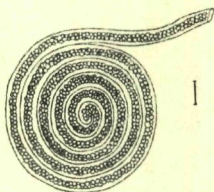


Fig. 147.
Bittium reticulatum;
Eigelege; Maßstab 0.5 mm.
Nach MEYER & MÖBITUS,
umgezeichnet.

festigt (Fig. 149), auf denen *Pelseneeria* lebt. Ganz ähnlich sind die Kokons von *Crepidula fornicata*; sie werden in größerer Zahl unter dem

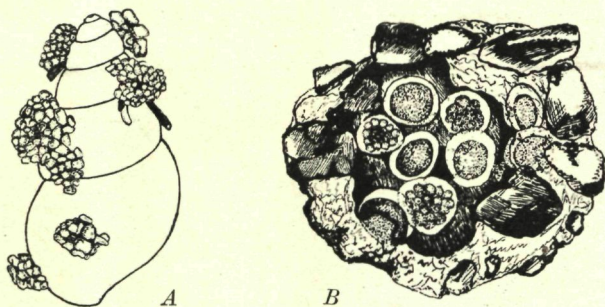


Fig. 148. *Hydrobia ulvae*. — A mehrere Gelege auf der Schale eines Artgenossen; 15:1. — B mit Steinchen beklebtes Gelege, von seiner Unterlage gelöst und von unten betrachtet; 60:1. — Beide nach HENKING, umgezeichnet.

Fuß des ♀ auf die vom ♀ besetzte Austernschale abgelegt; ihre Stiele, die länger sind als bei *Pelseneeria*, laufen zu einer gemeinsamen Befestigungstelle (Fig. 150). Auch die Kokons von *Turritella communis* (Fig. 151) scheinen diesem Typus anzugehören.

Die *Trivia*-Arten senken Kokons mit einem flaschenhalsartigen Fortsatz in Synaszdienkolonien ein (Fig. 152).

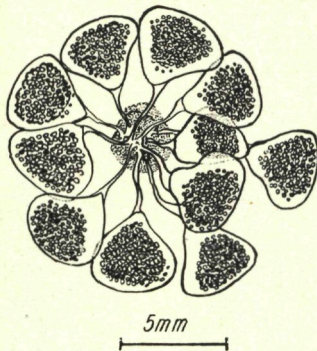


Fig. 150. *Crepidula fornicata*; Gelege, wie es sich unter dem Fuß eines weiblichen Tieres findet; die Zahl der Kokons ist meist größer als im hier vorliegenden Falle. — Original.

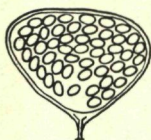


Fig. 149. *Pelseneeria stylifera*; Beutelskokon, Durchmesser 1.2 mm. Nach M. V. LEBOUR.

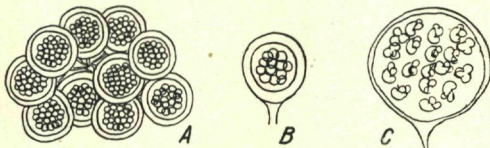


Fig. 151. *Turritella communis*. — A Teil eines Geleges; B frisch abgelegter Beutelskokon; Durchm. 0.64 mm; C älterer Beutelskokon, Durchm. 1.2 mm. Nach M. V. LEBOUR.

Vermutlich handelt es sich auch in diesem Falle um einen Beutelskokon, im Gegensatz zu den Kokons der *Lamellariidae* (s. unten).

Alle Stenoglossen und unter den Tänioglossen die *Lamellariidae* und vermutlich die meisten *Rissoidae* legen Kapselkokons ab. Diese

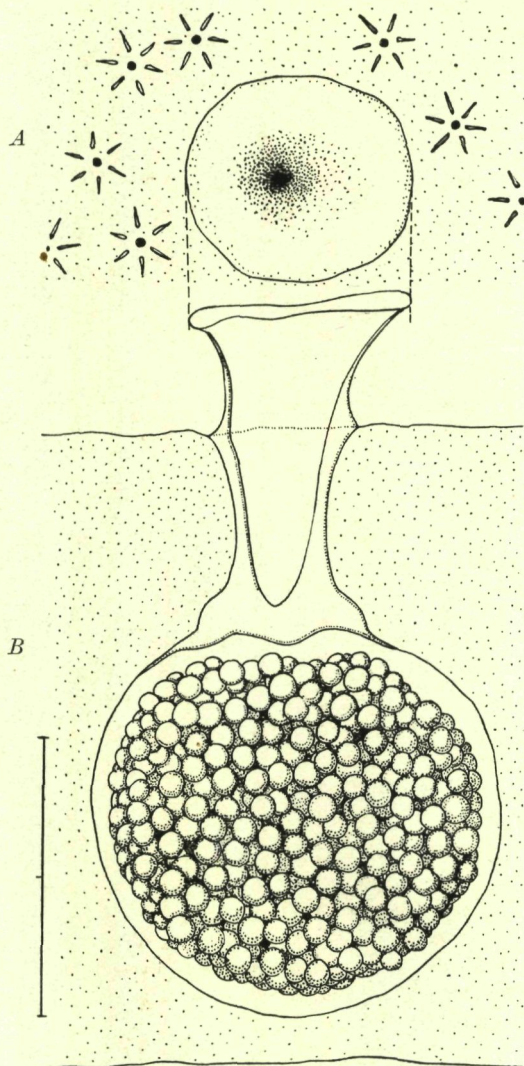


Fig. 152. *Trivia arctica*; Kokon in einer Kolonie der Synaszie *Polyclinum luteum*.
A von oben gesehen; B von der Seite gesehen, freigelegt; Maßstab 2 mm.
Im Anschluß an PELSENER.

bemerkenswerten Gebilde zeigen eine Reihe gemeinsamer Merkmale, die eine allen gemeinsame Grundform abzuleiten gestatten und die auf

gleichartige Bildungsweisen schließen lassen. Unter den Kapselkokons können noch solche unterschieden werden, die ein präformiertes Schlüpfloch für die Embryonen aufweisen, und solche, bei denen dies nicht der Fall ist.

Alle Kapselkokons erweisen sich bei näherer Prüfung als aus zwei Hälften zusammengesetzt, die durch eine Naht miteinander vereinigt sind. Das ist in vielen Fällen äußerlich wahrnehmbar, wird aber besonders deutlich auf Querschnitten. Die Zusammensetzung der Kokonhülle aus zwei Hälften hat ihre Ursache in der Gestalt des „Uterus“: Dort, wo er das Material für

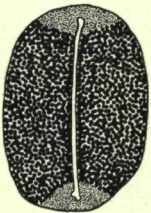


Fig. 153.
Schematischer Schnitt
durch einen
Prosobranchier-
uterus,
der Kapselkokons
liefert.
Original nach
Beobachtungen an
Nassa-Arten.

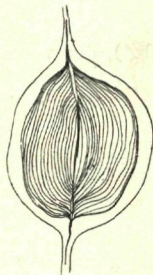


Fig. 154.
Pfropf eines
Kapselkokons, von
der Innenseite
gesehen.
Original, nach dem
Gelege einer
Trophon sp.

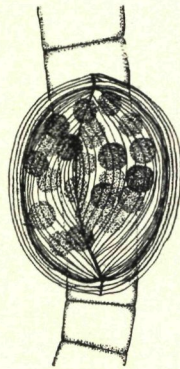


Fig. 155.
Risssoa parva:
Kokon auf einem
Griffithsia-Faden; 50:1.
Nach CAULLERY &
PELSENEER.

die Kokonwandung liefert, zeigt sein Querschnitt das Lumen eines plattgedrückten Schlauches (Fig. 153). An den flachen Seiten des Schlauches liegen auf beiden Seiten gleich stark entwickelte Drüsenpakete, die das Material für die Kapselwandung liefern, je eine Platte auf jeder Seite. Die so gebildeten Hälften der zukünftigen Hülle berühren sich rechts und links in den „Knickstellen“ des Schlauches, hier findet ihre Vereinigung zu einer Naht statt. Längs der Knickstellen münden Drüsenpakete, die ein anderes Sekret liefern als die der flachen Wände. Ihre Rolle bei der Bildung der Kokonwandung ist noch nicht klargestellt.

Soweit die Kapselkokons eine präformierte Schlüpföffnung für die Embryonen haben, zeigt der in dieser Öffnung zunächst vorhandene Pfropf ebenfalls einen charakteristischen, in allen Fällen gleichartigen Bau: Er erweist sich ebenfalls aus zwei Hälften zusammengesetzt, deren jede eine aus konzentrischen Halbkreisen bestehende Struktur erkennen läßt (Fig. 154, 175).

Beim Fehlen einer präformierten Öffnung und des Pfropfes weist häufig der ganze Kokon eine derartige Struktur aus konzentrischen Halbkreisen auf, wie z. B. bei *Risssoa parva* (Fig. 155) und bei anderen Risssoen; aber auch bei anderen Kapselkokons ist der konzentrische

Aufbau der Kapselwandung häufig sichtbar, z. B. bei vielen Pleurotomiden (Fig. 156, 162).

Kapselkokons können im übrigen, unter Beibehaltung der beiden Merkmale: Naht und konzentrische Struktur des Pfropfes, in der Gesamtform mannigfach abgewandelt sein. Sie können plump eiförmig (*Lamellaria*, Fig. 175), gestreckt spindelförmig (*Nucella*, Fig. 157) oder flach uhrglasförmig (*Philbertia gracilis*, Fig. 162; *Mangelia nebula*, Fig. 176) sein oder mit eigentümlicher Gesamtform sich taschenförmig abplatteln (*Nassa reticulata*, Fig. 158). Die bei *Muricidae* vorherrschende Spindelform hat bei verschiedenen Arten verschiedenen Querschnitt: Der Kokon von *Urosalpinx cinerea* zeigt im Querschnitt ein abgeflachtes Oval (Fig. 159 A), der von *Tritonalia erinaceus* ein eingedelltes Dreieck (Fig. 159 B), der von *Nucella lapillus* einen Kreis (Fig. 159 C), und diese Merkmale erleichtern

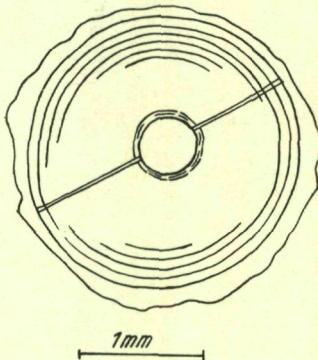


Fig. 156.
Lora turricula; von den Larven
verlassener Kapselkokon.
Nach VESTERGAARD.



Fig. 157.
Nucella lapillus;
Kapselkokon, frisch abgelegt;
Maßstab 1 mm. — Original.

die Bestimmung der sonst ziemlich ähnlichen Eikokons bei den 3 Arten.

In seinen feineren Struktureigenschaften noch nicht näher bekannt ist der Kapselkokon von *Theodoxus fluviatilis*. Er ist ungefähr kugelförmig, an der Seite, die der Unterlage aufsitzt, etwas abgeplattet und zerfällt entlang einer äquatorial verlaufenden Linie in zwei halbkugelige Hälften. Vermutlich entspricht die Trennungslinie der von anderen Prosobranchierkokons bekannten Naht (vgl. ANDREWS 1935).

Die Kapselkokons der im vorstehenden genannten Arten (mit Ausnahme von *Lamellaria*) werden bei ihrer Ablage alle mit einer plattenartigen Verbreiterung, einer „Fußplatte“, ihrer Unterlage aufgesetzt. Die Fußplatte kann unmittelbar anschließend (*Pleurotomariidae*, Fig. 176), durch eine leichte Einkerbung abgesetzt (*Nassa reticulata*) oder gar $\pm$ deutlich gestielt sein (*Nassa incrassata*, Fig. 160; *Nucella la-*

pillus, Fig. 157; *Urosalpinx cinerea*, *Tritonalia erinaceus*, Fig. 159). Der Kokon von *Nassa pygmaea* unterscheidet sich von dem von *N. in-*

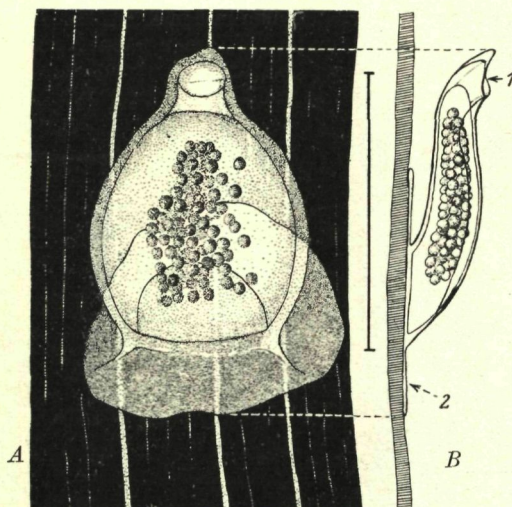


Fig. 158. *Nassa reticulata*; Kapselkokon von der Fläche (A) und der Kante (B), auf einem Blatt von *Zostera marina*. — 1 mit Eiweißpfropf verschlossene Öffnung, aus der später die Embryonen entschlüpfen; 2 Fußplatte; 12:1. Maßstab 3 mm. — Original.

crassata durch eine geringere Einkerbung oberhalb der Fußplatte (VESTERGAARD 1935).

Die Bildung und Ablage des mit Fußplatte versehenen Kapsel-

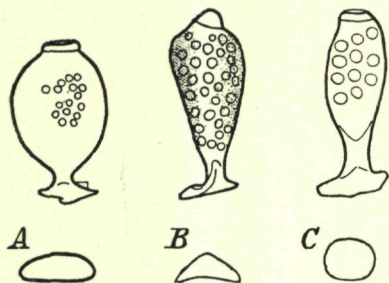


Fig. 159.
Urosalpinx cinerea (A), *Tritonalia erinaceus* (B) und *Nucella lapillus* (C); Kapselkokons, zum Vergleich nebeneinander; unter den Kokons die zugehörigen Querschnitte, an denen die verschiedene Wandstärke zu beachten ist; 2,5:1. — Nach ORRÖN.

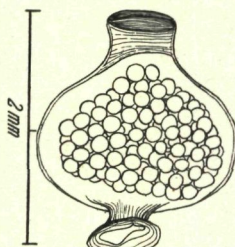


Fig. 160.
Nassa incrassata;
Kapselkokon; Maßstab 2 mm.
Original.

kokons ist bei *Nassa*-Arten näher untersucht (ANKEL 1929). Es läßt sich beobachten, wie z. B. bei *N. reticulata* die zu einem Kokon gehörigen Eier in einer Umhüllung den Uterus verlassen, die mit der fertigen Kapsel noch keinerlei Ähnlichkeit hat. Es handelt sich um eine abgerundete,

viereckige Tasche aus trüb durchsichtigem Material, die klebrig und so weich ist, daß sie bereits durch ein aufgelegtes Deckglas breitgedrückt und unter Umständen zum Platzen gebracht wird. Durch eine im Fuß sich bildende Falte wird dieses Gebilde in den Hohlraum der Fußsohlendrüse (Fig. 161) eingeführt und eine Zeitlang von Muskelbewegungen geknetet. Dabei wird die Fußplatte ausgewalzt und auf der vom Tier gewählten Unterlage festgeklebt, die Kapsel erhält ihre endgültige art-

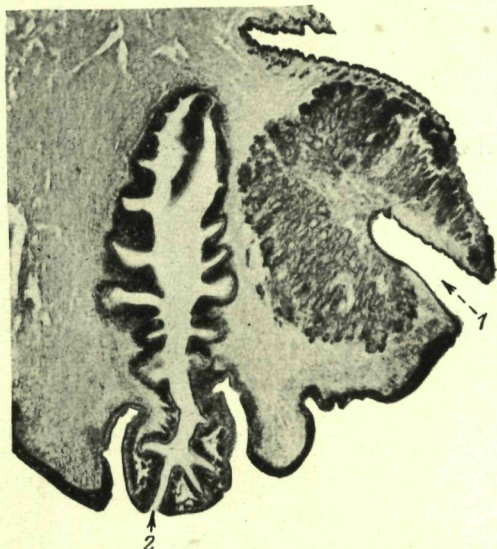


Fig. 161. *Nassa mutabilis*: sagittaler Schnitt durch das Vorderende des Fußes, um die Rand- (1) und die Sohlendrüse (2) zu zeigen. — Nach ANKEL.

spezifische Form und wird gleichzeitig so gehärtet, daß an Stelle des weichen, klebrigen Materials nunmehr eine elastisch-harte, ungemein widerstandsfähige Membran vorliegt.

Es besteht kein Zweifel, daß bei allen Arten, die einen Kapselkokon mit Fußplatte liefern, der gleiche Vorgang bei der Formung und Härtung der Kokonwandung sich abspielt. Auch bei *Nucella* ist er mehrfach beobachtet und beschrieben worden. In einigen Fällen führt der Knetvorgang in der Fußsohlendrüse sogar dazu, daß die zunächst weiche Kapselmasse einen förmlichen Ausguß aus der Hohlform der Fußsohlendrüse liefert, der alle Einzelheiten ihres Innenreliefs, auch die zufälligen des Individuums, widerspiegelt. Dies ist beobachtet bei *Nassa mutabilis*, einer Mittelmeerform, bei der alle Kokons, die ein und dasselbe Tier abgelegt hat, bis in die feinsten Einzelheiten einander gleichen (ANKEL 1929). Auch die Oberflächenstruktur, wie sie z. B. der Kokon von *Philbertia gracilis* (Fig. 162) aufweist, dürfte auf die gleiche Weise zustandekommen.

Untersuchungen an *Nassa reticulata* haben gezeigt (ANKEL 1929), daß der Formungsvorgang in der Fußsohlendrüse nicht etwa an einer homogenen Tasche ansetzt, sondern daß hier bereits ein aus verschiedenen Stoffen zusammengesetztes und im Hinblick auf seine endgültige Gestalt qualitativ differenziertes Gebilde vorliegt. Es enthält nicht nur die Eizellen, die sie unmittelbar umgebende Hüllmasse und die beiden Kapselwände, deren Nähte hier schon vorliegen, sondern es ist vorn mit einem (bereits konzentrisch gebauten, s. S. IX. b 169) Eiweißpfropf versehen, der die präformierte Schlüpföffnung zu schließen hat, und hinten mit einer Anhäufung einer ebenfalls eiweißähnlichen Substanz, die als Klebemittel zwischen Fußsohle und Unterlage dienen soll (Fig. 163). Eine derartige Zusammensetzung wird dadurch gewährleistet, daß im Uterus Drüsen mit stofflich verschiedenen Sekreten hintereinander angeordnet sind.

Eine ähnliche Differenzierung des Uterus in Abschnitte, die verschiedene Leistungen vollbringen, findet sich, wie LINKE (1933) bei den *Littorinidae* gezeigt hat, auch bei Arten, die Gelege in Gallerthüllen ablegen.

Außer den erwähnten Formen von Kapselkokons, die einzeln oder in

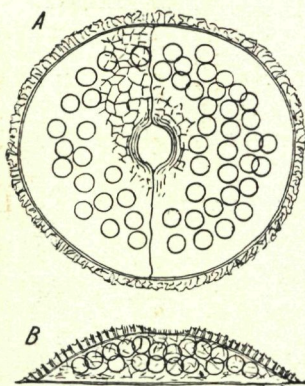


Fig. 162.
Philbertia gracilis; Kapselkokon von oben und von der Seite. — Man beachte die Naht, die konzentrischen Linien im Umkreis der präformierten Öffnung und die eigentümliche Struktur der Oberfläche; vergr. — Nach M. V. LEBOUR.

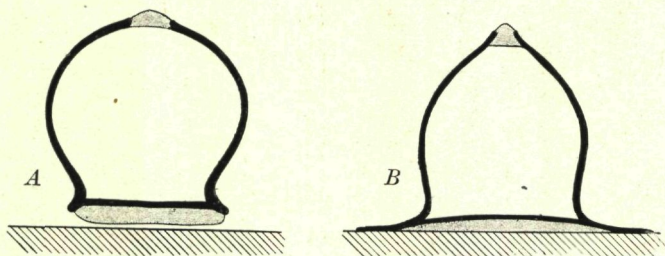


Fig. 163. *Nassa reticulata*: Kokon vor (A) und nach (B) seiner Formung in der Fußsohlendrüse. Bestandteile von Eiweißcharakter punktiert. — Nach ANKEL.

Reihen, aber stets ohne Verbindung miteinander ihrer Unterlage aufgesetzt werden, ist noch die Besonderheit vieler *Buccinidae* zu erwähnen, die durch Aneinanderkleben zahlreicher Kapseln größere Laichballen hervorbringen. Die Verbindung, die die einzelnen Kapseln dabei erhalten, ist eine außerordentlich feste, und dadurch, daß z. B. bei *Buccinum* (Fig. 164) mehrere ♀ sich zu gemeinsamem Werke einzufinden pflegen, entstehen Kapselballen von Kindskopfgröße und großer

Widerstandsfähigkeit, die eben darum an unseren Küsten ein häufiges Strandgut bilden. Der Laich von *Neptunea antiqua* ist dem von *Buccinum undatum* ähnlich (Fig. 165).

Bei einer größeren Anzahl von Arten werden die Eier einzeln in kapselartigen Hüllen abgelegt. Da die meisten Fälle nicht näher untersucht sind, kann nicht gesagt werden, ob diese Hüllbildungen ihrem Aussehen und damit ihrer Entstehung nach den Kapseln der Kokons entsprechen.

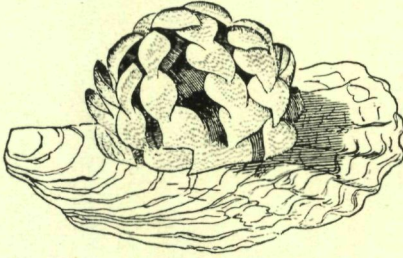


Fig. 164.
Buccinum undatum; Kokons auf einer Austernschale. — Nach P. FISCHER aus SIMROTH.

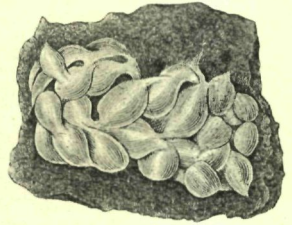


Fig. 165.
Neptunea antiqua; Kokons auf einem Stein, $\frac{1}{3}$ nat. Gr.
Nach COOKE aus SIMROTH.

sprechen oder ob es sich um einfachere Hüllbildungen handelt, homolog vielleicht der Hüllmembran der Eizellen in Gallertlaichen. Es muß genügen, hier festzustellen, daß solche einzeln abgelegten Eier bei *Hydrobia stagnalis* (Fig. 166), *Skeneopsis* (Fig. 167), vielen *Rissoidae*, bei *Aporrhais* (Fig. 168) u. a. m. zu finden sind.

Ein sehr eigenartiger Laich wird von *Littorina littorea* geliefert. Er

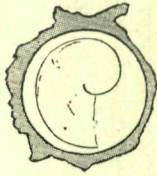


Fig. 166.
Hydrobia stagnalis;
Eikapsel mit Embryo;
80:1. — Nach
VAN BENTHEM JUTTING.

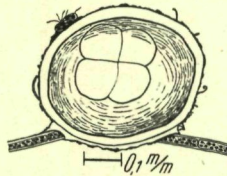


Fig. 167.
Skeneopsis planorbis;
Laich an einem *Cladophora*-
Faden; Maßstab 0.1 mm.
Nach einem Original
O. LINKES.



Fig. 168.
Aporrhais
pes pelecani;
Eier (0.25 mm im
Durchm.).
Nach M. V. LEBOUR.

hat die Form eines flachen, breitrempigen Hutes (Fig. 169) und wird nicht auf irgendeiner Unterlage befestigt, sondern schwimmt planktonisch. In seinem Innern liegen meist 2, seltener 3 Eizellen oder gelegentlich auch eine einzige. Über seine Bildungsweise sind wir noch nicht genügend unterrichtet; vor allem ist die Beobachtung der Ablage, die bereits BASTER (1762), nach ihm aber nur SCHODDYN (1927) machen konnte, bisher nicht wiederholt worden. Hierbei würde sich

vermutlich die Entstehung der merkwürdigen Form klären lassen, die (nach LINKE) erst im Ovipositor zur Ausbildung kommt.

Ich möchte vorläufig vermuten, daß die Dinge hier im Prinzip ähnlich liegen wie bei *Nassa*, daß nämlich im Ovipositor nur die Formung und Härtung bereits im Uterus gelieferten Materials stattfindet. Bemerkenswert ist der Hinweis LINKES, daß die äußerste Hülle des Laichhütchens eine Struktur aus spiraligen Streifen aufweist, die an zwei einander gegenüberliegenden Stellen dichter gestellt sind. Das läßt auf eine drehende Bewegung bei der Abscheidung des Materials, vielleicht aber auch auf eine Zusammensetzung aus zwei Hälften schließen. Im übrigen zeigt ein Schnitt durch das Gebilde, daß zuinnerst die Eizellen liegen, die eine Dotterhaut aufweisen; jedes Ei

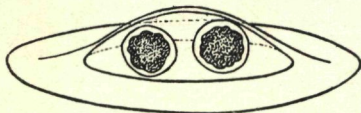


Fig. 169.
Littorina littorea; planktonischer Kokon mit
2 in Furchung begriffenen Eiern; 70:1.
Original.

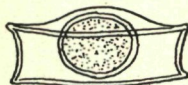
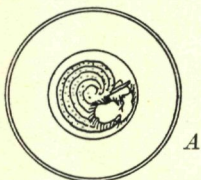


Fig. 170. *Littorina neritoides*; planktonischer Laich, A von oben gesehen, mit schlupfreiem Veliger, B von der Seite gesehen, frisch gelegt; Durchm. 0.18 mm.
Nach LEBOUR.

ist sodann von einer Eiweißhülle umgeben, die von einer Hüllmembran eingeschlossen ist. Darauf folgt schließlich die Substanz, die das Hütchen bildet. Sie wird von LINKE als Gallertmasse bezeichnet und weist

nach außen eine derbe Membran auf, deren obere und untere Lamelle in der Kreme des Hütchens miteinander verschmelzen, so daß also hier die Gallertmasse nicht mit hineindringt. Nähere Untersuchungen müssen zeigen, ob wir hier ein den Kapselkokons der übrigen Prosobranchier homologes Gebilde vor uns haben. Als Kokon kann es auf alle Fälle bezeichnet werden.

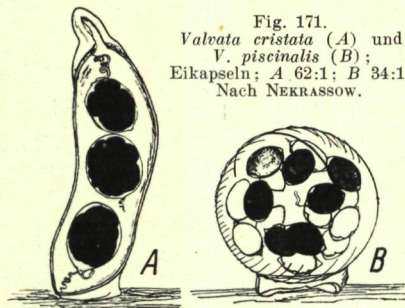


Fig. 171.
Valvata cristata (A) und
V. piscinalis (B);
Eikapseln; A 62:1; B 34:1.
Nach NEKRASSOW.

Der vor kurzem von LINKE (1935) entdeckte planktonische Laich von *Littorina neritoides* (Fig. 170) ist offenbar eine ganz ähnliche Bildung wie der „Hut“ von *Littorina littorea*.

Wahrscheinlich handelt es sich auch bei den Gelegen der beiden

Valvata-Arten um Kapselkokons, die aus zwei Hälften zusammengesetzt sind (Fig. 171). Für *Valvata piscinalis* ist jedenfalls sicher, daß die hier vorliegende, fast regelmäßige und vermittelt eines kleinen Sockels ihrer Unterlage aufgeklebte Kugel (Fig. 171 B) einen meridional verlaufenden Ring aufweist; entlang dieses Ringes platzt die Kapsel schließlich auf. Bei beiden Arten zeigen die etwa zitronenförmigen Eizellen eine Hülle mit hagelschnur-artigem Fortsatz; vermutlich han-

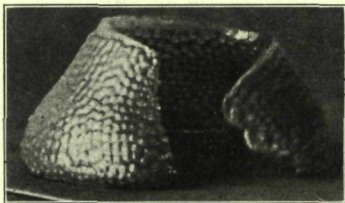


Fig. 172.

Lunatia catena; Laichband.
Nach einer Originalphotographie.

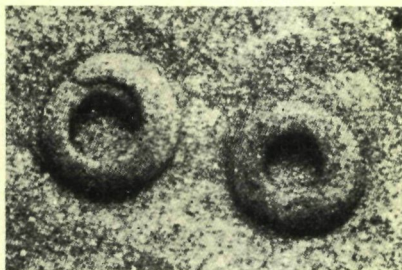


Fig. 173.

Lunatia nitida; zwei Laichbänder auf Sand-
grund. — Nach HERTLING (P. SINGER phot.).

delt es sich dabei um die primäre Eihülle. Innerhalb der Kapsel liegen sämtliche Eier noch einmal in eine schleimige, wahrscheinlich eiweißhaltige Grundsubstanz eingebettet. Die Zahl der Eizellen beträgt bei *Valvata cristata* 2 bis 3, bei *Valvata piscinalis* 16 bis 20, gelegentlich auch mehr.

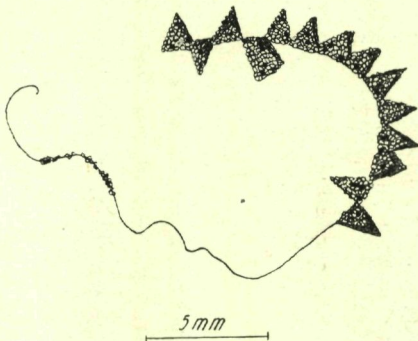


Fig. 174.

Scala clathrus; Teil einer Laichschnur.
Nach VESTERGAARD.

Eine Laichbildung von besonderer Eigenart findet sich schließlich bei den *Naticidae*. Diese legen ihre Eier in Bändern ab, deren gallertige Grundsubstanz in gleichmäßiger Verteilung feine Sandkörnchen enthält. In dieser Grundmasse sind in regelmäßigen Abständen Räume ausgespart, die die Eier enthalten. Tausende solcher Räume oder Eikammern mit annähernd kreisförmigem

Querschnitt finden sich in geordnetem Verbands dem Laichband eingelagert. Die Laichbänder sind entweder tütenförmig (*Lunatia catena*, Fig. 172) oder kreisförmig zusammengelegt (*Lunatia nitida*, Fig. 173) und finden sich auf dem Sandboden des von den *Naticidae* bewohnten Biotops. Die Gelege der beiden genannten Arten, die durch Mitteilungen ANKELS (1930; *Lunatia catena*) und HERTLINGS (1932; *L. nitida*) näher bekannt geworden sind, unterscheiden sich ferner noch durch

die Größe (*L. catena*, Durchmesser etwa 7 cm; *L. nitida*, Durchmesser

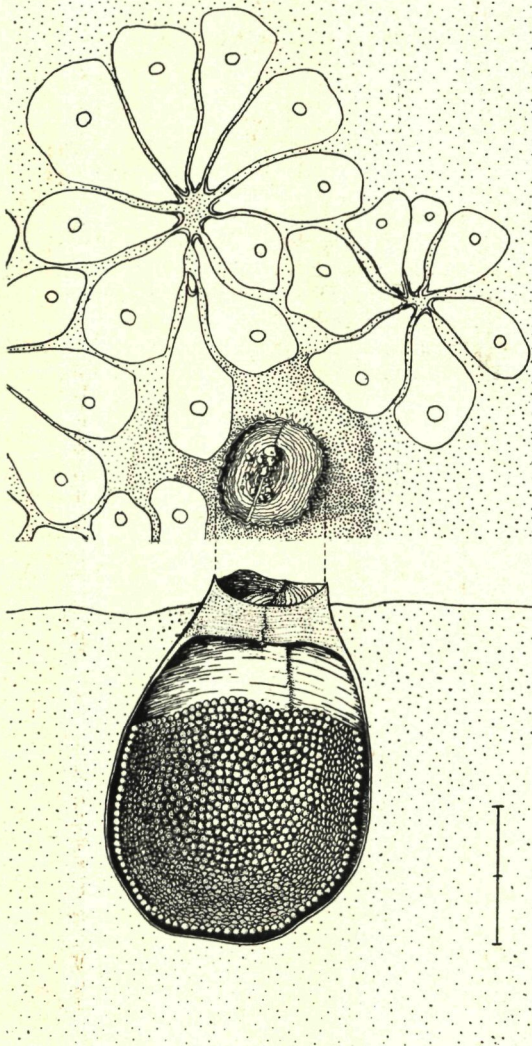


Fig. 175. *Lamellaria perspicua*: Kapselkokon in einer Kolonie der Synasidie *Botryllus schlosseri* (Pall.). — Oben: In der Aufsicht, unten: Im Schnitt; Personen der Synasidien schematisch; Maßstab 2 mm. — Original nach Beobachtungen in Neapel.

etwa 2 cm) und dadurch, daß das Laichband von *L. nitida* auf der unteren Seite deutlich konkav, auf der Oberseite konvex, das von *L. ca-*

tena hingegen fast plattenartig flach ist. Über die Gelege der anderen im Gebiet vorkommenden *Naticidae* fehlen noch Angaben (s. auch Fig. 193).

Mit feinen Sandkörnchen beklebt sind auch die eigenartigen Laichkapseln, die VESTERGAARD vor kurzem (1935) für *Scala clathrus* beschrieben hat; sie sind keilförmig und stehen miteinander durch eine Schnur in Verbindung (Fig. 174). Die Larven entschlüpfen durch eine große, am oberen Kapselende gebildete Öffnung.

Viele Arten bevorzugen bei der Eiablage bestimmte Unterlagen, wenigstens innerhalb engerer Biotope; die uhrglasförmigen Eihäufchen von *Lacuna pallidula* z. B. findet man in Helgoland fast stets auf *Fucus serratus* (Fig. 144). Sehr viel enger sind offenbar die Beziehungen der *Cypraeidae* und *Lamellariidae* und einiger *Cerithiidae* zu Synaspidien oder zu Schwämmen; nur hier findet man die Gelege. Die flaschenförmigen Beutelkokons, die *Trivia arctica* in die Mantelsubstanz von *Polyclinum luteum* versenkt, wurden oben schon erwähnt (Fig. 152). *Lamellaria perspicua* bringt ihre Kapselkokons ebenfalls in den Synaspidien unter, auf denen sie lebt (Fig. 175). Es scheint, daß zunächst mittels der Radula in der Mantelsubstanz der Synaspidie eine geeignete

Höhlung geschaffen und dann das Gelege hineingeschoben wird. Das rasche Wachstum der Kolonie mag ein übriges leisten, um die Einbettung des Kokons zu vollenden; jedenfalls sind von den recht umfangreichen und mit Tausenden von Eiern gefüllten „Tönnchen“ von außen nur die „Deckel“ sichtbar; d. h. die konzentrisch gestreiften und mit einer Mittelnahrt versehenen (vgl. Fig. 154!) Verschlüsse der zukünftigen Schlüpföffnung am Kapselkokon, denen meist einige Sandkörnchen aufgeklebt sind. ANKEL fand in Neapel Gelege von *Lamellaria perspicua* in *Botryllus schlosseri* (Pall.) und in *Diptosoma gelatinosum* (M.-Edw.)²⁶⁾; nach den in der Literatur vorliegenden Angaben werden auch *Leptoclinum*- und *Polyclinum*-Arten, ferner *Cynthia* und in manchen Fällen auch Bryozoen und Schwämme aufgesucht (vgl. auch ANKEL 1935).

Auf Schwämmen oder in sie hinein legen auch *Cerithiopsis*-Arten (*C. tubercularis* und *C. barleei*) nach LÉBOUR (1933) ihre Gelege ab. Kokons von *Mangelia nebula* (Fig. 176) sind auf dem Siphon einer *Lutraria* gefunden worden (LÉBOUR 1934), wobei allerdings bisher nicht bekannt ist, ob es sich dabei um eine feste Gewohnheit oder nur um ein gelegentliches Zusammentreffen handelt.

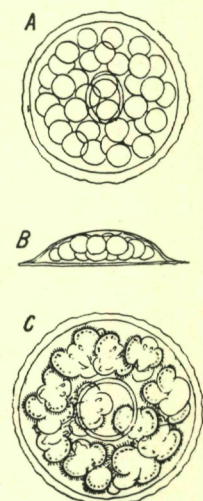


Fig. 176.
Mangelia nebula;
Kapselkokons.
A frisches Gelege von
oben, B von der Seite
(Durchm. 1.6 mm),
C Kokon mit Veliger-
larven vom Siphon einer
Lutraria
(Durchm. 1.76 mm).
Nach M. V. LÉBOUR.

²⁶⁾ Für die Bestimmung der Synaspidien bin ich Herrn Prof. Dr. W. MICHAELSEN in Hamburg zu Dank verpflichtet.

Manche Arten laichen mit Vorliebe auf den Schalen der eigenen Artgenossen (*Hydrobia ulvae* [Fig. 148], *Theodoxus fluviatilis*, *Homaloga atomus*, *Liomesus dalei*) oder die ♀ vereinigen sich bei dem Laichgeschäft mit mehreren ihresgleichen (*Buccinum*, s. oben); *Buccinum humphresianum* und *Liomesus dalei* hingegen legen ihre Eikapseln einzeln ab.

Die meisten Arten laichen in der Nordsee in den ersten Monaten des Jahres, doch setzen viele auch außer der eigentlichen Fortpflanzungsperiode hin und wieder Laich ab (vgl. die untenstehende Tabelle). In der Ostsee liegen die Laichzeiten meist etwas später. Über die Tageszeiten, zu denen Laich abgesetzt wird, hat PELSENEER (1926) Untersuchungen angestellt. Es hat sich gezeigt, daß in Gefangenschaft die meisten Arten bei Nacht, nur wenige zu allen Stunden des Tages laichen. Die bei Nacht laichenden Formen ließen sich auch durch künstliche Beleuchtung nicht stören.

Tabelle der Laichzeiten.

(P = Plymouth, H = Helgoland, K = Kieler Bucht, Kg = NW-Kattegat, E = Englische O-Küsten.)

<i>Fissurella graeca</i> : I.	<i>Pelseneeria stylifera</i> : VIII; P
<i>Patella vulgata</i> : XII. bis III. (bis IV.); E	<i>Lunatia nitida</i> : VI.
<i>Gibbula cineraria</i> : III. bis IV.; H	<i>L. catena</i> : III. bis VI.
<i>G. tumida</i> : III. bis IV.; H	<i>Lamellaria perspicua</i> : I. bis V. (bis XII.); E
<i>Calliostoma conuloides</i> : III. bis V.; H	<i>Trivia arctica</i> : IX. bis II.; P, E
<i>Rissoa parva</i> : I. bis VI., IX. bis XII.; P	<i>T. monacha</i> : V. bis VIII.; P
<i>R. inconspicua</i> : VI.; K	<i>Crepidula fornicata</i> : III. bis XI.; E
<i>R. guérini</i> : II. bis V., VI. bis XII.; P	<i>Capulus hungaricus</i> : I. bis III.; E
<i>Acania punctura</i> : VIII. bis IX. (bis XI.); P	<i>Aporrhais pes pelecani</i> : III. bis V.; P
<i>Zipporia membranacea</i> : IV., V., IX.; K.	<i>Trilonalia erinaceus</i> : IV. bis V.; E
I. bis III., XI.; P	<i>Urosalpinx cinerea</i> : IV. bis V.; E
<i>Cingula semistriata</i> : V. bis VII.; P	<i>Nucella lapillus</i> : II. bis IV.; H
<i>Hydrobia ulvae</i> : IV. bis VI.	<i>Buccinum undatum</i> : I. bis IV.; H. V. bis VII.; K
<i>Bithynia tentaculata</i> : IV. bis VI.	<i>Nassa reticulata</i> : I. bis V.; K. III. bis VIII.; P
<i>Skeneopsis planorbis</i> : IV. bis V.; H	<i>N. incrassata</i> : II. bis IV. (V., VI., VIII. bis I.); P
<i>Lacuna divaricata</i> : I. bis V.; H. V. bis XII.; K	<i>N. pygmaea</i> : VII.; Kg
<i>L. pallidula</i> : I. bis VI.; H	<i>Lora turricula</i> : VII.; Kg
<i>Littorina obtusata</i> : II. bis IV.; H	<i>Mangelia nebula</i> : I. bis VIII. (bis X.); P
<i>L. littorea</i> : I. bis IV.; H	<i>Philbertia gracilis</i> : III. bis IV.; P
<i>Turritella communis</i> : V. bis VII.; P	<i>Ph. leufroyi</i> : IV. bis VII.; P
<i>Caecum glabrum</i> : VIII. bis IX.; H	<i>Ph. linearis</i> : I. bis III. (bis VII.); P
<i>Scala clathrus</i> : VII. bis VIII.; Kg	
<i>Eulima alba</i> : III. bis IV. (bis VII.); P	

Von den im Gebiet vorkommenden etwa 170 Prosobranchier-Arten, die nicht vivipar sind, sind die Gelege von 45 einigermaßen bekannt und durch Abbildungen belegt²⁷⁾. Von einigen, so z. B. von *Triphora per-versa* (PELSENEER 1926), liegen nur Beschreibungen vor. Ferner sei die Angabe JEFFREYS' hier erwähnt und zur Nachprüfung empfohlen, wonach *Caecum imperforatum* einen Laich haben soll „gedreht wie ein Antilopenhorn“. Jede neue Beobachtung und sorgfältige Beschreibung von Prosobranchiergelegen ist also wertvoll.

11. Viviparie. — Unter den im Gebiet vorkommenden Arten sind die *Cyclostrematidae* ovovivipar; d. h. das Gelege enthält bei der Ablage

²⁷⁾ Wertvolle Abbildungen von Laichkapseln grönländischer Prosobranchier hat neuerdings THORSON (1935) gegeben. Man findet dort auch folgende im Gebiet vorkommende Arten behandelt: *Margarites helicinus*, *Natica clausa*, *Amauropsis islandica*, *Trichotropis borealis*, *Volutopsis norvegicus*, *Sipho islandicus*.

schon völlig entwickelte Embryonen mit Schale. Vivipar sind der Parasit *Enteroxenos* (und *Entoconcha*), ferner die beiden *Viviparus*-Arten, *Littorina saxatilis* und die parthenogenetische *Hydrobia jenkinsi*.

Der für den drüsigen Abschnitt des Eileiters der Prosobranchier nun einmal eingeführte (wenngleich nicht korrekt!) Ausdruck „Uterus“ kann nicht auch für diejenigen Eileiterbezirke angewandt werden, in denen bei lebendiggebärenden Arten die Eier zu Embryonen heranwachsen, zumal Drüsenbildungen auch bei diesen Arten meist noch vorhanden sind. Man wird also gut daran tun, dem Vorschlag LINKES zu folgen und in allen Fällen von Viviparie von einem „Brutraum“ zu sprechen.

Bei den *Viviparus*-Arten und bei *Hydrobia jenkinsi* ist der Brutraum ein dünnwandiger, ungliederter Sack (Fig. 177); bei *Littorina saxatilis* hingegen weist er zwei Längs- und eine Anzahl von Querfalten auf, die ihn in eine Reihe von Kammern zerlegen und ihm auch äußerlich ein segmentiertes Aussehen erteilen (Fig. 178). Die Querfalten des Brutraumes von *L. saxatilis* weisen ihrerseits wieder Epithelvorsprünge auf, so daß Nischen entstehen, in die hinein, vermutlich von bestimmten Flimmerströmen gelenkt, die Eier

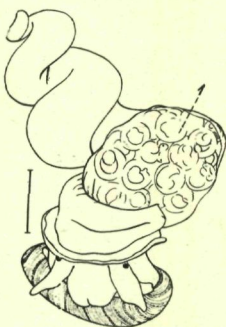


Fig. 177.
Hydrobia jenkinsi;
entschaltes Tier, zeigt den
mit Embryonen gefüllten
Brutraum (I); Maßstab 1 mm
Nach ANKEL.

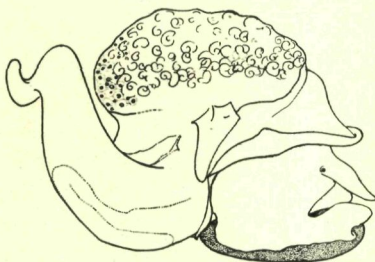


Fig. 178.
Littorina saxatilis; ♀ mit gefülltem Brutraum,
entschalt; etwa 10:1. — Original.

gelangen und in denen sie sich entwickeln. Eine ähnliche flimmernde Längsrinne wie der Brutraum von *L. saxatilis* weist auch der der *Viviparus*-Arten auf; in beiden Fällen wird hier das Sperma zum Receptaculum geleitet.

Bei allen in Rede stehenden lebendiggebärenden Arten gelangen die Eizellen mit Eiweißhülle und Hüllmembran versehen in den Brutraum und entwickeln sich hier innerhalb der Hüllmembran. Dabei erfolgt Ernährung der Embryonen lediglich auf Kosten ihres Dotters und der ihnen mitgegebenen Eiweißmasse, deren schrittweise Verflüssigung bei *Littorina saxatilis* besonders schön zu verfolgen ist. Irgendwelche Anzeichen dafür, daß der mütterliche Organismus an der Ernährung beteiligt ist, liegen nicht vor; der Brutraum ist also lediglich Schutzraum, — aus ihm entnommene Embryonen entwickeln sich auch in Seewasser

völlig normal (LINKE 1933). Die in der Wandung des Brutraumes bei *L. saxatilis* zahlreich nachzuweisenden Blutgefäße dienen allein dem hier natürlich recht erheblichen Gasstoffwechsel.

Unter den lebendiggebärenden Arten weist *Littorina saxatilis* die größte Zahl von Embryonen auf (bis über 900 bei jedem ♀; nach LINKE). Von ihnen sind immer etwa je 20 auf einem ähnlichen Entwicklungsstadium, weil sie zusammen aus den oberen Abschnitten des Eileiters in den Brutraum hinein „abgelaicht“ wurden, was schubweise vor sich zu gehen pflegt. Die ältesten, kurz vor der Geburt stehenden Embryonen liegen frei im Uterus; sie haben sich mit Hilfe ihrer Radula aus der Hüllmembran befreit.

Die Zahl der Eier bzw. Embryonen beträgt bei *Viviparus* und bei *Hydrobia jenkinsi* etwa 20 bis 30; häufig, besonders bei jungen Tieren, sind es auch weniger.

Bei allen lebendiggebärenden Arten scheint ein völliger Stillstand in der Fortpflanzung überhaupt nicht vorzukommen; praktisch findet man das ganze Jahr hindurch ♀ mit Embryonen im Brutraum.

12. Unter den eierlegenden Arten sind einige, die eine Art von „Brutpflege“ dadurch üben, daß sie den Laich mit den sich entwickelnden Embryonen eine Zeitlang unter ihrem Fuße bergen. Eine nähere Schilderung und eine Zeichnung (Fig. 179) des Verhaltens bei *Capulus hungaricus* verdanke ich Herrn Prof. NILS HJ. ODHNER und kann beide durch sein Entgegenkommen hier wiedergeben. Danach liefert *Capulus* einen Kokon, einen „dünnwandigen Sack von breit wurstähnlicher Gestalt“ und hält ihn „mit den Falten seines Propodiums“ fest. Der Kokon „bricht der Unterseite entlang auf und läßt dadurch die Veligerlarven frei“. Normalerweise scheint die Schnecke die Hülle des Kokons erst abzustoßen, wenn die Embryonen ausgeschlüpft sind. In einem Falle, in dem der Kokon schon früher vom Tier verlassen wurde, lebten die daraus entschlüpften Larven nicht so lange wie bei normalem Verhalten, schienen also durch die frühzeitige Loslösung des Kokons schädlich beeinflusst worden zu sein.

Auch die Embryonen von *Crepidula fornicata*, deren Gelege oben beschrieben wurde (S. IX. b 167), wachsen unter dem Fuß der Mutter, die ja ihren Platz zeitweilig verläßt, heran. Etwas ähnliches wird auch von *Acmaea virginea* berichtet; nach FORBES & HANLEY hat

CLARK beobachtet, daß der Fuß an seinem hinteren Ende eine schmale Grube hat, in die eine sackartige Hülle mit den Eiern nach der Ablage

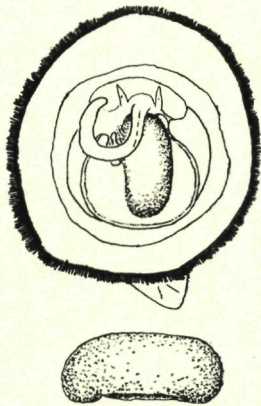


Fig. 179.

Capulus hungaricus; weibliches Tier, von unten gesehen, mit der von den Falten des Propodiums festgehaltenen Eikapsel; darunter Eikapsel, von der Seite gesehen, stärker vergr.

Nach einem Original
NILS HJ. ODHNER.

eingeführt wird und so lange aufbewahrt bleibt, bis die Embryonen geschlüpft sind.

Entwicklungsgeschichte 1. Die Furchung der Prosobranchier ist eine total-inäquale und verläuft spiralig. Der im Prinzip überall gleichartige Ablauf zeigt bei den verschiedenen Formen Unterschiede, die mit dem Dottergehalt der Eizelle zusammenhängen.

Dotterarm sind die Eier der Dokoglossen; Eier von Rhipidoglossen und Tanioglossen haben meist reicheren Dottergehalt, mit Ausnahme der lebendgebärenden *Viviparus*-Arten; am stärksten sind die Eier der Stenoglossen (*Buccinidae*, *Nassidae*) mit Vorratsstoffen beladen.

Die erste Furche verläuft meridional zu dem von den Richtungskörpern gekennzeichneten animalen Pol und zerlegt das Ei in zwei gleiche (*Fissurella*, *Gibbula*, *Theodoxus*, *Viviparus*, *Crepidula*) oder in zwei ungleiche (*Patella*, *Nassa*, *Urosalpinx*) Blastomeren. Die zweite Furche verläuft ebenfalls meridional, senkrecht zur ersten. Die so entstandenen vier Blastomeren bilden am animalen Pol eine Brechungslinie oder Polarfurche, auf der die Richtungskörper zu liegen pflegen. Die Brechungsfurche gibt die Querachse des zukünftigen Embryos an; die auf der Brechungsfurche senkrecht stehende Ebene entspricht der Sagittalebene. Die dritte Furche verläuft äquatorial und zerteilt die 4 Blastomeren in 4 nach dem animalen Pol zu gelegene Mikromeren und 4 Makromeren. Die relative Größe der Makromeren steht in deutlicher Beziehung zum Dottergehalt; sie sind um so größer, je dotterreicher die Eizelle ist. Die 4 durch die dritte Furche gebildeten Mikromeren bilden das erste Quartett; die beiden nun folgenden Furchungsschritte verlaufen ebenfalls äquatorial und trennen das zweite und das dritte Quartett in Richtung auf den animalen Pol ab. Indem die Zellen der drei Quartette selbst wieder Tochterzellen abgeben, bildet sich über den Makromeren am animalen Pol eine Haube kleiner, dotterarmer Zellen, die bei den verschiedenen Arten von etwas verschiedener Größe ist. Innerhalb der Kappe zeigen die Zellen, vom animalen Pol aus gesehen, eine deutlich symmetrische Verteilung; Abkömmlinge des ersten Quartetts bilden zusammen mit denen des zweiten ein „Kreuz“, das zuerst von BLOCHMANN (1881) bei *Theodoxus* gefunden wurde und dem der Anneliden im großen und ganzen entspricht. Ein abweichender (hinterer) Arm macht es zu einem streng bilateral-symmetrischen Gebilde.

Die klassischen „cell-lineage“-Arbeiten BLOCHMANN'S (1882) an *Theodoxus*, ROBERTS (1902) an *Trochidae*, CONKLINS (1897) an *Crepidula* und DELSMANS (1912, 1914) an *Littorina obtusata* haben jeden Furchungsschritt verfolgen und die Herkunft fast jeder Larvenzelle klarlegen können. Was die Einzelheiten anbelangt, muß hier auf diese Untersuchungen und die Zusammenstellung bei SMROTH verwiesen werden. Der streng gesetzmäßige Verlauf der Furchung und entwicklungsmechanische Untersuchungen, die allerdings gerade bei Prosobranchiern spärlich sind (CRAMPTON 1896 an *Ilyanassa*; WILSON 1904 an *Patella*) lassen keinen Zweifel daran, daß ein strenger Mosaiktypus der Entwicklung vorliegt. An wesentlichen Punkten sei nur noch folgendes hervorgehoben:

Die hintere Makromere *D* entläßt als einzige eine vierte Mikromere zum animalen Pol, die Urmesodermzelle *4d*, die sich später teilt, ins Blastozöl gerät und dem Mesoderm Ursprung gibt, in manchen Fällen anscheinend erst nach Abgabe entodermaler Elemente (*Crepidula*; *4d* = „Mesentoblast“). Es ist allerdings nicht sicher, ob alle mesenchymatischen Gewebe ihren Ursprung von *4d* nehmen oder ob es auch zu „diffuser“ Mesenchymbildung kommt. Die Makromeren geben das Entoderm zusammen mit kleinen Abkömmlingen, die nach Bildung der Quartette ins Innere des Keims hinein abgetrennt wurden. Das Ektoderm entsteht nur aus der Mikromerenschicht.

Bei manchen Stenoglossen (*Nassa*, *Nucella*, *Urosalpinx*, *Buccinum*) haben sich, offenbar in Zusammenhang mit dem großen Dottergehalt der Eizelle, etwas abweichende Verhältnisse bei der Furchung herausgebildet. Als Beispiel kann die Furchung von *Nassa mutabilis* genannt werden, die durch BOBRETZKY (1877) näher untersucht worden ist. Die Abweichungen sind hier, verglichen mit den anderen genannten Arten, besonders ausgeprägt. Schon bei der ersten Furchung bildet sich unterhalb der beiden Blastomeren eine riesige, kernlose Dotterkugel, eine Art Dottersack, dem zunächst die beiden und dann, nach dem folgenden Teilungsschritt, die 4 Makromeren wie eine Keimscheibe aufsitzen. Schließlich verschmilzt der Dottersack endgültig mit einer der 4 Makromeren. Veränderungen an dem hier gelegenen Kern scheinen daraufhin zu deuten, daß diese Zelle eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung des Dottermaterials spielt. Es steht dahin, ob der „Dottersack“ der Stenoglossen mit dem Pollappen anderer Mollusken (*Dentalium*) homolog gesetzt werden kann.

Nachdem früher oder später eine Furchungshöhle gebildet wurde (Verschiedenheiten je nach dem Dottergehalt), bildet sich eine Ga-

strula durch Invagination (dotterarme Formen) oder Epibolie (dotterreiche Formen) oder auf eine zwischen beiden Bildungsformen liegende Art und Weise. Die Mundöffnung bildet sich im Anschluß an den Mundspalt, und zwar an dessen oberem (vorderem) Ende, wobei in einigen Fällen (*Bithynia*, *Crepidula*) ein vorübergehender Verschuß des Blastoporus vorausgehen kann. Die Bildung der endgültigen Mundöffnung ist mit einer Ektodermeinstülpung verbunden. Es scheint, daß zwischen der Bildung des Afters und dem hinteren Ende des Blastoporus Beziehungen bestehen (*Viviparus*, *Bithynia*): Hier liegen die in mehreren Fällen nachgewiesenen „Analzellen“ (*Patella*), die schon frühzeitig die Lage des Afters kennzeichnen. Aus der Ektodermeinstülpung geht der Vorderdarm hervor, der mit dem aus der Urdarmhöhle gebildeten Mitteldarm in Verbindung tritt. An diesem zunächst blind geschlossenen Darmrohr bildet sich der After; der Enddarm ist vielleicht teilweise ektodermaler Natur. Die $\pm$ umfangreichen Dottermassen kommen in den Mitteldarm zu liegen und werden hier im Laufe des Larvenlebens aufgebraucht.

Über die embryonale und postembryonale Entwicklung der Organe ist verhältnismäßig wenig bekannt; hier muß auf die Literatur, vor allem auf die Zusammenstellung im KORSCHOLT & HEIDER (1893) und auf die PELSENEERS (1911), verwiesen werden, die Angaben über die drei *Littorina*-Arten, über *Lacuna pallidula*, *Rissoa parva*, *Lamellaria perspicua*, *Nucella lapillus*, *Nassa reticulata*, *Buccinum undatum* und *Patella vulgata* enthält.

Die meisten Prosobranchier des Gebietes machen eine Metamorphose durch; d. h., sie bilden Larven mit Larvenorganen und einer Larvenschale, die in die Organisation des fertigen Tieres nicht übergehen oder von ihm in anderer Bauweise weitergeführt werden (Schale).

2. Larvenformen. — Die Dokoglossen zeigen eine Larvenform, die besonders stark an eine Trochophora erinnert. Bei der *Patella*-Larve, die durch die Arbeit PATTENS (1886) gut bekannt geworden ist, geht die Hauptachse zunächst durch den Blastoporus und den gegenüberliegenden animalen Pol, an dem eine Scheitelplatte mit Wimpereschopf zur Ausbildung kommt. Unterhalb der Scheitelplatte liegt in Form eines geschlossenen, aus drei übereinanderliegenden bewimperten Zellreihen bestehenden Ringes das „Velum“, morphologisch dem Protochroch der Trochophora vergleichbar. Wenn im Laufe der Entwicklung die Larve bilateral-symmetrisch geworden und der Blastoporus vom

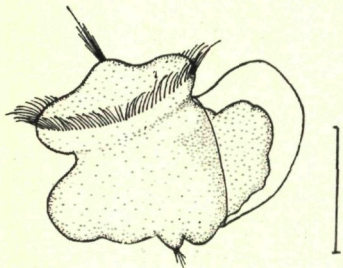


Fig. 180.

Patella vulgata; Trochophoralarve.

Die Vorwölbung nach links ist der Fuß, auf dem später vorübergehend ein zartes Operculum ausgebildet wird, rechts ist der

Eingeweidesack mit dem ersten

Periostracum-Häutchen angelegt; die nach unten stehenden Wimpern gehen von den

sog. Analzellen aus.

165:1. Maßstab 0.1 mm.

Im Anschluß an PELSENEER.

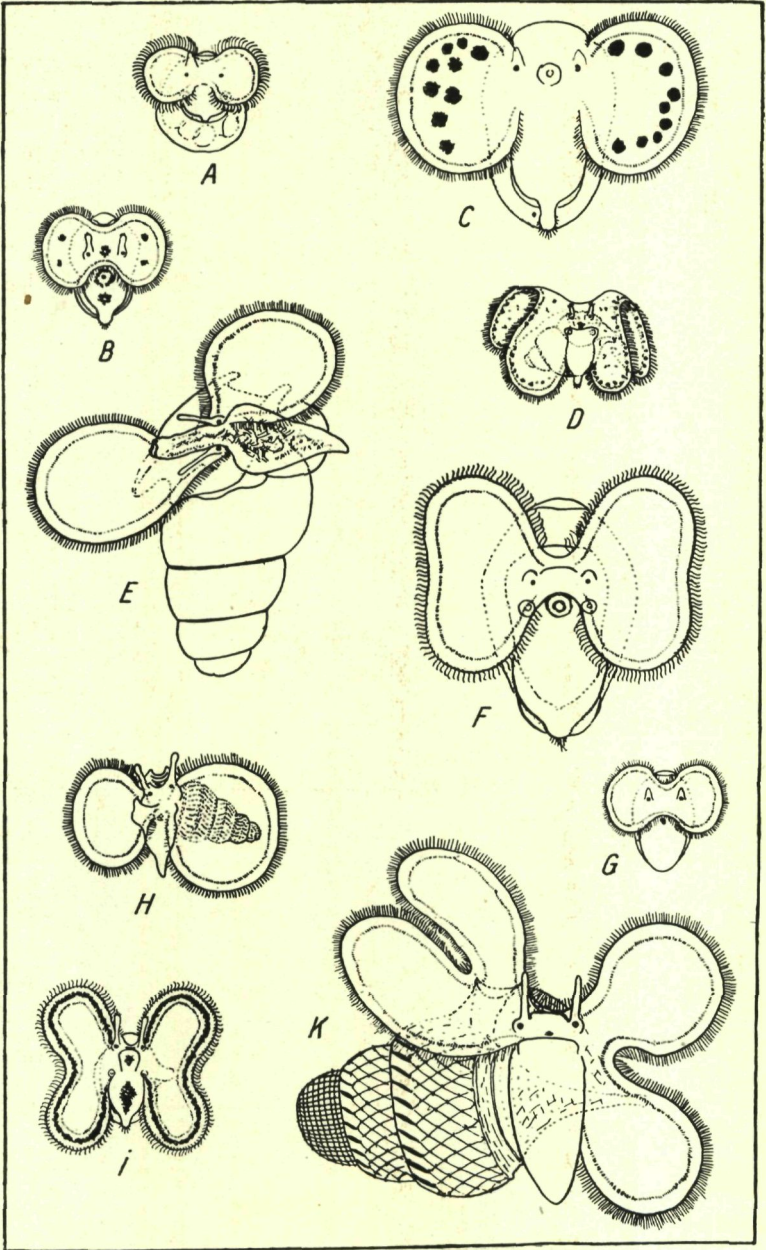


Fig. 181.

unteren Pol nach vorn gerückt ist, bilden zwei Zellen, die an seinem unteren Ende liegen, die sogenannten „Analzellen“ (s. oben, S. IX. b 183), ebenfalls Wimpern aus, so daß die Larve im ganzen einen Anblick liefert, wie ihn Fig. 180 wiedergibt. Über weitere Einzelheiten der Entwicklung der *Patella*-Larve ist in der Arbeit PATTEENS (a. a. O.) nachzulesen. Bemerkenswert ist, daß der Fuß vorübergehend ein zartes Operculum ausbildet.

Die Larve der *Trochidae* hat nach ROBERT (1902) eine große Ähnlichkeit mit der *Patella*-Larve und damit ebenfalls mit einer Trochophora. Doch fehlen hier die beiden Wimperschöpfe, und auch das Velum hat einen anderen Bau, so daß beide nicht unmittelbar in Vergleich gesetzt werden können.

Die meisten Prosobranchierlarven sind echte Veligerlarven; d. h., sie tragen oberhalb der Mundöffnung als Bildung des Kopfes eine bilateral-symmetrisch gebaute, plattenartige Verbreiterung, das Stirn- oder Velarfeld, das von einem Kranz kräftiger Wimpern umsäumt wird. Ausgebreitet, erhält dieses „Segel“ (Velum) durch seine Wimpertätigkeit die daran hängende Larve im Wasser schwebend und befähigt sie so zu pelagischem Dasein. Embryonal entsteht das Velum im Anschluß an eine Vorwölbung des Ektoderms, die „Kopfblase“ (vgl. z. B. CONKLIN 1897; der innere Hohlraum der Kopfblase ist dort als „umbrella cavity“ bezeichnet).

Als Grundform des Velums kann die zweilappige Form angesehen werden, wie sie z. B. bei *Rissoa guérini* ausgeprägt ist: Rechts und links der Sagittalebene des Kopffußes entfalten sich zwei gleichmäßig gerundete Lappen; in dem sie verbindenden Mittelstück stehen symmetrisch und innerhalb des Velarfeldes die Tentakel mit den Augen (Fig. 181 B). Eine ähnliche Form des Velums findet sich während des ganzen Larvenlebens außer bei vielen anderen Rissoen auch bei *Hydrobia ulvae* (Fig. 183). *Triphora perversa* (Fig. 181 H), *Cerithiopsis tubercularis* (Fig. 181 E), ferner bei *Pelseneeria stylifera* (Fig. 181 A), *Turritella communis* (Fig. 181 G), *Lora turricula* (VESTERGAARD 1935; Fig. 186) und *Adeorbis subcarinatus*.

Bei anderen Arten erfährt die zunächst (*Nassa incrassata*, *Nassa pygmaea*; Fig. 182 A) einfach zweilappige Form früher oder später eine Differenzierung: Jede der beiden Hälften gliedert sich durch eine Einschnürung in der Mitte in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt, so daß das Velum nunmehr vierlappig ist. Der die vorderen und hinteren Lappen trennende Einschnitt kann nur angedeutet sein (*Trivia monacha*, *Nassa reticulata*; Fig. 181 F, J), er kann in einer ± tiefen Kerbe bestehen (*Philbertia linearis*; Fig. 181 K; *Ph. gracilis*; Fig. 182 C) oder fast bis zur Ansatzstelle des Velums führen, so daß dann 4 völlig freie und sogar etwas gestielt erscheinende Zipfel des Segels vorliegen (*Nassa incrassata*, *N. pygmaea*, *Philbertia gracilis*, *Aporrhais pes pelecantis*, *Trivia arctica*; Fig. 182 B, D, E, H). In einem Falle, bei *Aporrhais*, findet in einem bestimmten Alter, nachdem zunächst 4 Zipfel ausgebildet worden waren (Fig. 182 E), sogar jederseits eine Dreigliederung statt, so daß dann ein sechsteiliges Velum vorliegt (Fig. 182 F). Die dadurch sehr eigenartig aussehende Larve von *Aporrhais* ist früher, ehe ihre Zugehörigkeit bekannt war, als „*Chiropterion*“ beschrieben worden. Auch die „*Echinospira*“-Larve von *Lamellaria perspicua* hat zunächst ein zwei-, später aber ein sechslappiges Velum (LEBOUR 1933).

Es ist kennzeichnend, daß die langen oder vielfach gegliederten Zipfel erst gegen Ende der Larvenentwicklung zur Ausbildung kommen; das zunehmende Gewicht von Schale und Tier macht offenbar eine Verlängerung der Wimperschnur notwendig, ein Zusammenhang, der ja auch von der Echinodermenentwicklung her bekannt ist.

Fig. 181. A *Pelseneeria stylifera*; Veliger, einige Tage alt (ø 0.16 mm). — B *Rissoa guérini*; Veliger (ø etwa 0.20 mm). — C *Mangelia nebula*; junge, soeben geschlüpfte Larve (ø der Schale 0.30 mm). — D *M. nebula*; ältere Larve aus dem Plankton (Schale 0.96 mm lang). — E *Cerithiopsis tubercularis*; Larve aus dem Plankton (Schale 0.48 mm lang). — F *Trivia monacha*; Larve, 7 Tage alt (ø der Schale 0.36 mm). — G *Turritella communis*; junge soeben geschlüpfte Larve (ø der Schale 0.16 mm). — H *Triphora perversa*; ältere Larve aus dem Plankton (Schale 0.64 mm lang; Tier und Schale invers!). — J *Nassa reticulata*; 35 Tage alte Larve (ø der letzten Windung 0.7 mm). — K *Philbertia linearis*; älterer Veliger aus dem Plankton.

Alle nach M. V. LEBOUR.

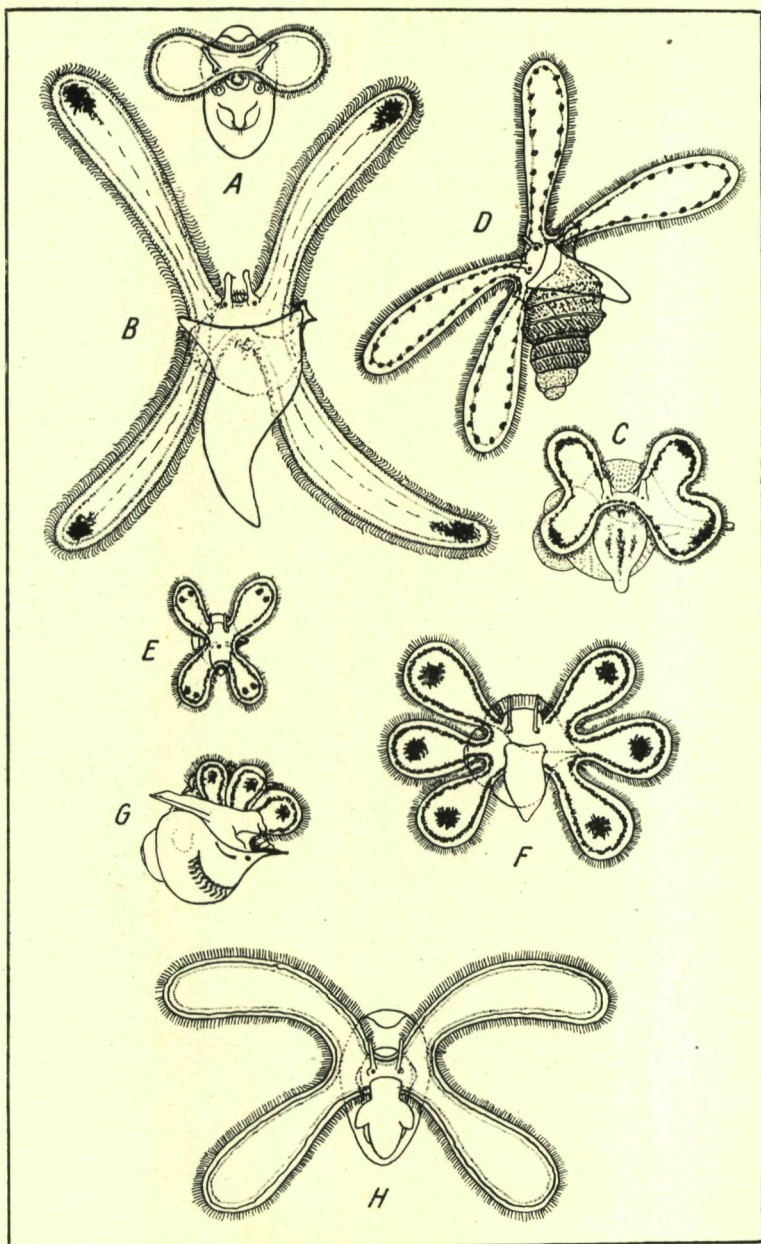


Fig. 182.

Veligerlarven von Prosobranchiern sind zu bestimmten Zeiten im Plankton häufig. Erst in den letzten Jahren ist es, vor allem durch die

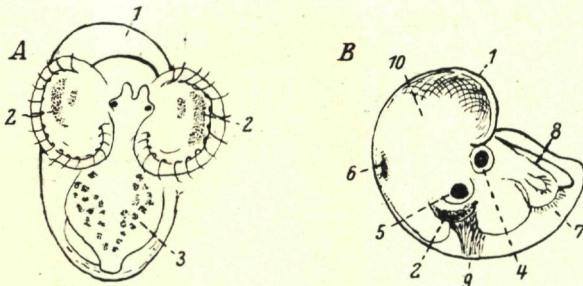


Fig. 183. *Hydrobia ulvae*; Veligerlarve. — A schwimmend, von oben gesehen; 1 Schale, 2 dunkelkirschrotes Pigment des Velums, 3 V-förmige Pigmentfigur des Fußes. B von der Seite gesehen, Tier in die Schale zurückgezogen; 1 Schale, 2 Velumpigment, 4 eine der beiden Statozysten, 5 eins der beiden Augen, 6 pigmentierte Stelle des Darmes, 7 Fuß mit Bewimperung, 8 Operculum, 9 Wimpern des eingezogenen Velums, 10 Eingeweidessack; etwa 400:1. — Nach HENKING aus ANKEL.

planmäßigen Arbeiten MARIE V. LEBOURS, gelungen, wenigstens einige von ihnen bestimmten Arten zuzuweisen oder sogar durch Zucht im Aquarium ihre ganze Entwicklung zu verfolgen. Die meisten der bisher bekannt gewordenen Formen sind in Fig. 181 und 182 wiedergegeben (im übrigen muß auf die Arbeiten der Autorin verwiesen werden). Leider fehlen den von ihr gegebenen Abbildungen die Farben, die durch Pigmente im Velum und an anderen Stellen, z. B. am Enddarm (*Nassa*, Fig. 185) erzeugt werden und durch ihre für jede Art charakteristische Verteilung vortreffliche Kennzeichen abgeben könnten.

Über die Mechanik des Schwimmens der Veligerlarven ist noch nichts Näheres bekannt. Im Velum befindet sich Muskulatur, durch die es ausgebreitet, in seiner Stellung verändert (Fig. 184 A, B) und völlig eingezogen werden kann (Fig. 184 C, 182 G), was dann natürlich ein Absinken der Larve zur Folge hat.

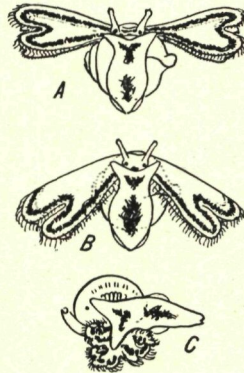


Fig. 184.

Nassa reticulata.

A, B Veligerlarve, 48 Tage alt, in 2 verschiedenen Schwimmhaltungen; C etwas ältere Larve mit eingezogenem Velum beim Kriechen; vergr.

Nach M. V. LEBOUR.

Fig. 182. A *Nassa incrassata*; Veliger, 2 Wochen alt. — B *N. incrassata*; älterer Veliger aus dem Plankton (ø der Schale 0.8 mm). — C *Philbertia gracilis*; junge Larve aus dem Plankton (Schale 0.8 mm lang). — D *Ph. gracilis*; Larve aus dem Plankton, kurz vor der Metamorphose (Schale etwa 1.5 mm lang). — E *Aporrhais pes pelecant* (?); junge Larve aus dem Plankton (ø der Schale 0.56 mm). — F *A. pes pelecant*; ältere Larve aus dem Plankton (Schale 1.25 mm lang). — G *A. pes pelecant*; Larve aus dem Plankton, kurz vor der Metamorphose (Velum kontrahiert, Schale 1.5 mm lang). — H *Trivia arctica*; Larve aus dem Plankton (Schale 1.6 mm im ø).

Alle nach M. V. LEBOUR.

Über den sonstigen Bau der Veliger-Larven ist folgendes zu sagen (vgl. Fig. 183, 185, 189): Allen Arten ohne Ausnahme kommt wenigstens vorübergehend ein Operculum zu. Ferner ist stets ein (meist)

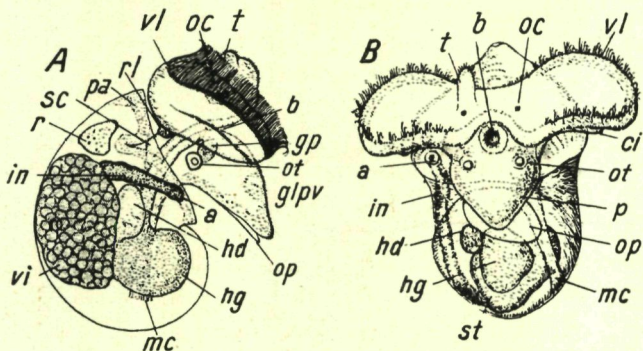


Fig. 185. *Nassa reticulata*. — A Veliger, kurz vor dem Schlüpfen, von der Seite gesehen; etwa 170:1. — B Veliger, frisch geschlüpft, Ventralansicht; etwa 144:1. a After, b Mundöffnung, ci Zilien, glpv Fußsohlendrüse, gp Pedalganglion, hg linke Mitteldarmdrüse, hd rechte Mitteldarmdrüse, mc Spindelmuskel, oc Auge, op Operculum, ot Statocyste, p Fuß, pa Mantelrand, r endgültige Niere, rl Larvenniere, sc Larvenherz, st Magen, t rechter Tentakel, vi Dotter, vl Velum. — Nach PELSENER.

symmetrisch angeordnetes Statocystenpaar vorhanden, das durch Einstülpungen vom Ektoderm aus gebildet wird und bei den durchsichtigen Larven ohne weiteres erkennbar ist. Die Tentakel sind meist symme-

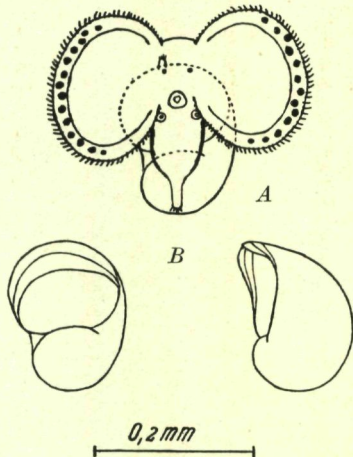


Fig. 186. *Lora turricula*; A Veliger, B Larvenschale in 2 Ansichten. — Nach VESTERGAARD.

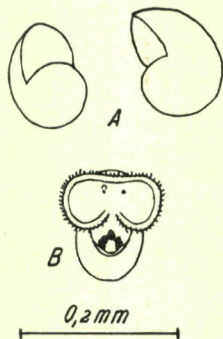


Fig. 187. *Scala clathrus*; A Schale einer soeben dem Gelege entschlüpften Larve; B Veliger, zwei Tage nach dem Schlüpfen. — Nach VESTERGAARD.

trisch, gelegentlich aber auch asymmetrisch entwickelt, bei *Nassa* (Fig. 185), *Pelseneeria* (Fig. 181 A), *Scala clathrus* (Fig. 187), *Lora turricula* (Fig. 186) und *Lamellaria* z. B. ist beim Veliger nur der (morphologisch) rechte Tentakel ausgebildet. Wohl stets tragen die Tentakel an

ihrer Basis Augen, über deren Bau an der Larve nichts Näheres bekannt ist, und stets sind sie, wenigstens gegen das freie, meist etwas angeschwollene Ende hin, mit feinen Sinneshaaren bedeckt. Der Darm beginnt mit einer in der Symmetrieebene des Fußes unmittelbar unter dem Velum gelegenen Mundöffnung, zieht ohne weitere Differenzierungen als Vorderdarm zum Mitteldarm, der zwei getrennte Anlagen der Mitteldarmdrüse zeigt, eine rechte, meist etwas kleinere, und eine linke, größere (Fig. 185). Der Mitteldarm steht in offener Verbindung mit dem unmittelbar anschließend gelegenen Dotter. Der Enddarm zieht nach vorn und mündet an der rechten Seite unmittelbar neben dem Mantelrand. Ältere Stadien sind durch eine Radulatasche im Vorderdarm gekennzeichnet; sie wird dort als eine Ausstülpung an der Ventralseite gebildet. Der Spindelmuskel zieht von der linken Seite der Larvenschale zum Fuß; seine Kontraktion vermag den Larvenkörper einschließlich des kontrahierbaren Velums in die Schale zurückzuziehen. Die Fußsohlendrüse ist in manchen Fällen, z. B. bei *Nassa* (Fig. 185), schon beim Veliger gut sichtbar.

Bei Embryonen von *Viviparus* und *Bithynia* ist das Vorkommen einer paarigen „Urnierere“ festgestellt worden; es handelt sich um schlauchförmige Gebilde, die in ihrem Lumen am inneren, blindgeschlossenen Ende eine Wimperflamme aufweisen und unter dem Velum an der Ventralseite nach außen münden, Organe also, die den Protonephridien der Trochophora und der Pulmonatenlarven offenbar homolog sind. Für marine Arten liegt m. W. nur eine Angabe v. ERLANGERS vor, wonach er bei einer nicht näher bestimmten beschalteten Gastropodenlarve (Prosobranchier?) eine Urnierere ähnlich der der Pulmonaten gefunden hat. Es wäre lohnend, Prosobranchierlarven auf das Vorkommen von Urnieren hin zu untersuchen.

Bei einigen Arten sind als rein larvale Erscheinungen noch Exkretionsapparate anderer Art beschrieben worden, die am besten als „Larvennieren“ bezeichnet werden, da sie wohl kaum mit den Urnieren etwas zu tun haben. Unmittelbar unterhalb des Velums und in symmetrischer Ausbildung auf der rechten und linken Seite finden sich Vorwölbungen des Ektoderms, die jeweils aus einer einzigen Riesenzelle oder aus einigen wenigen bestehen. Solche Larvennieren kennt man von *Littorina*, *Lacuna*, *Rissoa*, *Lamellaria*, *Naticidae*, *Crepidula*, *Nucella*, *Nassa*, *Urosalpinx*; sie kommen sicher auch bei den meisten anderen Arten vor.

Wir verdanken PORTMANN (1930) eine aufschlußreiche Schilderung dieser Organe bei den Larven von *Buccinum undatum*. Danach liegen bei der Larve unterhalb des Velums und zu beiden Seiten der Vorderdarmanlage im Körperepithel schon in frühen Larvenstadien zwei auffallende Zellen (Fig. 191; Durchmesser bis zu 80 μ !), die während der ganzen Entwicklungszeit diese Lage beibehalten. Ein großer Kern mit großem Nucleolus ist vorhanden, das Plasma ist von zahlreichen Tröpfchen verschiedener Größe erfüllt. Diese Riesenzellen empfangen Exkrete durch Wanderzellen, die aus dem Körper der Larve kommend, in die Larvennieren eindringen und dort der Auflösung verfallen. Dadurch wird jedoch nur vorübergehend eine Anreicherung des Zellinnern mit Exkretstoffen verursacht: Eine zweite Sorte von Wanderzellen dringt in die Larvennieren ein, belädt sich dort mit (kristallisierten) Konkretionen, wandert wieder nach außen und verläßt darauf die Larve. Wanderzellen sorgen also sowohl für die Anreicherung als auch für die Ausführung der Exkrete²⁸, und die Vermutung PELSENEERS (1911), wonach die Larvennieren Speichernieren sind, die die Anhäufung von Stoffwechselprodukten im Innern der Kokons verhindern sollen, hat sich nicht bestätigt. Außerdem ist die Abscheidung von Flüssigkeitstropfen an der Oberfläche der Nierenzelle beobachtet worden.

Die Larvennieren werden vor oder während der Metamorphose rückgebildet. Noch während ihrer Existenz beginnt die Bildung der definitiven Niere (*Nassa*; vgl. Fig. 185).

Als „Larvenherz“ ist von BOBRETZKY (1877) bei *Nassa* und von DAKIN bei *Buccinum* ein Organ beschrieben worden, das auch den Larven anderer Arten (z. B. *Littorina*- und *Lacuna*-Arten nach PELSENEER 1911; *Nucella* nach PORTMANN 1925) zukommt. Es handelt sich um einen meist dorsal hinter dem Velum gelegenen Teil des Ektoderms (vgl. Fig. 185), der mit mesodermalen Elementen in Verbindung steht und pulsierende Bewegungen ausführt.

²⁸) Die Angabe, daß die Larvennieren von *Buccinum* einen Ausführungsgang aufweisen (PORTMANN 1925) hat sich später (PORTMANN 1930) als irrtümlich herausgestellt. Die PORTMANNsche Abbildung (Fig. 191) ist also entsprechend abzuändern!

Viele Veligerlarven (*Crepidula*, *Littorina*, *Lacuna*, *Nassa*, *Nucella*, *Buccinum* u. a.) weisen auf dem First der Kopfblase, zentral im Velarfeld gelegen, ein larvales Sinnesorgan auf, das sogen. „Apikalorgan“, dessen Nervenversorgung aus der Mitte der Zerebralkommissur entspringt (vgl. z. B. CONKLIN 1897).

Die Schale beginnt sich bei den Larven an einer Stelle des Ektoderms zu bilden, die dem Blastoporus gegenüberliegt. Eine hier in vielen Fällen zunächst auftretende Einsenkung hat in der älteren Literatur zu dem falschen und mißverständlichen (Krebse!) Ausdruck „Schalendrüse“ geführt (neuerdings noch von PORTMANN [1925] übernommen). Ein etwa kreisförmig begrenzter Bezirk von Ektodermzellen scheidet die erste Schale als flach kappenförmiges Periostracum-Häutchen ab. Ein Kranz stärker hervortretender Ektodermzellen bildet die Anlage des Mantelrandes. Die Schale nimmt an ihren freien Rändern in dem Maße zu, wie dieser Zellenkranz nach vorn wandert; zugleich wird sie tiefer und dadurch, daß der Zuwachs hinten rascher als vorn sich vollzieht, symmetrisch-spiralig. Kommt es frühzeitig zur spiralen Ausbildung, so wird die Schale zunächst mit ihrem aufgerollten Teil nach vorn (exogastrisch) getragen, um erst durch die Torsion in die endgültige (endogastrische) Lage überzugehen (*Trochidae*; vgl. auch oben, S. IX. b 13). Die

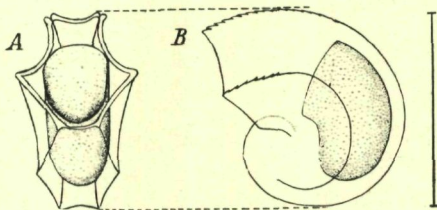


Fig. 188.

Lamellaria perspicua; Larvenschale (*Echinospira*) und endgültige Schale (innen).

A von ventral, B von der Seite gesehen; Maßstab 0.5 mm. — Im Anschluß an PELSENER.

zunächst symmetrisch spiralige Schale wird durch einseitiges Wachstum früher oder später asymmetrisch.

Wohl in allen Fällen zeigt die Larvenschale eine andere Form, man könnte auch sagen, einen anderen „Stil“ als die endgültige Schale des fertigen Tieres, an deren Apex sie als abweichender Schalenteil meist nachweisbar bleibt. Bei den *Pyramidellidae* hat die Larvenschale sogar eine andere Windungsrichtung; obwohl das Tier selbst mit allen Organen normalen Windungssinn hat, der After also z. B. auf der rechten Seite mündet, ist die Schale linksgewunden. Nach etwa 2 Windungen in diesem

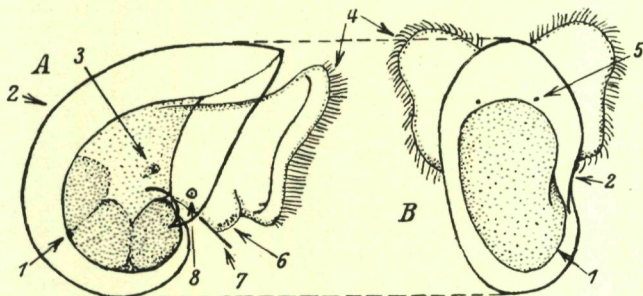


Fig. 189. *Trivia arctica*; Veligerlarve, von der Seite (A) und vom Rücken (B) gesehen. 1 endgültige Schale, 2 Larvenschale, 3 Afteröffnung, 4 Velum, 5 Auge, 6 Fuß, 7 Operculum, 8 Statozyste. — Nach PELSENER, verändert.

Sinne folgt ein unregelmäßiger Abschnitt, der schließlich zu einer rechtsgewundenen Schale überleitet (Fig. 33). Das fertige Tier hat dann einen „heterogynen“ Apex. Wie die endgültige napfförmige Schale der *Fissurellidae* aus der spiralen Embryonal-schale hervorgeht, wie hier die Schalenöffnung aus dem Schalenschlitz sich herleitet, hat BOUTAN (1885) für *Fissurella reticulata* gezeigt (Fig. 197).

Bei zwei Familien, bei den *Lamellariidae* und den *Cypraeidae*, wird die endgültige Schale nicht an die Larvenschale angebaut, sondern innerhalb der Larvenschale als unabhängige Neubildung abgeschieden, so daß dadurch in einem bestimmten Zeitpunkt die Larve zwei ineinandergeschachtelte Schalen hat (Fig. 188, 189). Die Larvenschale der *Lamellariiden* zeigt eine sehr charakteristische, kantig begrenzte Form, sie ist in einer Ebene aufgewunden, glashell durchsichtig und mit spitz ausgezogenen Fortsätzen be-

deckt (Fig. 188). Larven mit derartigen Schalen sind, bevor ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Arten von Lamelliariiden nachgewiesen war, als „*Echinospira*“ beschrieben worden. Nach SIMROTH hat die *Lamellaria*-Larve einen eigentümlichen, schwanzartigen Fortsatz ihres Weichkörpers. Ein gelatinöser Überzug über die endgültige Schale, der sich bei den Larven von *Velutina* findet (LEBOUR 1933) ist wohl der Larvenschale von *Lamellaria* homolog. Den Larvenschalen der *Cypræidae* fehlen die Kanten und Fortsätze der Lamelliariiden-*Echinospira*; sie sind glatt (Fig. 189). Bei den *Trivia*-Arten wird die Larvenschale vor der Metamorphose resorbiert oder schrumpft zusammen, bei *Erato voluta* hingegen abgeworfen (LEBOUR 1933).

Alle Larvenschalen sind zunächst aus organischer Substanz („Konchin“) vorgeformt. Vermutlich tritt bei planktonisch lebenden Larven eine Kalkabscheidung nicht oder nur in geringem Umfange ein. Über die Art und den Zeitpunkt der Kalkabscheidung liegen bisher bei Prosobranchierlarven Untersuchungen nicht vor.

Die Schale der Embryonen von *Viviparus viviparus* (nicht von *Viviparus fasciatus*!) ist besonders gekennzeichnet durch 3 Reihen langer Periostracum-„Haare“, die in fingerförmigen Fortsätzen des Mantelrandes entstehen (LEYDIG 1850, KESSEL 1933).

3. Ein $\pm$ langer Abschnitt der Larvenentwicklung vollzieht sich innerhalb der Gelege. Die hierbei obwaltenden physiologischen Bedingungen sind recht entwickelter Art, wie vor allem die Untersuchung HERTLINGS (1928) über das Laichleben

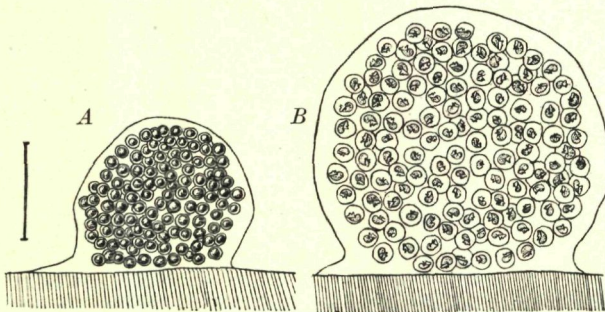


Fig. 190. *Lacuna divaricata*; Querschnitt durch eine frisch abgelegte (A) und durch eine ältere, gequollene (B) Laichschnur; Maßstab 1 mm. — Nach HERTLING.

der *Lacuna divaricata* dargetan hat. Die Embryonen liegen hier, wie oben bereits geschildert wurde (S. IX. b 164), innerhalb einer im Meerwasser stark quellbaren Gallerte (vgl. Fig. 190), wobei jedes einzelne Tier für sich noch von einer Hüllmembran umgeben ist, die eine (vermutlich eiweißhaltige) Flüssigkeit enthält. Innerhalb dieser Flüssigkeit furcht sich das befruchtete Ei, bildet sich der Keim mit seinen Schichten, entwickelt und bewegt sich der Embryo. Anfänglich sind Ei bzw. Keim auch noch von einer zarten primären Eihülle, einer Dotterhaut, umgeben, die jedoch offenbar von untergeordneter Bedeutung ist. Wichtig ist die Feststellung, daß unter normalen Umständen die Hüllmembran, während die Embryonen heranwachsen, zunehmend so gedehnt wird, daß ihr Durchmesser gegen Ende des Laichlebens sich verdoppelt hat. Infolge der Dehnung wird die Hüllmembran zunehmend dünner, schließlich kann sie von den lebhaft sich bewegenden Veligerlarven leicht gesprengt werden. Umfangreiche Versuchsreihen HERTLINGS haben dartun können, daß der Dehnungsvorgang durch eine Erhöhung des osmotischen Druckes innerhalb der Hüllmembran, d. h. in der zwischen Embryo und Membran befindlichen Kolloidlösung, zustandekommt. Unter normalen Umständen hält die Druckerhöhung und damit die Dehnung der Membran in ganz bestimmter Weise mit der Entwicklung des Embryos Schritt, so daß nicht nur die Membran im rechten Augenblick „sprungreif“ wird, sondern auch zum gleichen Zeitpunkt der Embryo selbst dem Meerwasser homoio-osmotisch geworden ist. Die osmoregulatorische Rolle fällt hierbei der Hüllmembran zu, deren Quellung und Permeabilität von mannigfachen Faktoren abhängt; sie arbeitet normal, solange sie außen von Meerwasser umspült ist und innen vom lebenden Embryo bestimmte chemische Wirkungen (CO_2 -Gefälle?) ausgehen. Abnorme Beeinflussungen der Hüllmembran im Experiment, z. B. durch bestimmte Salzlösungen, führen zu Störungen der Osmoregulation und damit zu Störungen des Dehnungsvorganges und der Embryonalentwicklung. Auch das richtige Tempo der Quellung der Laichgallerte, die wohl im wesentlichen die Bedeutung hat, die Eier vor dem Zerstreutwerden zu schützen, wird durch die Salzkombination des Meerwassers gewährleistet; unter experimentellen Bedingungen verläuft sie in verschiedener Weise abweichend, unter normalen so, daß der schlüpfende Veliger die Gallerthülle leicht durchwandern kann.

Ein Hinweis darauf, daß sich bei *Valvata piscinalis* an der Hüllmembran ganz ähnliche Dehnungsvorgänge abspielen wie bei *Lacuna divaricata*, findet sich bei NEKRASSOW (1928); man vergleiche ferner Fig. 151 B mit 151 C.

Eine ganz andere Rolle als bei *Lacuna divaricata* spielt die Eihülle bei *L. pallidula* und *Littorina obtusata*, zwei in vielen Punkten einander sehr ähnlichen Arten. Während die Kolloidlösung und Hüllmembran bei *L. divaricata* eine osmoregulatorische Rolle spielt und der Embryo seine Ernährung aus seinem Dottervorrat bestreitet, liegen bei *L. pallidula* und *Littorina obtusata* zwischen Embryo und Hüllmembran Nährmassen, die von der Larve im Laufe ihrer Entwicklung nachweislich aufgezehrt werden. Eine Dehnung der Hüllmembran findet hier nicht oder nur in sehr geringem Umfange statt; nach Aufzehrung der Nährmassen befinden sich die jungen Schnecken bereits in dem von außen eindringenden Meerwasser und befreien sich schließlich mit Hilfe ihrer Radula aus der Hüllmembran.

Die Unterschiede in der Physiologie des Laichlebens bei *Lacuna divaricata* einerseits, *L. pallidula* und *Littorina obtusata* andererseits stehen in deutlichen Beziehungen zu dem Entwicklungsgrad, der innerhalb der Eihülle erreicht wird: *L. divaricata* schlüpft als Veliger, der alsdann planktonisch wird; *L. pallidula* und *Littorina obtusata* schlüpfen als fertige Schnecken, nachdem sie ein nur unvollkommenes Veligerstadium im Gelege durchgemacht haben, und heften sich sofort auf den Tangen ihres Geburtsortes mit dem Fuße fest.

Auch bei *Littorina littorea* dehnt sich nach Messungen LINKES (1933) im Laufe der Entwicklung die Hüllmembran, erreicht jedoch nie das Doppelte des ursprünglichen Durchmessers. Es ist also zu vermuten, daß die Eiweißhülle hier eine ähnliche Rolle spielt wie bei *Lacuna divaricata*; nur scheint sie außerdem noch als Nahrungsmaterial zu dienen. Sie ist — im Gegensatz zu *L. divaricata* — von gallertiger Konsistenz und wird vom Embryo in dessen unmittelbarer Umgebung verflüssigt. Die Larven schlüpfen als Veliger und leben eine Zeitlang planktonisch.

Die Untersuchung des Brutraumes von *Littorina saxatilis* hat gezeigt (LINKE 1933), daß hier die Verhältnisse ganz ähnlich liegen wie bei *L. obtusata*, nur daß diese Schnecke sozusagen in ihren eigenen Brutraum hinein „laicht“ und die Ausbildung einer Gallerthülle überflüssig geworden ist. Der mütterliche Körper spielt keine Rolle bei der Ernährung (vgl. auch oben S. IX. b 180): die Embryonen nehmen vielmehr die innerhalb ihrer Hüllmembran vorhandene Eiweißmasse in sich auf, deren schrittweise Verflüssigung verfolgt werden kann.

4. Nährtierbildung. — Eine besondere Form der Larverernährung innerhalb des Laiches findet sich bei vielen Stenoglossen und bei *Lunatia catena* (vielleicht auch bei anderen *Naticidae*). Die gemeinsam in einer Kapsel abgelegten Eier haben ein verschiedenes Schicksal: Einige wenige entwickeln sich zu Larven, die übrigen dienen den heranwachsenden Embryonen während ihres Aufenthaltes in der Kapsel zur Nahrung und werden daher als Nahrungs- oder Nährtier bezeichnet. Durch die Untersuchungen PORTMANNs (1925, 1927) sind die Verhältnisse bei *Buccinum* und *Nucella* näher bekannt geworden.

Der Kapselkokon von *Buccinum* enthält im Durchschnitt etwa 1000 Eizellen (Schwankungen von 50 bis 2000!), von denen etwa 10, gelegentlich auch weniger, zu reifen Larven werden, während alle anderen als Nährtier dienen. Die Nährtier sind dabei offenbar für ihre Rolle von vornherein determiniert: sie furchen sich nicht, sondern behalten ihre ursprüngliche, runde Form bei und werden in diesem Zustand gefressen, wenn aus den übrigen Eizellen Veligerlarven eines bestimmten Stadiums geworden sind. Außer den Nährtieren liegen zu Beginn etwa 30 Eizellen vor, die mit einer normalen Entwicklung beginnen; aber auch von diesen gehen noch einige zugrunde, bevor sie Nahrung haben aufnehmen können und vermehren so noch die zur Verfügung stehende Nährsubstanz.

Die wachsenden Embryonen zehren zunächst von ihrem eigenen Dottervorrat. Mit dem zuerst gebildeten Mitteldarm tritt der Enddarm und dann der Vorderdarm in Verbindung. Mund und Schlund erweitern sich zu einem Trichter, und jetzt beginnen die Larven zu fressen, so lange, bis sämtliche Nährtier der Kapsel aufgenommen sind. Im Durchschnitt kommen auf eine Larve rund 100 Nährtier, die unzerteilt verschlungen und im Mitteldarm zunächst gespeichert werden. Das Endergebnis der Nährtieraufnahme zeigt Fig. 191: Der Mitteldarm ist prall mit Nährtieren gefüllt und zu einem förmlichen „Dottersack“ geworden; die Differenzierung der übrigen Organe im Eingeweidesack wird dadurch deutlich gehemmt, der Enddarm gelegentlich sogar aus der Schale herausgedrängt.

Nach der Nährtieraufnahme wird der Vorderdarm wieder zu einem engen Rohr; im Mitteldarm beginnt der Abbau des gefressenen Materials, vom Rande nach innen vorschreitend; die Resorption findet vermutlich im Enddarm statt, der während dieser Zeit einen stark erweiterten Abschnitt („Enddarmblase“, Fig. 191, Ed) aufweist. Erst wenn der Abbau der Nährsubstanzen weit vorgeschritten ist, beginnt die Differenzierung der Mitteldarmdrüse; Niere und Herz, deren Aufgabe bisher durch larvale Organe vertretensweise erfüllt wurde, erfahren ihre endgültige Ausbildung. Das Velum wird rückgebildet, und als kriechende Tiere mit den drei ersten Windungen verlassen die jungen Wellhornschnecken die Kapsel durch die präformierte Öffnung.

Der Kapselkokon von *Nucella* enthält 400 bis 600 Eizellen, von denen etwa 35 zu Larven werden. Auch hier sind die Nöhreier für ihr Schicksal determiniert; im Gegensatz zu *Buccinum* verfallen sie aber, ohne Richtungskörper gebildet zu haben, infolge eines atypischen Furchungsvorganges zu einem unregelmäßigen Häufchen kleiner Kugeln von Zellmaterial und häufen sich schließlich im Innern der Kapsel zu einem zusammenhängenden Klumpen an. Hier werden die Nöhreier von den heranwachsenden, Larven aufgenommen (Fig. 192). Die Larvenentwicklung unterscheidet sich von der der Wellhornschnecke vor allem dadurch, daß die Organdifferenzierung, die bei *Buccinum* wenigstens im Kopf Fuß weitergeführt wurde, bei den *Nucella*-Larven völlig stillsteht, solange Nöhreier aufgenommen werden, so daß die Larven in diesem Stadium formlosen, nur mit einem Schlund und einem sehr kurzen Enddarm versehenen, mit Dotter vollgestopften Säcken gleichen. Erst nach Aufnahme des ganzen Nährmaterials setzt die weitere Entwicklung ein; es entsteht ein Veliger und schließlich eine junge Schnecke, die die Kapsel kriechend verläßt. Von dem Gesamtverlauf der Larvenentwicklung hat bereits SELENKA (1872) eine muster-gültige Beschreibung geliefert; den Untersuchungen PORTMANNs sind die näheren Einzelheiten zu verdanken.

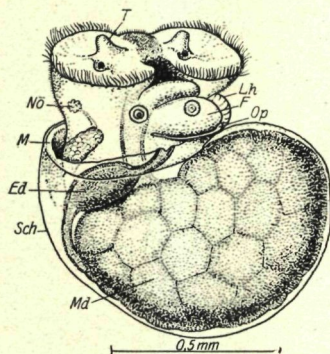


Fig. 191.

Buccinum undatum: Veliger aus einem Kokon zur Zeit der Nöhreieraufnahme.

Ed Enddarm, F Fuß, Lh Larvenherz, M Mantel, Md Mitteldarm, Nö „Öffnung der Larvenkammer“ (vgl. dazu S. IX. b 189, Fußnote), Op Operculum, Sch Schale, T Tentakel.

Nach PORTMANN.

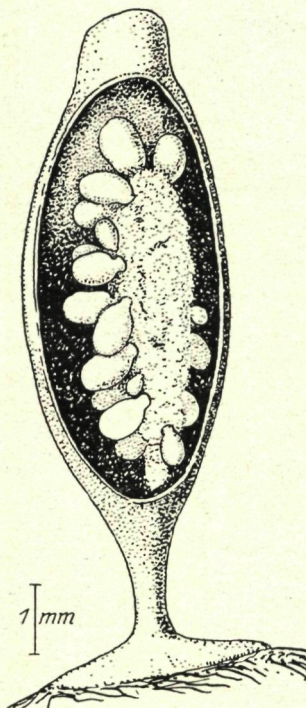


Fig. 192.

Nucella lapillus:

Kapselkokon, aufgeschnitten gedacht, um zu zeigen, wie im Innern die Larven an der Nöhreiermasse weiden.

Nach PORTMANN.

Außer bei anderen Stenoglossen (*Murex*, *Neptunea*) kommt Nöhreierbildung, nach den Feststellungen ANKELS (1930), auch bei *Lunatia catena* vor. Doch ist hier vorläufig nur so viel bekannt, daß sich in den Eihöhlen des Laichbandes neben normal entwickelten Embryonen Eizellen finden, die eine atypische Furchung durchmachen und offenbar von den heranwachsenden Larven gefressen werden. In jeder Eihöhle kommen auf etwa 50 abgelegte Eier 3 bis 4 Embryonen, die übrigen werden zu Nöhreiern (Fig. 193). Möglicherweise hängt mit der besonderen Ernährungsart der Larven die lange Dauer des Laichlebens zusammen, das nach einer von JEFFREYS übermittelten Angabe BOURCHARD-CHANTEREAUX' bis zu 2 mon währen soll. Ob auch andere *Naticidae* Nöhreierbildung zeigen, ist noch nicht bekannt.

Bei *Theodoxus fluviatilis* finden sich nach BLOCHMANN (1881) in einem Kokon 70 bis 90 Eizellen, von denen nach CLAPAREDE nur ein einziger Embryo zur Ausbildung gelangt. Auch hier liegt also offenbar Nöhreierbildung vor, über deren Verlauf noch nichts Näheres bekannt ist. *Zippora membranacea* soll ebenfalls Nöhreierbildung zeigen; aus den Gelegen schlüpfen kriechende junge Schnecken in geringer Zahl, keine Veliger (LEBOUR 1933).

Die wichtige Frage, auf welchem Wege die Nöhreier von vornherein ihrer zukünftigen Rolle zugewiesen werden, ist noch nicht befriedigend beantwortet. PORTMANN hat sie für *Buccinum* zu lösen versucht (1927). Er konnte zeigen, daß sich in den Nöhreiern verwickelte Vorgänge abspielen, die in der Bildung von Teilkernen und schließlich in deren Auflösung gipfeln. Nach der Deutung PORTMANNs ist die Ursache dieser Ereignisse im Eindringen eines atypischen Spermiums zu suchen, das schließlich mit

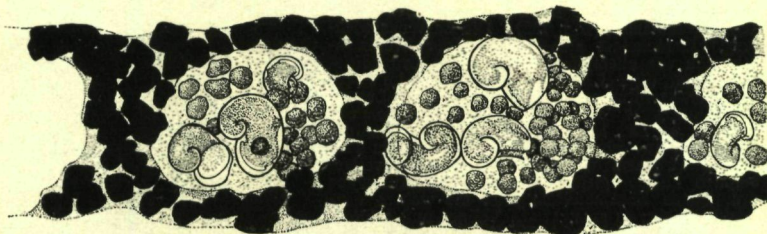


Fig. 193. *Lunatia catena*; Teil eines Querschnitts durch ein Laichband; Sandkörner schwarz; 9:1. — Nach ANKEL

dem Eikern verschmelzen („atypische Befruchtung“) und dessen Zerfall herbeiführen soll. Auch bei *Nucella* und *Murex* werden entsprechende Vorgänge vermutet. Doch ist hier einzuwenden, daß das Eindringen eines atypischen Spermiums bei *Buccinum* nicht beobachtet, sondern nur erschlossen ist und daß es Arten gibt, die Spermien-dimorphismus und keine Nöhreierbildung (*Nassidae*) oder Nöhreierbildung und keine atypischen Spermien (*Naticidae*) aufweisen. Hier sind also weitere Untersuchungen vonnöten, um vertiefte Einsicht in die Zusammenhänge zu schaffen.

Veligerlarven, die ein pelagisches Dasein durchmachen, nehmen während dieser Zeit feine Planktonten, wohl hauptsächlich Diatomeen (LEBOUR 1933), als Nahrung auf. Wie dies geschieht, ob eine bestimmte Nahrung notwendig ist, von welchen Bedingungen der normale Ablauf des Larvenlebens und der Eintritt der Metamorphose abhängt und viele andere Fragen sind noch unbeantwortet. Es ist im einzelnen auch nicht bekannt, was bei der Metamorphose mit den Larvenorganen geschieht, ob sie resorbiert oder vielleicht auch z. T. abgeworfen werden. Die Dauer des freischwimmenden Veligerlebens ist oft erheblich und beträgt z. B. bei *Nassa reticulata* und *N. incrassata* mindestens 2 mon.

Die meisten Veligerlarven von Prosobranchiern scheinen, jedenfalls in einem bestimmten Zustand, positiv phototaktisch zu sein. Angaben über eine solche Reaktion liegen vor für *Nassa reticulata*, *Nucella lapillus*, *Trivia arctica*, *Littorina littorea*, *Capulus* (PELSENEER 1911, OEHNER 1914).

5. Unsere Kenntnisse über den Zeitabschnitt zwischen der Metamorphose und der Geschlechtsreife sind noch gering, und es ist bisher auch erst bei wenigen Formen bekannt geworden, in welchem Alter sie geschlechtsreif werden. Nach Untersuchungen ORTONs (1928) an *Patella* scheinen bei diesem Genus bereits Tiere im Alter von 6 mon geschlechtsreif zu werden. Nach PELSENEER erreichen die Jungen von *Littorina littorea* die Fortpflanzungsfähigkeit in einem Jahr, das ♀ hat dann eine Schalenhöhe von 8, das ♂ von 13 mm. Es ist anzunehmen, daß bei den meisten Arten die Geschlechtsreife spätestens ein Jahr nach der Entstehung des Jungtieres erreicht wird (*Haliotis* — nicht im Gebiet — benötigt allerdings 3 Jahre!); aber genaue Daten wären natürlich sehr erwünscht.

6. Auch über die Lebensdauer der Prosobranchier sind wir nur ungenügend unterrichtet. Die *Lacuna*-Arten scheinen einjährig zu sein, d. h. in einem Jahr fortpflanzungsfähig zu werden und nach der Fortpflanzung zu sterben (VAN BENTHEM JUTTING). Vermutlich gilt das auch für eine Reihe anderer Arten; die meisten erleben aber wohl mehrere, ja unter Umständen zahlreiche Fortpflanzungsperioden. Für *Theodoxus* wird ein Höchstalter von 5, für *Viviparus* von 10 (nach an-

deren Angaben von nur 4) und für eine japanische *Acmaea*-Art (*Acmaea dorsuosa* nach ABE) sogar von 17 Jahren angegeben. Bei SIMROTH findet sich die Angabe WATERS', daß eine *Littorina littorea*, die als zehnjährig geschätzt wurde (nach welchen Merkmalen?) im Aquarium noch weitere 10 Jahre gelebt hat.

Über den Vorgang des natürlichen Alterns ist allein die Mitteilung SZABÓS (1932) bekannt geworden, wonach in den Ganglienzellen von *Viviparus viviparus* im Alter eine Vermehrung der Lipoidsubstanzen und des Pigmentes festzustellen ist.

Altersfeststellungen finden den natürlichen Anhaltspunkt, daß die Schale bei vielen Arten während eines großen Teiles des Lebens wächst; aus Größe und Windungszahl kann daher, wenn genügende Beobachtungen an einem bestimmten Fundort vorliegen, mit hinreichender Sicherheit auf das Alter geschlossen werden (Fig. 194). Doch sind

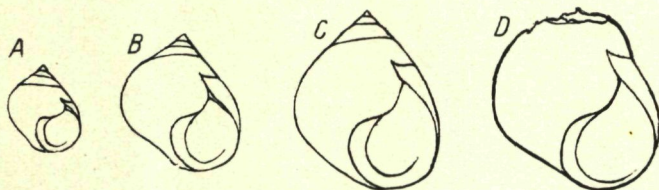


Fig. 194. *Littorina littorea*; Tiere aus salzreichen Teilen der Zuiderzee. Größe der Schale im ersten (A), zweiten (B), dritten (C) und vierten (D) Lebenswinter; etwa nat. Gr. — Umrißzeichnung nach einer Autotypie in HAVINGA.

unsere Kenntnisse über die Bauperioden und über die Baugeschwindigkeiten der Schale noch gering. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei Arten, die im Schalenbau schon äußerlich eine rhythmische Lieferung von Material erkennen lassen (*Scalidae*, *Muricidae*), diese Bauperioden irgendwie in bestimmter Weise dem Jahreszyklus (vielleicht auch dem Geschlechtszyklus) eingeordnet sind; aber bekannt ist darüber so gut wie nichts. Hingewiesen sei nur auf die Arbeit ABES (1932), der bei einer japanischen *Acmaea* regelrechte „Jahresringe“ festgestellt haben will. Es ist einleuchtend, daß die Geschwindigkeit des Schalenwachstums außer von artspezifischen Faktoren auch von den Umweltbedingungen abhängig ist. So hat ORTON (1928) gezeigt, daß bei *Patella* im Jahre 1912 einjährige Stücke eine Schalenlänge von 26 bis 35 mm aufwiesen, 1913 aber von 11 bis 27 mm, was offenbar mit den in beiden Jahren verschiedenen klimatischen Bedingungen in Zusammenhang steht. Die relativen Gewichts- und Wachstumsbeziehungen bei *Littorina littorea* mathematisch zu erfassen, haben C. & S. GREEN (1932) unternommen.

Die von HAVINGA (1929) mitgeteilten Maße von Littorinen und Wellhornschnellen seien hier wiedergegeben, da sie, wenn auch nicht genau für alle Fundorte zutreffend, immerhin Anhaltspunkte geben können. Danach waren Littorinen, die im nördlichen Teil der Zuiderzee auf *Zostera* lebten, im ersten Winter 7 bis 8 mm groß, im zweiten 12 mm, im dritten 15 bis 17 mm, im vierten 15 bis 20 mm. In salzreicheren Teilen erreichten die Strandschnecken im ersten Winter bereits eine Höhe von 10 mm, im zweiten von 15 bis 16 mm, im dritten von 18 mm; auch hier findet sich also eine deutliche Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von den Bedingungen des Biotops. Als maximale Schalenhöhe ist 30 mm beobachtet worden.

Junge Wellhornschnecken weisen beim Verlassen des Kokons eine Höhe von 3 mm auf, wachsen bis zum VIII./IX. des gleichen Jahres auf 10 bis 13 mm Schalenhöhe heran, sind im ersten Winter 16 mm, im zweiten 30 mm, im dritten 40 bis 45 mm, im vierten 55 mm hoch. Tiere von 50 bis 70 mm Schalenhöhe sind demnach mindestens 4 Jahre alt. Am schnellsten scheinen die Wellhornschnecken in Flußmündungen in unmittelbarer Nähe des Meeres zu wachsen. Als maximale Schalenhöhe werden 120 mm angegeben. In der Ostsee bleiben die Schalen, wie schon erwähnt, klein und dünn-schalig.

Bei einigen Arten, vielleicht sogar bei vielen, kommt das Wachstum der Schale in einem gewissen Alter zu endgültigem Abschluß; man kann dann von einer „Altersschale“ sprechen²¹. Bei *Aporrhais* ist die Altersschale gekennzeichnet durch die Ausbildung des „Pelikanfußes“, der jüngeren Tieren noch fehlt (Fig. 195). Eine Fortsetzung des Schalenbaues im Anschluß an dieses Stadium wäre nicht ohne umfangreiche Resorptionen am äußeren Mündungsrande denkbar, für die keinerlei Anzeichen vorliegen.

Eigenartig ist auch das Verhalten der *Cypraeidae*. Bei den *Trivia*-Arten ist die Altersschale völlig involut; von den älteren Windungen ist nichts mehr zu sehen, weil die jüngste sie überdeckt. Ferner ist der Mündungsrand nach innen gezogen und verdickt, die Mündung selbst zu einem schmalen Spalt verengt (Fig. 50). Im Gegensatz dazu lassen jüngere Schalen am Apex die

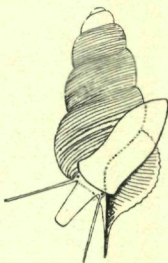


Fig. 195.

Aporrhais pes pelecani: Jungtier, 1 mon. alt. Man beachte die Form der Mündung und die Embryonal-schale am Apex.

Nach M. V. LEBOUR.

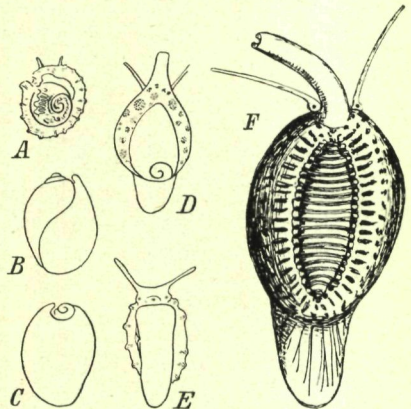


Fig. 196.

Trivia monacha: A Tier kurz nach der Metamorphose; B, C Schalen junger Tiere in zwei Ansichten; D, E junge Tiere an *Diplosoma* kriechend (Schale 3.5 mm lang); F erwachsenes Tier, kriechend, etwa 5:1; vgl. Fig. 50. — Nach LEBOUR.

früheren Windungen erkennen, sind also nur konvolut; ferner zeigen sie eine weite Mündung und einen dünnen, scharfkantigen, nach außen vorstehenden Mündungsrand, so daß die ganze Schale der mancher Opisthobranchier (z. B. der von *Utriculus*) ähnlich sieht (Fig. 196).

Auch bei *Buccinum* wird nach TULLBERG (1882) der Abschluß des Schalenwachstums durch eine charakteristische Bildung, eine Verdickung der Außenlippe, gekennzeichnet; und ähnliche Merkmale der Altersschale werden sich vermutlich bei vielen anderen Arten finden lassen.

Auf das Alter der Schnecke lassen die Abschlußbildungen der Schale nicht mit völliger Sicherheit schließen, weil sie offenbar, je nach den äußeren Umständen, zu sehr verschiedenen Zeiten einsetzen können; bei *Aporrhais* z. B. finden sich „Pelikanfüße“ mit sehr verschiedener Windungszahl.

Zur deutlichen Kennzeichnung der Bildungsperioden des Gehäuses wird es sich empfehlen, außer von einer Embryonal- und einer Altersschale von einer „Wachstumschale“ zu sprechen.

Ältere Umgänge der Gehäuse werden häufig in dem Maße, in dem sich der Weichkörper aus ihnen zurückzieht, von der „dritten Schicht“ (s. oben, S. IX. b 8, 9) aus-

²¹ Herr Dr. E. KESSEL hat meine Aufmerksamkeit auf diese bemerkenswerte Erscheinung gelenkt; seine Schalenstudien ließen ihn erneut bei verschiedenen Arten die Altersschale feststellen, über die in der älteren Literatur nur verstreute Angaben vorliegen. Ich danke Herrn Dr. KESSEL auch an dieser Stelle dafür, daß er mich eingehend über die Literatur und über seine eigenen Feststellungen unterrichtet hat.

gefüllt und erhalten dadurch eine größere Widerstandsfähigkeit. In anderen Fällen muß angenommen werden, daß bereits gebildete Schalentteile wieder zur Resorption gelangen. Sicher ist das z. B. bei (der im Gebiet nicht vorkommenden) *Murex brandaris*, bei der jedesmal die Stacheln der unteren Stachelreihe resorbiert werden müssen, wenn ihr Fußpunkt vom weiter vordringenden Mündungsrand erreicht wird. Auch bei der Entstehung des apikalen Schalenloches aus dem Schalenschlitz (Fig. 197) müssen außer Wachstums- wohl ebenfalls Resorptionsvorgänge angenommen werden.

7. Widrigen Umweltsbedingungen gegenüber legen manche Prosobranchier eine oft erhebliche Zähigkeit an den Tag. Dabei spielt die Mög-

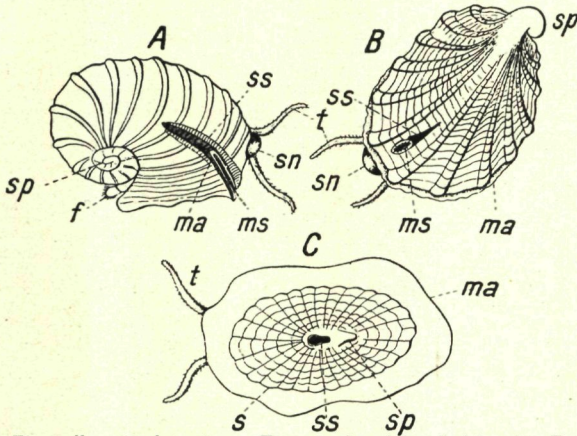


Fig. 197. *Fissurella reticulata*; junge Tiere in 3 aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien, die die allmähliche Verlagerung des Mantel- und Schalenschlitzes und das schrittweise Verschwinden der Asymmetrie zeigen.

Tier A ist stark, B weniger, C am geringsten vergrößert.

f Epipodialtentakel, ma Mantel, ms Mantelschlitz, sn Schnauze, sp Schalen Spitze (Embryonalschale), ss Schalenschlitz, t Fühler. — Nach BOUTAN aus KORSCHOLT & HEIDER.

lichkeit eine hervorragende Rolle, mit Hilfe des Operkulum die Schale dicht zu verschließen. In geschlossenem Zustand überdauern so vor allem *Littorina littorea* und *L. saxatilis* Zeiten allzu großer Trockenheit und Sonneneinstrahlung bei Niedrigwasser, wobei sie sich zugleich mit einem kleinen, aus erstarrtem Sekret bestehenden Häutchen an die Unterlage festzukleben pflegen. Geschlossen überstehen sie auch größere Transporte und eine längere Aufbewahrung, so daß sie sich aus diesem Grunde als Futter für binnenländische Seaquarien und zu Demonstrationszwecken besonders eignen. SIMROTH gibt eine Angabe PIZONS wieder, nach der eine *Littorina* (welche Art?) ein Jahr im Trocknen ausgehalten hat. Auch gegen Kälte scheint bei manchen Arten eine erhebliche Widerstandsfähigkeit vorzuliegen. WILLCOX beobachtete eine *Patella*, die im Eise eingeschlossen war und sich beim Auftauen wieder erholte, und ähnliches wird von *Viviparus* berichtet. Bemerkenswert ist die von BROCK (1936) mitgeteilte Beobachtung, über die ihm an der Biologischen Anstalt Helgoland berichtet wurde: Tiere von *Buccinum* zeigen gelegentlich noch Merkmale des Lebens am Fuß, wenn der Eingeweidessack bereits in Fäulnis überzugehen beginnt.

Widerstandsfähigkeit gegenüber Umweltbedingungen verschiedenster Art hängt freilich deutlich von artspezifischen Faktoren ab. Als

Beispiel sei nur erwähnt, daß *Littorina littorea* in binnenländischen Aquarien jahrelang gehalten werden kann, daß aber Tiere der beiden anderen *Littorina*-Arten stets nach kurzer Zeit eingehen. Empfindlich sind nach meinen Erfahrungen auch die Helgoländer *Lacuna*-Arten und *Gibbula cinerea*.

Experimentelle Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit von Littorinen gegen Temperaturerhöhung, gegen Änderungen des p_H und des Salzgehaltes hat MANIGAULT (1932) angestellt.

8. Über die Entwicklungsphysiologie der Prosobranchier liegen nur verhältnismäßig wenige Arbeiten vor, obwohl sich in dieser Gruppe bei einiger Prüfung sicher sehr geeignetes Material, auch für Demonstrationen im Unterricht, ausfindig machen ließe.

Künstliche Befruchtung wird bei allen Formen, die normalerweise ihre Geschlechtsprodukte ins Meerwasser ausstoßen, ohne besondere Schwierigkeiten gelingen. Sie ist bei *Patella* (PATTEN) und *Helcion* (HERTLING; briefl. Mittell.) ausgeführt worden. Über eine künstliche heterogene Befruchtung zwischen einem Wurm und einem Prosobranchier berichtet LABBE: Eizellen des Nemertinen *Lineus longissimus* wurden durch Spermien von *Patella vulgata* besamt und entwickelten sich bis zum 6. Stadium. LOEB führte bei einer *Acmaea*-Art durch Zusatz von KCl oder $NaCl$ zum Seewasser künstliche Parthenogenese herbei und erzielte Larven. — Natürliche Parthenogenese liegt bei *Hydrobia jenkinsi* vor. Nach Untersuchungen meines Schülers A. RHEIN (1935) wird nur ein einziger Richtungskörper gebildet, wobei die diploide Chromosomenzahl ($2n = 22$) erhalten bleibt. Es liegt also diploide (somatische) Parthenogenese vor, über deren Besonderheiten im einzelnen die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. — Außer der klassischen Untersuchung E. B. WILSONS (1904) an *Patella* liegen bisher keine entwicklungsphysiologischen Untersuchungen über die Furchung der Prosobranchier vor.

Besondere Beachtung verdient die Erscheinung des Situs inversus, d. h. das Auftreten von Tieren, die sich nach Windungsrichtung und Organanordnung spiegelbildlich zur rechtsgewundenen Form verhalten. Die Erscheinung kann artspezifisch sein oder als individuelle Variation bei sonst normalerweise rechts gewundenen Arten vorkommen. In beiden Fällen ist sie bedingt durch einen inversen Ablauf der Furchung: Die 4 ersten Mikromeren werden dann z. B. nicht im Sinne des Uhrzeigers, sondern im Gegensinne von den Makromeren abgeschnürt u. s. f. (Lit. s. bei PELSENER 1920 und SCHLEIP 1929). Als artspezifische Erscheinung findet sich Situs inversus unter den Arten des Gebietes bei *Triphora perversa*. Als individuelle Variation ist er gefunden worden bei *Littorina littorea*, bei *L. saxatilis*, *Nucella lapillus*, *Neptunea antiqua* und *Buccinum undatum* (vgl. W. LUDWIG 1932).

Über die Entwicklungsphysiologie der Larven hat HERTLING (1928, 1931) an den beiden *Lacuna*-Arten und an *Littorina obtusata* Untersuchungen angestellt, über deren Ergebnis zum Teil bereits oben (S. IX, b 191) berichtet wurde. Es hat sich, in erster Linie an *Lacuna divaricata*, feststellen lassen, daß schon geringe Änderungen im chemisch-physikalischen Milieu der Larve zu Störungen führen, die sich, wenigstens bei oberflächlicher Betrachtung, ziemlich einheitlich äußern: Die Veligerlarven machen einen aufgetriebenen Eindruck; häufig ist ein birnförmiger Umriss; es entstehen Trochophora-ähnliche Bildungen; die Herstellung des für *L. divaricata*-Larven typischen roten Pigmentes unterbleibt; Offenbar sind zahlreiche Faktoren (Salze, Temperatur u. a.) imstande, die im normalen Zustande vorhandene Schutzfunktion der Plasmaoberfläche gegen Quellungen und Füllungen im Innern der Zellen aufzuheben.

Besonders eingehend hat HERTLING (1931) die Bedingungen der Schalenbildung bei den Veligern untersucht. Auch hier führen sehr verschiedene Beeinflussungen zu weitgehend ähnlichen Erfolgen: Außer den schon genannten „Trochophora“-Larven, die überhaupt keine Schale bilden, entstehen in vielen Fällen Veligerlarven, die bei normaler oder fast normaler Form des Weichkörpers nur eine kutikuläre, häutige Schale („Blasenschale“) aufweisen, in der Kalk überhaupt nicht oder nur in ganz geringfügiger Menge zur Abscheidung kommt. Es ergab sich insgesamt, daß die Schalen-

bildung sehr leicht gestört werden kann und auch im Freien nur nach der Regel verläuft, wenn sie sich in Meerwasser von normaler Zusammensetzung, von einem dem Herkunftsort der Eier entsprechenden Salzgehalt und einer nicht zu hohen Temperatur abspielen kann. Bei der Prüfung einzelner Salze ergaben sich gewisse Parallelen mit dem Verhalten von Echinodermenlarven unter gleichen Umständen.

9. Die Prosobranchier vermögen sowohl Teile ihres Weichkörpers nach erlittenen Verletzungen in bestimmten Grenzen zu regenerieren als auch Beschädigungen ihrer Schale in gewissem Umfang zu reparieren, zwei Fähigkeiten, die nicht ohne weiteres gleichgesetzt werden dürfen.

Regeneration verlorener Teile ist vor allem bei den Tentakeln beobachtet worden und schließt hier nach den Beobachtungen PELSENEERS an *Nucella* und *Nassa*, POWERS an *Murex* und TECHOWS (1911) an *Viviparus* auch die Augen ein. Die in der älteren Literatur vorliegende Behauptung, daß ganze Köpfe regeneriert werden könnten, ist bereits durch SCHWEIGER (1820) und CARRIÈRE (1880) widerlegt worden. Über die histologischen Vorgänge bei der Fühler- und Augenregeneration muß die Originalliteratur (TECHOW 1911, HANKÓ 1914) eingesehen werden.

In umfassenden Versuchen hat HANKÓ (1914) die Regenerationsfähigkeit von *Nassa mutabilis* untersucht; — es ist anzunehmen, daß sich das Verhalten dieser Mittelmeerform von dem unserer *Nassa*-Arten nicht wesentlich unterscheidet. Das bei *N. mutabilis* nachgewiesene Regenerationsvermögen hat erheblichen Umfang. Regeneriert wurden nicht nur die Fühler mit den Augen, sondern auch die Endfäden des Metapodiums, größere Teile des Meta- und des Propodiums, ja sogar, wenn für die Ernährung der hilflosen Schnecke gesorgt wurde, der ganze Fuß (in einer Zeit von 3 bis 4 Wochen). Ferner wurden regeneriert: der die beiden Fühler miteinander verbindende Stirnlappen, der Siphon und der das Operculum bildende Teil des Metapodiums. Die Regeneration des Rüssels kommt zwar in Gang, kann aber nicht zu Ende geführt werden, weil das Tier Hungers stirbt. Die Beobachtung PELSENEERS, wonach jüngere Tiere rascher regenerieren als alte, konnte nicht bestätigt werden; die Regenerationsgeschwindigkeit erwies sich bei jungen und bei alten Tieren unter entsprechenden Umständen als gleich, zeigte aber eine Zunahme nach wiederholten Amputationen.

Bemerkenswert ist, daß es HANKÓ gelungen ist, durch künstliche Spaltung des Regenerationskegels Gabelbildungen an Tentakeln, Pro- und Metapodiumfortsätzen und sogar am Siphon hervorzurufen. Das wirft Licht auf die vielfach unter natürlichen Bedingungen bei Prosobranchiern anzutreffenden Doppel- und Dreifachbildungen an Tentakeln (Fig. 198) und anderen Körperteilsfortsätzen (Fig. 199), die demnach sicher der Wirkung umgeleiteter Regenerationspotenzen zuzuschreiben sind. Angaben über solche „Superregenerate“ oder „Bruchdreifachbildungen“ liegen vor für *Patella* (Fühler und Auge; Fig. 198), *Buccinum*, *Lunatia*, *Littorina littorea*, *Nassa reticulata*, und betreffen verständlicherweise in erster Linie die Tentakel und sonstige Körperteilsfortsätze, die im Freileben leicht Verletzungen ausgesetzt sind oder durch Form und Beweglichkeit Fische zum Zuschlagen reizen (Fig. 199). Eine reiche Zahl der verschiedensten Fälle hat PELSENEER zusammengestellt (1919).

Regeneriert wird auch das Operculum; d. h.: es wird im einfachsten Falle, wenn es entfernt worden war, von den unter ihm gelegenen, die Operkularsubstanz liefernden Zellen wieder von neuem abgeschieden. Eine Regeneration oder Vermehrung dieser Zellen wird dabei wohl stets stattfinden, doch kann bei entsprechender Verletzung auch der ganze

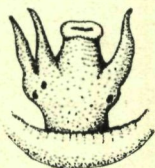


Fig. 198.
Patella vulgata;
Tier mit Super-
regenerat von Fühler
und Auge auf der
linken Seite.
Nach P. FISCHER.

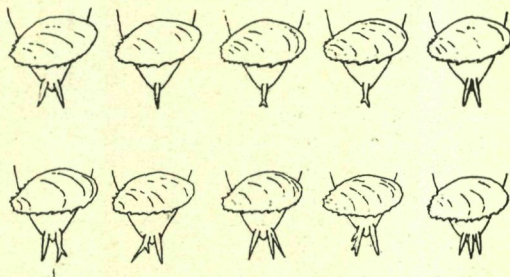


Fig. 199.
Nassa reticulata. — Zehn Beispiele für variables Verhalten
der tentakelartigen Fortsätze am Hinterende des Fußes
infolge von Verletzungen und Regenerationen; die erste
Abbildung oben links zeigt die Norm. — Nach PELSENER.

Bezirk neugebildet werden. In solchen Fällen kommt es unter Umständen auch zu Mehrfachbildungen: Es sind Exemplare von *Buccinum* mit 2 und sogar mit 3 Operkeln beschrieben worden.

Daß Neubildungen am Operculum eine Reizung des Epithels, das die Kutikularsubstanz liefert, zur Voraussetzung haben, versteht sich von selbst; es ist infolgedessen auch ohne Wirkung, wenn von den frei herausstehenden Teilen des Deckels (z. B. Lippenrand des Deckels bei *Nassa*-Arten) etwas entfernt wird.

Transplantationen von Teilen der Gonade sind ANKEL bei *Viviparus viviparus* in gewissem Umfange gelungen (noch unveröff.).

Die Schale kann in keinem Falle völlig regeneriert werden. Beschädigungen werden repariert, und zwar in verschiedener Weise, je nachdem, ob sie im Bereich des Mantelrandes oder an anderen Stellen liegen. Untersuchungen über die Schalenreparatur hat in jüngster Zeit E. KESSEL (1933) angestellt, bei dem auch die ältere, ziemlich umfangreiche Literatur zu finden ist.

Ausbesserungen am Schalenrand erfolgen unter Wirkung des Mantelrandes. Sie unterscheiden sich in ihrer Feinstruktur nicht im geringsten von der normalen Schale an der Mündung und sind schließlich nur an ihren meist etwas unregelmäßigen Grenzlinien als Neubildungen zu erkennen. Verletzung an anderen Stellen der Schale, d. h. an Stellen, die vom Mantelrand auch bei zurückgezogenem Zustand des Tieres nicht erreicht werden können, werden ebenfalls wieder ausgebessert, wenn sie nicht allzu umfangreich sind; doch geschieht hier die Wiederherstellung in anderer Weise. Unter dem Schalenleck bildet sich zunächst ein organisches Häutchen; dann treten Kalkabscheidungen auf, die schließlich die entstandene Öffnung als solide kalkige Lamelle dicht

verschließen. Die Feinstruktur dieser Lamellen entspricht nicht der der Schale, sondern hat einen sphäritischen Grundplan, ähnlich dem, der in der Innenlage der dritten Schalenschicht (s. S. IX. b 8, 9) normalerweise zu bemerken ist. Allen Bildungen dieser Art fehlt ein Periostracum. Es ergibt sich hieraus, daß nur der Mantelrand Schale von normaler Struktur und Periostracum zu bilden vermag.

Durch Abscheidung kalkiger Sekrete werden auch Risse in der Schale wieder verkittet. Verkittete Risse findet man verhältnismäßig häufig bei Littorinen, denen in der Brandung, vor allem des Felswatts, gelegentlich übel mitgespielt wird.

Vermutlich sind aus diesem Grunde auch teratologische Formen gerade bei Littorinen besonders häufig (Fig. 200). Im einzelnen wird sich die Ursache der Mißbildung nicht immer feststellen lassen, sie kann

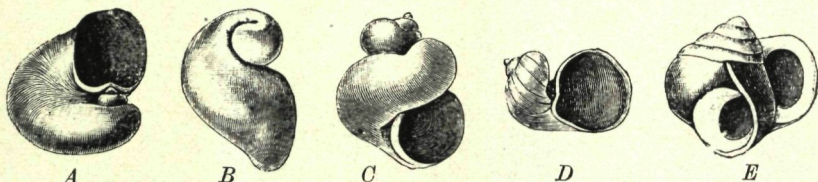


Fig. 200. *Littorina*-Arten, abnorme Schalen — A, B, C, D *Littorina saxatilis*, E *L. littorea*, mit doppelter Mündung. — Aus SIMROTH (nach SYKES und COOKE [E]).

natürlich ihre Ursache auch in frühen Entwicklungsstörungen oder in erblich bedingten Fehlern haben. Eine Bildung wie die in Fig. 200 E wiedergegebene *Littorina* mit zwei Mündungen ist so zu erklären, daß ein Schalenleck hinter dem Mündungsrand entstanden war, der selbst erhalten blieb. Die Schnecke ist dann, anstatt aus der ursprünglichen Mündung, aus dem Schalenleck herausgekrochen und hier hat der Mantelrand eine neue Mündung ausgebildet und der alten Schale angefügt.

Bei Verletzungen der Schale am Apex (die häufig sind) gewinnt die Fähigkeit des Tieres, die oberen Windungen zuzumauern (vgl. S. IX. b 196) eine Bedeutung für den Schutz des Weichkörpers. Auch Gegenwirkungen gegen bohrende Schalenbewohner (*Polydora*, *Cliona*) und gegen Korrosionen (vgl. S. IX. b 7, 8 und Fig. 194 D) kommen vor.

Allgemeine Biologie

1. Vergesellschaftung. — Für eine Reihe von Arten unseres Gebietes ist ein massenhaftes Auftreten durchaus kennzeichnend. Das gilt vor allem von Küstenformen und bezieht sich fast nur auf Pflanzenfresser.

Auf den Flächen des Schlickwatts hinter den N- und O-friesischen Inseln werden in ungeheuren Scharen die Hydrobien (nach THAMDRUP [1935] bis 60 000 St. je m^2). Sie nähren sich in erster Linie von dem Diatomeenteppich an der Oberfläche des Schlicks. An gleicher Stelle, doch minder zahlreich (nach THAMDRUP bis 330 St. je m^2), leben die Littorinen, und zwar im Wattenmeer nur *Littorina littorea*. Da diese Art aber sehr euryök ist, kann sie nicht so ausgesprochen als Leitform für das Schlickwatt gelten wie die Hydrobien.

Es scheint, daß Jungtiere von *Littorina littorea*, wenn sie im Watt vom freischwimmenden zum kriechenden Leben übergehen, sich auf den freien Schlickflächen nicht niederlassen können, sondern festere Unterlagen, Muschelschalen, Steine, Balken, Seegras u. dergl. dazu nötig haben. So erklärt sich vermutlich, daß auf küstenferneren Watten die Littorinen im allgemeinen fehlen, in der näheren Umgebung von Miesmuschelbänken und Seegraswiesen und auf ihnen aber stets zu finden sind. Man kann

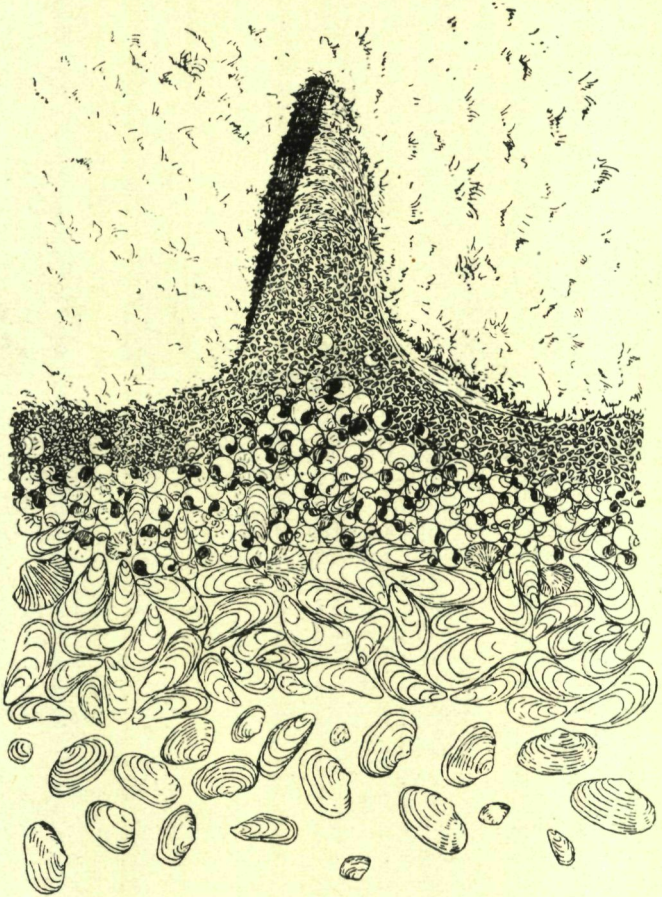


Fig. 201. Wattklyffkante mit *Hydrobia*-Saum, *Littorina*-Band, *Mytilus*-Pflaster und *Mya*-Streuung. — Nach WEIGELT aus ANKEL.

bei Wattengängen aus dem Auftreten von Littorinen mit Sicherheit auf die Annäherung an eine Muschelbank schließen.

Dem massenhaften Vorkommen der lebenden Tiere entspricht die Häufigkeit ihrer Schalen. *Hydrobia*- und *Littorina*-Schalen bilden an den Küsten des Wattenmeeres zeit- und stellenweise ansehnliche Strandsäume; häufig ist eine saubere Sortierung nach Größe und Gewicht und damit ungefähr auch nach Arten eingetreten (Fig. 201).

An der Küste Helgolands (und anderen Felsküsten des Gebietes) kommen alle drei *Littorina*-Arten massenhaft vor, wobei jede Art in ihrem artspezifischen Biotop (s. S. IX. b 73) am zahlreichsten ist. Zu förmlichen „Zuchtgärten“ aber für *Littorina littorea* sind die zwischen Westmauer und Inselfels liegenden Räume geworden, deren Meerwasserfüllung durch Schleusen in gewissem Umfange gewechselt wird. Hier scheinen für *L. littorea* besonders günstige Bedingungen vorzuliegen; denn hier findet man fast nur diese Art, und zwar in dichten Massen und großen Exemplaren.

In der Laminarienzone des Helgoländer Felswatts sind die *Lacuna*-Arten, vor allem *L. divaricata*, ebenfalls sehr zahlreich; sie scheinen sich hier besonders zur Laichzeit zusammenzudrängen. Die anfallenden Schalen der jährlich in großen Mengen sterbenden Tiere setzen an manchen Stellen den Bodenbelag fast allein zusammen und bilden förmlich eine Art „Muschelsand“. Von den Schalen der Littorinen bemerkt man an der Helgoländer Küste wenig. Viele werden nach dem Tode des Weichtieres von kleinen Einsiedlerkrebsen mit Beschlag belegt, viele aber auch zertrümmert und ihre Bruchstücke anderweitig abgelagert.

Auch die Rissoen treten häufig in dichten Schwärmen auf. So berichtet HEINCKE (1894) von Helgoland, *Rissoa parva* komme „in ungeheurer Menge zwischen Pflanzen aller Art, namentlich in dem kurzen Pflanzenrasen auf den Kreideklippen der Düne“ vor, und MEYER & MÖBIUS (1872) machen eine entsprechende Angabe für *Zippora membranacea* (ihre „*Rissoa octona*“; vgl. Fig. 203), die im Sommer „in der Region des Seegrases das gemeinste Tier“ sei.

Alle diese Beispiele, die sich noch vermehren ließen (*Patella*, *Trochidae*, *Skeneopsis*), sollen nur die Tatsache des massenhaften Vorkommens festhalten; es wäre eine besondere Aufgabe, die Ursachen solcher Erscheinungen zu untersuchen. Meist wird es sich um „passive Vergesellschaftung“ handeln, d. h. darum, daß irgendeiner Art in einem bestimmten Biotop die allgemeinen Bedingungen weitgehend förderlich sind. Oft handelt es sich dann um Lebensräume, die eine extreme Anpassung verlangen, wie sie außer von der Leitform nur von wenigen Begleitformen geleistet wird (Wattenmeer, Brandungszone). Aktive Vergesellschaftung, d. h. Schwarm- und Herdenbildung innerhalb ein und desselben, von der betreffenden Art nicht in gleichmäßiger Dichte besiedelten Biotops und unabhängig von Futterquellen scheint bei keinem Prosobranchier mit Sicherheit vorzukommen, wenn man nicht die Kettenbildung bei *Crepidula* so auffassen will.

Aasfressende Formen finden sich in passiver und zeitweiliger Vergesellschaftung an ihrer Beute ein (*Buccinum*, *Nassa*), wobei es gelegentlich zu Kämpfen kommt: Ich konnte beobachten, daß Tiere von *Nassa reticulata*, die durch die Witterung einer Beute zusammengeführt worden waren, untereinander „Bisse“ mit der Radula austeilten.

Die Bedingungen reinen Räuberlebens schließen größere Vergesellschaftung von vornherein aus: Unter den Herden der weidenden Littorinen finden sich die Purpurschnecken als „Löwen“ zwar zahlreich, aber doch in bei weitem geringerer Anzahl und fast stets einzeln. Entsprechendes gilt von den *Naticidae*.

2. Varietäten-, Rassen- und Artbildung. — Bei vielen Prosobranchierarten sind Standorts- und Lokalvarietäten bekannt. In den meisten Fällen dürfte es sich dabei um nicht-

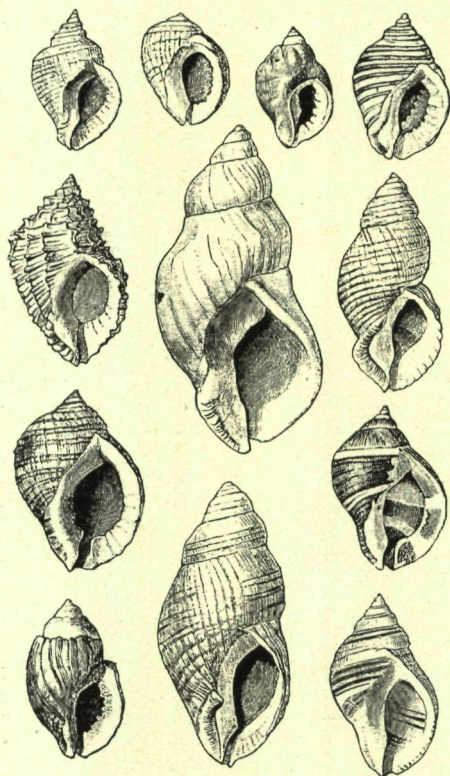


Fig. 202.
Nucella lapillus; Lokalformen von der britischen Küste. — Nach COOKE aus SIMROTH.

erbliche Varietäten, um Modifikationen, handeln, die ihre Ursache vor allem in der Empfindlichkeit des Schalenbildungsvorganges haben. Ein Musterbeispiel bilden die Lokalformen, die COOKE (1895) bei *Nucella lapillus* an der britischen Küste beschrieben und abgebildet hat (Fig. 202), Formen, die, rein konchyliologisch betrachtet, zur Aufstellung von mehreren Arten hätten Veranlassung geben können.

Da experimentelle Untersuchungen noch ausstehen, so können nur mit einer gewissen Annäherung bestimmte Schalenveränderungen mit bestimmten Außenfaktoren in Beziehung gesetzt werden. Für *Nucella lapillus* und *Littorina littorea* hat AGERSBORG (1927, 1929) an der norwegisch-arktischen Küste die Beziehungen zwischen Schalenstärke, Schalenskulptur und Standort untersucht. Es ergab sich im allgemeinen, daß die Arten zu intensiverer Färbung und

Dünnschaligkeit neigen, wenn sie an Stellen hohen Salzgehaltes leben, daß sie an exponierten Felsen dickschalig und rau, in Flußmündungen groß und glattschalig sind. Auch andere Beobachtungen sprechen dafür, daß der Salzgehalt eine wichtige Rolle spielt; in der Ostsee werden so nach der Peius-Grenze zu die Formen, wie bekannt, immer kleiner und dünnschaliger, und zwar gilt das nicht nur für die gegen das Süßwasser zu vordringenden meerischen Arten (*Buccinum*; *Littorina*, Fig. 204), sondern auch für den gegen das Brackwasser zu vordringenden *Theodoxus*, wie die umstehende Tabelle nach A. C. JOHANSEN zeigt:

Abhängigkeit der Schalenlänge vom Salzgehalt bei *Theodoxus fluviatilis*
(nach A. C. JOHANSEN)

Salzgehalt ‰	Schalenlänge mm
0.2 bis 0.5	9.5
1.0	9.0
1.5	7.8
2.0	8.0
7 bis 12	7.4

Alle in der Kieler Bucht vorkommenden Stücke sind deutlich von den in der Nordsee lebenden Vertretern derselben Art verschieden. Als Beispiel sei *Zippora membranacea* genannt, deren hochgetürmte, windungsreiche var. *octona* (Fig. 203) für die Kieler Bucht kennzeichnend ist; auch *Lacuna divaricata* tritt in der Kieler Bucht in einer besonders dünn- und kleinschaligen Form auf (Material und briefliche Mitteilung von REMANE).



Fig. 203.

Zippora membranacea var. *octona*,
aus der Kieler Bucht.

Umrißzeichnung nach MEYER & MÖBIUS.

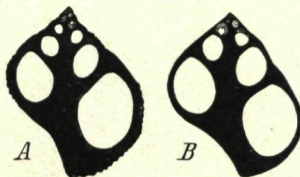


Fig. 204.

Littorina littorea; Schale eines
Tieres von Helgoland (A) und von
der Kieler Bucht (B), um die ver-
schiedene Wandstärke zu zeigen;
das Kieler Exemplar war etwas
abgerollt. — Original nach
Dünnschliffen durch die Schalen.

Auch die Brandung spielt sicher eine Rolle: Die dickschaligsten Littorinen und Wellhornschnecken finden sich bei Helgoland (Fig. 204); an Stellen, die der Brandung besonders ausgesetzt sind, sind auch die Schalen von Patellen fester und dicker als an geschützten Orten (C. R. BOETTGER 1932). Schließlich ist bei einigen Arten eine Abnahme der Größe nach der Tiefe zu festzustellen, so bei *Aporrhais* und *Onoba striata* (nach JEFFREYS).

In bemerkenswerter Weise reagieren die Patellen in ihrem Schalenbau auf die Höhe ihres Standortes über dem Meeresspiegel, also auf eine bestimmte, zusammengesetzte Bedingungs-lage. Die Schalen werden um so steiler, je höher ihre Träger sitzen. Am tiefsten findet sich die sogen. „forma depressa“ („Schildpatella“ nach KRUMBACH; Winkel der Schale mit dem Untergrund 40 bis 50°), am höchsten die „forma elevata“ („Hilmpatella“ nach KRUMBACH; Winkel der Schale mit dem Untergrund 60 bis 70°), dazwischenstehende Schalen sind als „forma intermedia“ bezeichnet worden.

Neuerdings hat C. R. BOETTGER (1932) an Mittelmeerpatellen diese Veränderlichkeit mit variationsstatistischen Methoden eingehend untersucht. Er konnte zeigen, daß sich die Bedingungs-lage einer *Patella* von bestimmtem Sitzort in erster Linie aus drei verschiedenen Einzelbedingungen zusammensetzt. Maßgebend für die Form der Schale sind danach der Zustand des Untergrundes, die Dauer der täglichen Überflutung und die Strömungen des Wassers. Rauher Fels führt nicht nur zu rauhem, dem Untergrund eingepaßtem Mündungsrand, sondern auch im ganzen zu unregelmäßigem Schalenbau, glatter Fels zu glatten Schalen (Fig. 205). Der Schalenwinkel hängt in erster Linie von der Dauer der Überflutung ab. Ständig untergetauchte Patellen haben flache, ovale Schalen; kommen sie zeitweise trocken zu liegen, so wird die Schale steiler und funder, und man kann sagen, daß eine *Patella*-Schale um so steiler und runder ist, je kürzer das Tier überflutet wird. Auch die Wandstärke der Schale ist bei zeitweise

trockenliegenden Patellen erheblich als bei ständig überfluteten. Aufschlußreich sind Beobachtungen BOERTGERS über Patellen, die an einen Standort mit anderen Bedingungen übertragen wurden: „Wenn eine Schnecke mit hoher Schale an einen Ort gelangt, der ständig überflutet ist, so baut sie ihre Schale nach dem alten Bauplan weiter, sofern sie nicht durch die Wasserbewegung abgerissen wird. Gerät jedoch umgekehrt eine ständig überflutete Schnecke an einen zeitweise trocken liegenden Ort, so baut sie die Schale steiler weiter.“ Strömungen wirken auf die Patellen zunächst orientierend: In ruhigem Wasser sitzen sie regellos durcheinander; liegt stärkere, gerichtete Wasser-

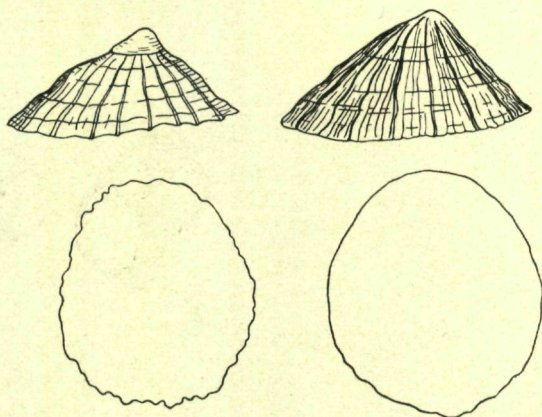


Fig. 205. *Patella vulgata*; Schale (Seitenansicht und Umriss der Mündung) von rauher (links) und von glatter (rechts) Unterlage. — Nach E. S. RUSSEL aus HESSE.

bewegung vor, so stellen sie sich mit dem Kopf gegen die Strömung ein; an solchen Stellen zeigt sich auch eine Reaktion im Schalenbau: Es entsteht eine Art „Stromlinienform“: Das Vorderteil der Schale wird beiderseitig abgeflacht, der Apex rückt nach hinten, und die Schale bietet auf diese Weise den geringsten Widerstand. Eine Beeinflussung der Größe der Sohlenfläche durch mechanische Beanspruchung scheint nicht vorzukommen.

Auf die zusammengesetzte Wirkung mehrerer Bedingungen wird auch zurückzuführen sein, daß Vertreter derselben Arten auf der Doggerbank und an der gegenüberliegenden Yorkshire-Küste sehr verschiedenes Aussehen haben können.

Die Pigmentierung der Schale ist ebenfalls von Außenbedingungen abhängig. COLTON (1916) hat zwar vergeblich versucht, an der N-amerikanischen Küste zwischen den zahlreichen Farbvarietäten von *Nucella lapillus* und dem Untergrund sowie den anderen Faktoren der Umgebung Beziehungen aufzuzeigen. Aber es kann als allgemeine Regel gelten, daß Arten, die bei uns und vor allem in südlicheren Gegenden farbig sind, im arktischen Teil ihres Verbreitungsgebietes farblos auftreten. *Buccinum*-Schalen z. B., die bei uns mannigfache Streifungen und Flecken aufweisen, sind in nördlicheren Breiten blaß und völlig einfarbig.

Die bereits bei anderen Wirbellosen beobachtete Erscheinung, daß Tiere im arktischen Teil des Verbreitungsgebietes größer sind als solche von südlicheren Fundorten, gilt auch für Prosobranchier und ist z. B. für *Margarites helacinus* und *Gibbula tumida* nachgewiesen (JEFFREYS).

Es ist anzunehmen, daß die Besonderheiten mancher Lokalformen nicht immer oder nicht nur auf somatische Modifikationen zurückgehen, sondern daß auch erbliche Variationen eine Rolle spielen, also verschiedene Biotypen vorliegen, die durch Auslesewirkungen isoliert worden sind. Hier hätten planmäßige Untersuchungen einzusetzen, die bei Prosobranchiern auf diesem Gebiet bisher noch völlig fehlen. Auf Mutationen gehen sicher die wohl bei allen Arten gelegentlich vorkommenden pigmentlosen Individuen (z. B. weiße bzw. gelbe Littorinen) zurück.

Es ist durchaus wahrscheinlich, daß die 3 (bzw. 4) *Littorina*-Arten, die das Felswatt besiedeln, stammesgeschichtlich gleichen Ursprungs sind. Wir sind heute noch weit von brauchbaren Vorstellungen entfernt, wie sich aus gemeinsamer Wurzel mehrere nahe verwandte, aber an verschiedene Umwelten streng angepaßte Arten getrennt haben könnten. Wahrscheinlich aber werden solche „Artengruppen“ wie die der Littorinen (Fig. 206) einmal für diesen Fragenkreis bedeutsam.

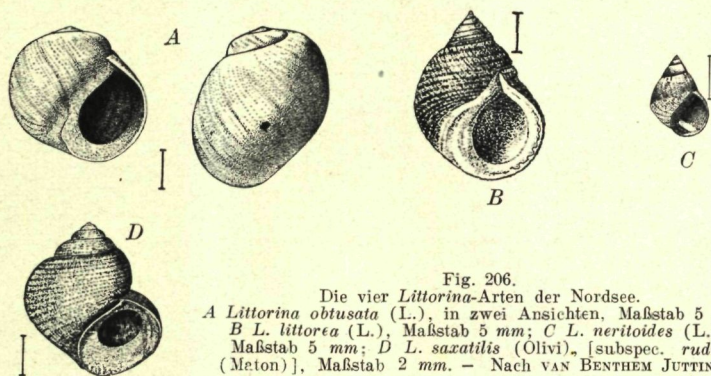


Fig. 206.

Die vier *Littorina*-Arten der Nordsee.

A *Littorina obtusata* (L.), in zwei Ansichten, Maßstab 5 mm;
B *L. littorea* (L.), Maßstab 5 mm; C *L. neritoides* (L.),
Maßstab 5 mm; D *L. saxatilis* (Olivi), [subspec. *rudis*
(Meton)], Maßstab 2 mm. — Nach VAN BENTHEM JUTTING.

Bemerkenswert ist auch das Auftreten von konvergenten Formen, wie z. B. *Lacuna pallidula* und *Littorina obtusata*, in ein und demselben Biotop.

Verschiedentlich haben Prosobranchier als Gegenstand variationsstatistischer Untersuchungen gedient, so vor allem *Patella vulgata* und *Littorina littorea* (MALARD 1903, BUMPUS 1898). Biologisch bemerkenswert ist dabei das Ergebnis (BUMPUS), daß die von England an die N-amerikanische Küste eingeschleppte *Littorina littorea* (vgl. S. IX. b 209) dort erheblich stärker variiert als an ihrer Heimatküste. Der Variationskoeffizient für das Verhältnis von Breite zu Höhe der Schale stieg von 2.3024—2.3775 auf 2.4849—3.0340 an. — Eine erschöpfende Zusammenstellung aller auf die Variabilität der Mollusken bezüglichen Daten hat PELSENEER (1919) gegeben.

3. Eingeschleppte Arten. — In historischer Zeit sind innerhalb des Gebietes nachweislich 3 Arten neu aufgetreten: *Hydrobia jenkinsi*, *Crepidula fornicata* und *Urosalpinx cinerea*.

Hydrobia jenkinsi (Fig. 78, 177) wurde 1883 in der Themsemündung von JENKINS entdeckt und 1889 von E. A. SMITH zum ersten Male beschrieben. Zunächst fiel ihre rasche Verbreitung in England auf: Kaum ein Heft des Journal of Conchology aus dem letzten Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts, in dem nicht ein neuer Fundort gemeldet wurde. Seit 1899 ist die Schnecke in Deutschland nachzuweisen, wohin sie mit dem Schiffsverkehr gelangt sein mag. Die ersten Tiere fanden sich in dem damals eben dem Verkehr übergebenen Kaiser-Wilhelm-Kanal; heute kennen wir zahlreiche Fundstellen im Brackwasser der Nord- und Ostsee und im Süßwasser; die Schnecke ist stellenweise weit ins Binnenland, z. B. bis in den Rhein-Herne-Kanal bei Gelsenkirchen, vorge drungen. Doch scheint ihr natürlicher Biotop das Brackwasser zu sein. Eine umfassende Zusammenstellung der Literatur und der Fundorte findet sich bei STEUSLOFF (1924, 1925).

Die stürmische Verbreitung der Art seit dem Zeitpunkt ihrer Entdeckung steht außer Zweifel; ihr plötzliches Auftreten bedarf noch der Erklärung. SCHLESCH (1927) hat geglaubt, Schalen von *Hydrobia jenkinsi* in einer subfossilen Ablagerung Kurlands wiedergefunden zu haben, wonach also die Schnecke von vornherein im Ostseegebiet beheimatet gewesen sein müßte. Es ist mit guten Gründen angezweifelt worden, ob die betreffenden Funde richtig determiniert sind (C. R. BOETTGER 1934), so daß also die Einschleppung von England her noch als wahrscheinlich gelten kann. Für das Auftreten dort hat C. R. BOETTGER (1931) eine überraschende Hypothese aufgestellt: Er nimmt an, daß die bisher der Gattung *Hydrobia* zugeordnete Schnecke mit der mittelamerikanischen Art *Potamopyrgus crystallinus* Pfr. identisch ist. Mit dem Schiffsverkehr eingeschleppt, tritt diese Art nach Ansicht BOETTGERs in Europa nur in einer Mutante auf, die sich rein thelytok-parthenogenetisch fortpflanzt, im Gegensatz zur mittelamerikanischen Stammform, die gamogenetisch ist.

Auch ANKEL ist der Ansicht, daß es sich bei „*Hydrobia jenkinsi*“ um eine „Sexualrasse“ einer gamogenetischen Art handelt, wie solche Rassen ja auch anderwärts (z. B. bei den Solenobien durch SEILER) bekannt geworden sind. Vermutlich hängt auch die rasche Verbreitung der Art mit einem mutativen Auftreten der Parthenogonie unmittelbar zusammen. Ob die parthenogone Rasse zu einer *Hydrobia*- oder zu einer *Potamopyrgus*-Art gehört, müßte aber erst durch anatomische und eventuell zytologische Vergleiche entschieden werden; die Radulae von *Potamopyrgus cristallinus* und *Hydrobia jenkinsi* stimmen jedenfalls nicht völlig miteinander überein.

Im Gegensatz zu *Hydrobia jenkinsi* bestehen über die Herkunft von *Crepidula fornicata* (Fig. 51, 127) keine Unklarheiten. Die Schnecke wurde 1880 mit einer Sendung lebender Austern von der O-Küste N-Amerikas eingeschleppt und hat sich zunächst auf den Austernbänken der englischen S- und O-Küsten stürmisch verbreitet. Als Nahrungskonkurrent (vgl. S. IX. b 101) ist *Crepidula* der Auster schädlich; bei einer Massenausbreitung, wie in England (es wird berichtet, daß die englischen Austernfischer bis zu 20 t Pantoffelschnecken am Tage ge-

fischt haben), werden sie zu einer wahren „Pest“ und verursachen empfindlichen wirtschaftlichen Schaden. Von den englischen Küsten aus ist *Crepidula*, vermutlich durch Veligerlarven, auch auf die holländischen Austernbänke geraten, ohne dort allerdings bisher in gleichem Maße schädlich geworden zu sein wie in England. Die Möglichkeit, daß die Pantoffelschnecke auf gleiche Weise wie nach Holland auch auf unsere deutschen Austernbänke gelangt, ist vorhanden, bei der großen Entfernung allerdings gering. Größer ist die Gefahr einer Einschleppung mit „Saataustern“, die wir zur Auffrischung unserer Austernbestände nötig haben; in der Tat sind auf der Ellenbogenbank bei List (Sylt) schon einzelne Pantoffelschnecken gefunden worden, die auf diese Weise eingeschleppt worden sind (eigene Beobachtung Sommer 1934; vgl. ANKEL 1935, 1936). Ob daraus eine Gefahr entstehen könnte, hängt allerdings wesentlich von der Frage ab, ob unter den dort gegebenen Außenbedingungen die Veligerlarven ihre Entwicklung zu Ende führen.

Auf dem gleichen Wege wie *Crepidula*, nämlich mit amerikanischen Austernsendungen, ist auch *Urosalpinx* in England eingeschleppt worden. Da die Schnecke der ebenfalls auf Austernbänken häufigen *Tritonalia erinaceus* bei oberflächlicher Betrachtung ähnlich sieht, ist sie erst 1927 (durch ORTON [1930]) aufgefunden worden, in älteren Aufsammlungen aber bereits seit 1920 nachweisbar; möglicherweise liegt das Datum ihrer Einschleppung sogar noch weiter zurück. Vorläufig ist *Urosalpinx* nur von Bänken im Mündungsgebiet des River Blackwater bekannt. Merkwürdig ist, daß die Schnecke an der Küste im Frühjahr sehr viel zahlreicher auftritt als im Herbst. ORTON (a. a. O.) fand z. B. im Herbst 1928 unter allen aufgesammelten „oyster-drills“ 41.0% *Tritonalia*, 53.2% *Nucella* und nur 5.4% *Urosalpinx*. Im Gegensatz dazu herrscht im Frühjahr an der Niedrigwassergrenze *Urosalpinx* bei weitem vor, ja beherrscht geradezu das Feld. Vermutlich strömen die Tiere um diese Zeit auch aus tieferem Wasser zusammen, um zu laichen oder um die neu ausgelegten Austern heimzusuchen.

Patella vulgata gehört sicher nicht zur ständigen Fauna Helgolands, doch ist einmal (HERTLING 1932) ein lebendes Tier durch P. KRÜSS an der W-Seite der Insel gefunden worden; man kann annehmen, daß doch gelegentlich einmal planktonische Brut von den englischen O-Küsten bis in die Deutsche Bucht gerät und so hin und wieder ein Exemplar Gelegenheit findet, sich festzusetzen und heranzuwachsen. Wie der Fund eines zwar toten, aber noch mit Weichkörper versehenen Tieres bei Wenningstedt (Sylt) erklärt werden soll, steht noch dahin (DEGNER 1933).

4. Ausgeschleppte Arten. — Aus dem Artenbestand des Gebiets ist im Jahre 1855 *Littorina littorea* nach der nordamerikanischen Küste verschleppt worden und hat dort ebenfalls eine rasche Verbreitung gefunden. Die einzelnen Stationen ihres Vordringens S-wärts sind genau bekannt und übersichtlich aus der in Fig. 207 wiedergegebenen Karte zu entnehmen, die ich der Freundlichkeit des Herrn Kollegen LINKE verdanke. (Weitere Angaben und Korrekturen hierzu s. bei HAAS 1935.)

5. Haltung im Aquarium. — Über das Verhalten mariner Prosobranchier in binnenländischen Aquarien hat ANKEL im Zoologischen Institut Gießen einige Erfahrungen sammeln können. Als Behältnisse dienten Vollglasbecken $40 \times 27 \times 27$ cm, gefüllt mit Seewasser von der Helgoländer Reede. Das Wasser wurde etwa einmal im Jahr

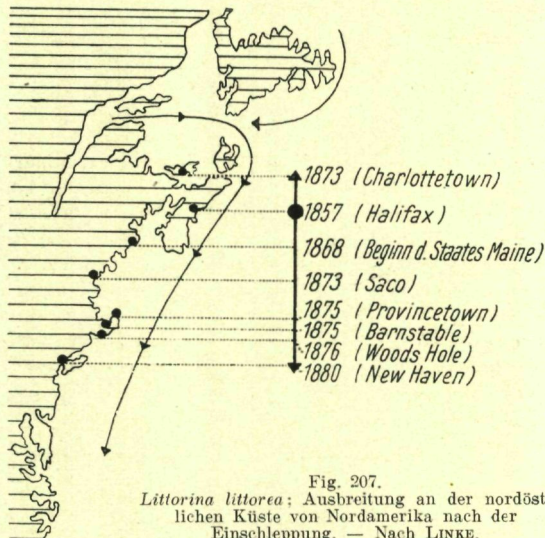


Fig. 207.
Littorina littorea: Ausbreitung an der nordöstlichen Küste von Nordamerika nach der Einschleppung. — Nach LINKE.

gewechselt, im übrigen kräftig durchlüftet. Die Tiere wurden stets von der Biologischen Anstalt Helgoland bezogen.

Helcion pellucidum hielt sich in einem gut mit bewachsenen Steinen des Helgoländer Felswatts besetzten Becken etwa 3 mon. Die Tiere konnten in ihrer Bewegungsart und beim Abweiden des Algenbewuchses der Glaswand gut beobachtet werden (vgl. ANKEL 1929). Zur Demonstration des primitiven Prosobranchiertyps im Unterricht ist diese Art vorzüglich geeignet.

Gibbula cineraria ist sehr empfindlich, hält sich, im Herbst oder Winter bezogen, aber doch bis zu 3 mon (im gleichen Becken wie *Helcion*); jüngere Tiere halten sich besser als ältere. Zur Demonstration der Epipodialtentakel, der physiologischen Längsteilung des Fußes und der stets die Schale besiedelnden Polydoren sehr geeignet.

Rissoen werden fast stets mit Tangen und Steinen eingeschleppt, halten sich aber nicht lange.

Hydrobia ulvae, in brackigem Wasser gehalten, lebte in mehreren Exemplaren etwa ein Jahr. Ein ideales Aquarientier ist *Hydrobia jenkinsi*, die sich das ganze Jahr über in leicht brackigem oder in süßem Wasser eifrig fortpflanzt.

Skeneopsis planorbis geht meist schon beim Transport ein und konnte nie länger als 1 bis 2 Tage lebend gehalten werden.

Aesiminea grayana, in brackigem Wasser, sitzt meist über dem

Wasserspiegel und konnte etwa 3 Wochen gehalten werden. Es ist nicht gelungen, die Tiere in der Gefangenschaft zur Laichabgabe zu bringen (der Laich ist noch unbekannt!).

Eine *Lacuna divaricata* war offenbar als ganz junges Tier eingeschleppt worden, wuchs bis zur Geschlechtsreife im Laufe von 9 Monaten heran, legte einen Laichring mit unbefruchteten Eiern ab und ging dann ein. Im erwachsenen Zustand eingeführte *Lacuna*-Arten (*L. divaricata* und *L. pallidula*) sterben stets nach wenigen Tagen.

Littorina littorea ist außerordentlich zäh und kann unter den primitivsten Umständen jahrelang gehalten werden. Frisch eingeführte kopolyieren und laichen noch einige Tage im Aquarium. *Littorina saxatilis* stirbt fast stets nach 2 oder 3 Tagen; *L. obtusata* ist auch sehr empfindlich, lebt aber gelegentlich bis zu 2 Wochen.

Zwei Exemplare von *Aporrhais pes pelecani* blieben etwa 14 Tage am Leben, ohne sich indessen von der Stelle zu bewegen; sie wurden dann fixiert, so daß nicht entschieden werden kann, wie lange sie u. U. ausgehalten hätten.

Nucella lapillus sitzt im Aquarium bei Tage meist bewegungslos, hält sich aber längere Zeit, bis zu einem Jahr, und ist unermüdlich im Anbohren und Ausfressen von Artgenossen, Littorinen und mit Vorliebe von *Mytilus*. Frisch in den ersten Monaten des Jahres eingeführte Tiere laichen auch gelegentlich.

Buccinum undatum heftet sich allenfalls mit dem Fuß an der Glaswand an, bewegt sich, auch in frischem Seewasser und bei stürmischer Durchlüftung, sonst so gut wie nicht und stirbt nach spätestens 8 Tagen. Auch in Helgoland selbst übrigens im Aquarium nur selten bei normaler Bewegung zu beobachten; offenbar besteht große Empfindlichkeit gegen Temperaturerhöhung. Ausführlich hat auch BROCK (1936) über seine Erfahrungen mit *Buccinum* in Aquarien berichtet.

Nassa reticulata ist ein ideales Aquarientier. In Becken, deren Boden einfach mit einer etwa 5 cm hohen Schicht feinen Sandes bedeckt ist, bei richtiger (nicht zu üppiger!) Fütterung jahrelang haltbar. Kopuliert und laicht in jedem Frühjahr! Sehr geeignetes Objekt, um im Unterricht die Witterungsfähigkeit zu demonstrieren. — Auch *N. incrassata* hält sich gut, laicht im Aquarium gleicher Ausstattung, scheint aber etwas empfindlicher als *N. reticulata* zu sein. Die Veligerlarven von *N. reticulata* entwickeln sich auch im binnenländischen Aquarium normal, schwärmen lange Zeit und geben ein vortreffliches Demonstrationmaterial ab. Es ist ANKEL jedoch nicht gelungen, sie zur Metamorphose zu bringen.

6. Kulturmethoden. — Wie die schönen Untersuchungen MARIE V. LEBOURS gezeigt haben, ist es in Instituten an der See möglich, wohl aus allen Prosobranchiergelegen die Larven zu ziehen und eine Zeitlang zu halten. Nicht immer wird es allerdings gelingen, die Veligerlarven bis zur Metamorphose zu bringen, vor allem wird die richtige Ernährung Schwierigkeiten machen. Doch ist es M. V. LEBOUR z. B. geglückt (1933), aus dem Plankton gefangene Larven von *Aporrhais* im Aquarium metamorphosieren zu lassen.

Beziehungen zu anderen Lebewesen

1. Färbung. — Die Färbung des Weichkörpers wird bei Prosobranchiern im wesentlichen durch Pigmente in den Epithelzellen der Körperoberfläche und im Bindegewebe bewirkt. Bemerkenswerterweise tritt Pigment hauptsächlich an den Stellen des Körpers auf, die im Leben dem Licht ausgesetzt sind. Regenerierte Teile sind zunächst pigmentlos, um sich später nach und nach zu färben. Über Farbwechsel infolge kurzfristiger Pigmentwanderungen liegt für Prosobranchier keine sichere Angabe vor. Hingegen ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß Pigmente aus der Nahrung aufgenommen werden. So ist vielleicht zu erklären, daß *Acmaea virginea*, die sich in Helgoland vorzugsweise von *Lithoderma* nährt, in ihrer Farbe mit dieser roten Kalkalge völlig übereinstimmt (HEINCKE 1894), und auch die *Lacuna*-Arten scheinen je nach dem von ihnen aufgenommenen Futter verschiedene Farbtöne anzunehmen.

Besonders auffallend ist die Übereinstimmung in Oberflächenstruktur und Farbe, die zwischen *Lamellaria perspicua* und den von ihr bewohnten und zur Laichablage benutzten Synaspidien und Bryozoen besteht. Diese „schützende Ähnlichkeit“, die wohl zuerst von GIARD (1875) und, unabhängig und gleichzeitig, von MCINTOSH (1875) beobachtet wurde, ist in der Tat verblüffend, wie ich auf Grund eigener Untersuchungen an *Lamellaria* (im Golf von Neapel, unveröff.) bestätigen kann. PIÉRON hat später (1914) das „Problème des *Lamellaria*“ erneut behandelt, und auch von N. HJ. ODHNER (1914) ist die reiche Farbvariation (an Exemplaren aus der Adria) bestätigt worden. Da die Lamellarien auf den Synaspidien weiden und sich allein von deren Substanz zu nähren scheinen, ist sehr wahrscheinlich, daß die Färbung in übernommenen Pigmenten ihre Ursache hat und dadurch die Übereinstimmung mit dem Wirtstier zustande kommt. Wichtig ist daher der durch KRUKENBERG (1886) geführte Nachweis, daß in *Botryllus* und *Didemnum* Lipochrome vorkommen; — es sind gerade die gelben und rötlichen Töne, in denen die Lamellarien mit den von ihnen bewohnten Synaspidien übereinstimmen. In gutem Einklang mit der Annahme von Pigmentablagerungen steht auch die Beobachtung, daß abgelöste Stücke ihr ursprüngliches Aussehen lange beibehalten²²⁾.

Über die Lage der Pigmente bei den *Lamellaria*-Arten ist zu sagen, daß es sich in diesem Falle vermutlich um Ablagerungen im Bindegewebe handelt, da die Färbung auch nach Verlust der Epidermis bleibt. Beobachtungen, die GIARD (1890) über eine regelrechte „Häutung“ der Lamellarien gemacht haben will, bedürfen der Nachprüfung; es ist kaum anzunehmen, daß es sich dabei um einen normalen Prozeß gehandelt hat.

²²⁾ Auch *Pleurobranchus*-Arten (GIARD 1872, N. HJ. ODHNER 1914) und gewisse Planarien (GIARD 1872) gleichen in der Farbe den Synaspidien, auf denen sie leben. Es ist wahrscheinlich, daß auch hier die Ähnlichkeit ihren Grund in der Übertragung von Pigmenten hat: Kürzlich hat ABELOOS (C. R. Soc. Biol. Paris, 109; 1932) nachgewiesen, daß *Doris tuberculata* in den Zellen der Mitteldarmdrüse Lipochrome speichert, die aus der Nahrung (*Halichondria panicea*) stammen.

Die in der Literatur vorliegenden Angaben über die „schützende Ähnlichkeit“ der Lamellarien beziehen sich übrigens auch auf leblose Gegenstände (z. B. Granit; GIARD 1872, PIÉRON 1914) und betonen außerdem, daß sogar die Oberflächenstruktur erstaunliche Übereinstimmung mit der Unterlage aufweisen könne. Es müßte demnach noch nachgeprüft werden, ob nicht doch hinter der ganzen Erscheinung mehr steckt als nur eine bloße Farbübereinstimmung, die auf gleichen Pigmenten beruht.

Die blau-violetten Reflexe, die an den Stengeln der Laminarien sich beobachten lassen, gleichen auffallend den blau-violett irisierenden Streifen auf den Schalen von *Helcion*. Ob diese für den Menschen zweifelsfrei bestehende Ähnlichkeit auch eine in irgendeiner Richtung „schützende“ ist, müßte natürlich erst erwiesen werden²³⁾.

Zu behaupten, die runden Schalen von *Littorina obtusata* hätten eine schützende Ähnlichkeit mit den schwärzlichen Blasen von *Fucus vesiculosus* (COOKE, SIMROTH), geht auf alle Fälle zu weit! Zumal wenn man bedenkt, daß die *F.-vesiculosus*-Zone gar nicht der typische Biotop für *L. obtusata* ist. — Eine gewisse Übereinstimmung mit der Umgebung tritt in manchen Fällen dadurch ein, daß sich auf den Schalen pflanzlicher Bewuchs ansiedelt, wie er auch sonst im Biotop der Art auf Steinen und dergl. vorkommt. So bedecken sich beispielsweise Schalen von *Gibbula cineraria* mit *Lithoderma*-Krusten; auf *Littorina*-Schalen treten *Fucus*-Keimlinge auf, u. ä. m.

2. Abwehrmittel. — Es ist möglich (z. B. nach den Erfahrungen an *Nassa reticulata*, s. S. IX. b 203), aber meines Wissens noch nicht beobachtet, daß sich Prosobranchier, vor allem fleischfressende

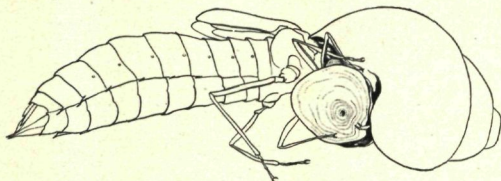


Fig. 208. *Viviparus viviparus*; das Tier hat durch rasches Schließen des Deckels eine Libellenlarve „gefangen“. — Nach ANKEL.

Arten, gegen Angriffe von Feinden mit der Radula zur Wehr zu setzen suchen. In den meisten Fällen aber wird eine „Trutzstellung“ eingenommen: Tiere mit schildförmiger Schale (*Fissurellidae*, *Patellidae*, *Lepetidae*) pressen ihr Haus der Unterlage mit Kraft an; Arten, die einen Deckel aufweisen, schließen diesen rasch und fest. In beiden Fällen kann es unter Umständen geschehen, daß ein Angreifer oder auch ein zufällig in diese „Falle“ geratenes Tier zwischen Schale und Untergrund oder zwischen Schale und Operculum eingeklemmt wird. Es ist ein Fall bekannt, wonach auf diese Weise eine *Patella* einen Halsbandregenpfeifer am Fuß „gefangen“ hatte (COOKE), und ich selbst

²³⁾ Bemerkenswert ist, daß auch die im gleichen Biotop vorkommenden Jungtiere von *Cyclopterus lumpus* ganz ähnliche blauviolette Streifen zeigen.

konnte beobachten (ANKEL 1927), wie eine Sumpfdeckelschnecke eine Odonatenlarve am Kopf eingeklemmt hatte und längere Zeit festhielt, vermutlich als prompte Antwort auf einen Vorstoß der Fangmaske (Fig. 208). KESSEL hat sogar gezeigt (1933), daß man die Schließreaktion von *Viviparus* ausnutzen kann, um die Tiere regelrecht an beköderten Fäden zu angeln.

Als Abwehrmittel gegen Angriffe dient in manchen Fällen ferner heftige Schleimabsonderung, und schließlich scheinen auch Ekelstoffe vorzukommen: Exemplare von *Helcion*, die man an Fische zu verfüttern suchte, wurden stets wieder ausgespien (BOUTAN).

3. Biozönosen. — Über die Zugehörigkeit der verschiedenen Prosobranchierarten zu bestimmten Biozönosen stehen unsere Kenntnisse noch am Anfang. Es ist hierbei zu bedenken, daß auf diesem Gebiete nur Feststellungen von Wert sind, die sich auf genaue und über einen längeren Zeitraum ausgedehnte Beobachtungen an Lokalfaunen stützen. Denn generelle Zuordnung einer Art zu irgendeiner Gemeinschaft kann nur dann für ein größeres Gebiet Geltung haben, wenn man die Gemeinschaft sehr locker definiert; damit wird aber gleichzeitig die biologische Bedeutung der Zuordnung wieder in Frage gestellt, mag sie auch praktisch, z. B. für Bonitierungsarbeiten, häufig ausreichend sein. Daß vollends euryöke Tiere jeder generellen Zuordnung spotten, kann an *Littorina littorea* demonstriert werden, die im Wattenmeer zusammen mit Hydrobien und *Corophium*, in Helgoland, in der *Fucus-serratus*-Zone, zusammen mit *Gibbula cineraria*, Aktinien, *Chiton*, Synaspidien u. a. vorkommt, in zwei Lebensräumen also, die weder als Biotop noch als Biozönose genommen Gemeinsamkeiten haben.

Aus dem Gesagten wird verständlich, daß die besten Kennzeichnungen von Biozönosen, auch was die Prosobranchier anlangt, bisher aus der Umgebung Zoologischer Stationen vorliegen. Für Helgoland hat bereits HEINCKE (1894) mit bewunderungswürdiger Sicherheit die deutlichsten Lebensgemeinschaften erkannt; für den Gullmar-Fjord hat GISLÉN (1930) vorbildliche Kennzeichnungen gegeben; auch für die Kieler Bucht liegen zahlreiche Beobachtungen durch REMANE (1933) vor, die z. T. noch nicht veröffentlicht sind. Alle für die einzelnen Arten erreichbaren Angaben sind vorn in der Artenliste berücksichtigt worden (s. S. IX. b 33/63).

4. Prosobranchier als Kommensalen und Parasiten. — Eine Reihe von Prosobranchierarten sind als Kommensalen und Parasiten in ein $\pm$ enges Abhängigkeitsverhältnis zu anderen Tieren getreten.

Der Nahrungsspezialismus von *Lamellaria perspicua* kommt einem echten Ektoparasitismus schon sehr nahe. Außer Synaspidien (*Leptoclinum*-, *Polyclinum*- und *Botryllus*-Arten) werden auch Monaspidien (z. B. *Cynthia*) und Bryozoen von dieser Art heimgesucht. Möglicherweise gibt es Rassen unter den Lamellarien, die bestimmte Wirtsarten bevorzugen.

Kommensalen oder Ektoparasiten sind wohl alle *Mellanellidae* und *Pyramidellidae*, die im Zusammenhang damit einer Radula

Bei den *Pyramidellidae* und vermutlich auch bei den meisten *Melanell-rissoides*, die als Ektoparasit bezeichnet werden kann, näher beschreiben. Tiere dieser Art (und anderer *Pyramidellidae*) finden sich fast stets in dem von *Mytilus* mit Hilfe der Byssusfäden gebildeten Genist. Wenn bei Niedrigwasser die Miesmuscheln gerade noch von Wasser bedeckt sind, kann man beobachten, wie die Brachystomien, oft zu mehreren am Schalenrand der Muschel sitzend, ihren weit vorstreckbaren Rüssel an den Mantel des Schaltieres heranbiegen und dort längere Zeit belassen (Fig. 209). Es ist offenbar, daß dies eine „Anzapfung“ ist,

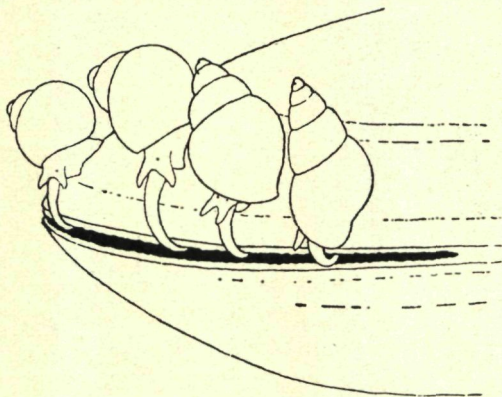


Fig. 209. *Brachystomia rissoides*; 4 Tiere am hinteren Ende einer Miesmuschel parasitierend; 6:1. — Nach PELSENER.

wobei über den Vorgang der Nahrungsaufnahme selbst noch nichts Näheres bekannt ist. Da eine Radula, wie gesagt, fehlt, so ist wahrscheinlich, daß durch Enzymwirkung eine Verflüssigung des Wirtsgewebes herbeigeführt wird, das dann in dieser Form leicht durch den Rüssel aufgenommen werden kann. Für eine solche Annahme würde auch die enorme Ausbildung der paarigen Anhangsdrüsen der Mundhöhle sprechen (eigene, bisher unveröff. Beobachtung). Die Schädigung der Muschel ist dabei sicher gering, und die verbreitete Erscheinung, daß zwischen Wirt und Parasiten ein *modus vivendi* sich gefunden hat, scheint auch hier gegeben. Vor allem ist bemerkenswert, daß die sonst gegen Berührungsreize sehr empfindliche Miesmuschel die Pumpschläuche duldet, ohne die Schalen abwehrend zu schließen.

Der ganze Lebenslauf der Brachystomien spielt sich in engem Zusammenhang mit der Miesmuschel ab, und es scheint überhaupt, als seien die einzelnen Pyramidellidenarten $\pm$ eng mit bestimmten Wirten verbunden. Bei *Brachystomia rissoides* legen die zwittrigen Tiere nach Wechselbegattung ihre Gelege (vgl. S. IX. b 164 und Fig. 143) auf der Miesmuschelschale ab. Die Jungen entschlüpfen als fertige Schnecken, ohne ein freischwimmendes Stadium durchzumachen. Als Wirte für Pyramidellidenarten kommen außer verschiedenen Lamellibranchiern auch andere Prosobranchier, z. B. Littorinen, in Betracht.

Bei *Pyramidellidae* und vermutlich auch bei den meisten *Melanellidae* scheint der Verlust der Radula die einzige Veränderung des Körperbaues zu sein, die in Beziehung zum Parasitismus steht; allenfalls können noch Veränderungen am Darmkanal und seinen Anhangsdrüsen (s. o.) in gleichem Sinne gedeutet werden. Ungleich deutlicher sind die Abweichungen von der Norm freilebender Prosobranchier bei *Pelseneeria*. Hier ist, als eine Faltenbildung des Epipodiums, ein „Scheinmantel“ zur Ausbildung gelangt, der die Schale im Leben zum Teil bedeckt (Fig. 210). Ein Operculum fehlt, ebenso Radula und Kiefer. Der Fuß zeigt normale Entwicklung und ermöglicht dem Tier die Fortbewegung, auch „Lippen-“ und Fußsohlen-drüse sind ausgebildet. Ein vorstülzbarer Rüssel scheint nicht vorhanden zu sein; die Schnauze selbst ist lang und röhrenförmig, und für eine saugende Art der Nahrungsaufnahme spricht die sehr muskulöse Ausbildung des Pharynx. Eigentliche Speicheldrüsen fehlen, in der Proboscis soll aber eine „unbedeutende Drüsenbildung“ (ROSÉN 1910) vorkommen, die vielleicht ein Enzym liefert, das das Wirtsgewebe zu verflüssigen vermag. Jedenfalls konnte ROSÉN ein Exemplar beobachten, das mit seinem Rüssel deutlich ein gerundetes Loch in der Haut



Fig. 210.
Pelseneeria stylifera:
Umrisslinie eines Mikrotom-schnittes durch das ganze Tier.
1 Eingang in die Mantelhöhle,
2 Scheinmantel, 3 Fuß,
4 Mantel.

Im Anschluß an eine
Mikrophotographie ROSÉNS.

seines Wirtes hergestellt hatte. Ein eigentlicher Magen scheint zu fehlen, die Mitteldarmdrüse ist gut entwickelt, ein langer Enddarm führt zur normal am Mantelrand gelegenen Afteröffnung. Auch Niere, Herz, Kieme, Statozysten zeigen keine Abweichungen vom normalen Typ; das Nervensystem ist stark konzentriert. Die Tiere sind, wie schon erwähnt, simultane Zwitter; in der Gonade finden sich getrennte männliche und weibliche Tubuli. Der Species-Name „*stylifera*“ bezieht sich auf den starken Formunterschied zwischen der bauchig aufgetriebenen Schale des parasitisch lebenden Tieres und der turmartig geraden Embryonalschale, die infolgedessen am Apex wie ein stielartiger Fortsatz in die Höhe ragt (Fig. 55).

Parasitismus letzten Grades hat *Enteroxenos östergreni* zu einem formlosen Schlauch werden lassen, der im Innern der Holothurie *Stichopus tremulus* Gunn. lebt. Daß es sich dennoch um einen Prosobranchier handelt, kann nur aus dem Bau der Larven ersehen werden, die echte Veliger mit Schale und Operculum vorstellen.

Enteroxenos östergreni wird am besten mit *Entoconcha mirabilis* verglichen, der von JOHANNES MÜLLER entdeckten und in einer klassischen Darstellung (1852) beschriebenen Schlauchschnecke aus *Synapta digitata*, die allerdings bisher nur im Mittelmeer gefunden wurde.

Entoconcha mirabilis stellt im erwachsenen Zustand einen länglichen Schlauch dar (Fig. 211 A), der im Innern der *Synapta* mit seinem einen Ende an einem Darmgefäß befestigt ist. Eine hier gelegene Öffnung, die man als „Mund“ bezeichnen kann, führt in einen geraden, blindgeschlossenen „Darm“ und steht mit dem Lumen des Darmgefäßes der Holothurie in offener Verbindung. Auch an dem entgegengesetzten Ende des schlauchförmigen Gebildes befindet sich eine Öffnung; hier mündet ein mit Flimmer-epithel ausgekleideter Kanal. Dieser „Flimmerkanal“ führt in einen geräumigen, mit

Epithel ausgekleideten Hohlraum, die sog. „Zentralhöhle“. Außerdem ist ein Eierstock vorhanden, der durch einen kurzen, hufeisenförmig gebogenen Eileiter in den proximalen Teil der Zentralhöhle mündet. Mehr distal, d. h. mehr dem Flimmerkanal genähert, liegt der Hoden in Gestalt einiger völlig freier Kugeln, in deren Inneren sich Samenzellen aller Entwicklungsstufen finden. Der Raum zwischen Zentralhöhle und Außenepithel ist mit Bindegewebe (und vermutlich auch mit Muskulatur) ausgefüllt. Statt mit der „Mundöffnung“ an einem Darmgefäß sitzen die Tiere auch gelegentlich mit der Öffnung des Flimmerkanals, d. h. also mit dem sonst freien Ende, an der äußeren Leibeshöhlenwand befestigt (der in Fig. 211 angenommene Fall!).

Enteroxenos östergreni, von ÖSTERGREN in der Leibeshöhle von *Stichopus tremulus* entdeckt und von KRISTINE BONNEVIE sorgfältig beschrieben (1902), ist sehr ähnlich wie *Entoconcha* gebaut; nur fehlen die als „Mund“ und „Darm“ bezeichneten Teile (vgl. Fig. 211 A, B). Die Tiere sitzen vielmehr mit dem Ende, das den Flimmerkanal ent-

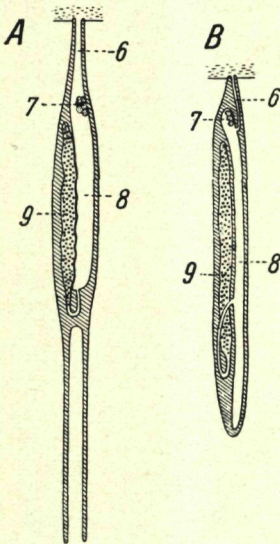


Fig. 211.
Entoconcha mirabilis (A) und
Enteroxenos östergreni (B);
schematisches Längsschnitte.
6 Flimmerkanal, 7 Hoden,
8 Zentralhöhle, 9 Eierstock.
Nach BONNEVIE.

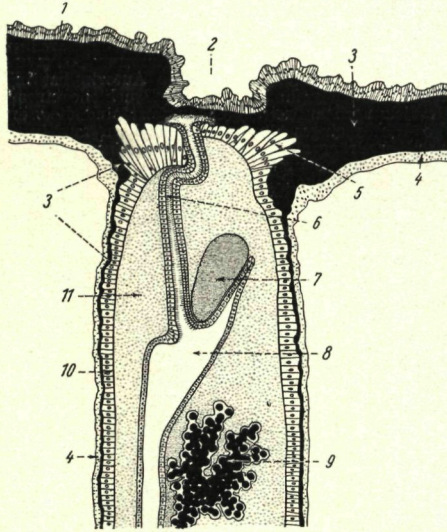


Fig. 212.
Enteroxenos östergreni; Schnitt durch das Vorderende des in die Darmwand seines Wirtes (*Stichopus*) eingesenkten Parasiten.
1 Darmepithel des Wirtes, 2 Einsenkung in der Darmwand des Wirtes, 3 Bindegewebe des Wirtes, 4 peritoneales Epithel des Wirtes, 5 kolbenförmig verlängerte Epithelzellen des Parasiten, 6 Flimmerkanal, 7 Hoden, 8 Zentralhöhle, 9 Eierstock, 10 Epithel des Parasiten, 11 Bindegewebe des Parasiten.
Original, halb schematisch, nach den Zeichnungen und Angaben BONNEVIES kombiniert.

hält, an der Darmwand ihres Wirtes fest. Auch hier findet sich eine Zentralhöhle, in die hinein die Produkte des langgestreckten Eierstocks durch einen schleifenförmig verlaufenden Eileiter gelangen; auch hier ein proximal gelegener Hoden. Sehr eigentümlich ist die Verbindung des Parasiten mit dem Wirt: Das die offene Mündung des Flimmerkanals tragende Ende ist stempelartig verbreitert und in das Bindegewebe der Darmwand des Wirtes eingesenkt, wobei einzelne der Epithelzellen der Schnecke zapfenartig vorspringen (Fig. 212). Eine zarte Lage von Bindegewebe der Holothurie und von peritonealem Epithel ihres Darmes überzieht von der Ansatzstelle aus den ganzen Parasiten, der demnach ringsum in eine dünne Hülle von Wirtsgewebe eingeschlossen ist. Die Verbindung dieser Hülle mit dem Außenepithel der Schnecke ist dabei eine so enge, daß es anfänglich Schwierigkeiten gemacht hat, beide voneinander zu unterscheiden; Kerngrößen und Färbbarkeit sind allerdings etwas verschieden.

In den meisten Fällen besteht keine offene Verbindung zwischen dem Flimmerkanal und dem Darmlumen des Wirtes; wohl aber zeigt das Darmepithel hier eine Einsenkung und gelegentlich auch eine Verletzung, die vielleicht etwas mit dem Eindringen des Parasiten von außen her zu tun hat (vgl. unten).

Bei beiden Arten tritt Selbstbefruchtung ein, und die Eizellen entwickeln sich in der Zentralhöhle. Sie machen eine typische Prosobranchierfurchung durch und werden zu Larven, die alle Organe typischer Veliger aufweisen. Die Larvenschale ist bei *Enteroxenos* in einer Ebene gewunden und bilateral-symmetrisch, während sie bei *Entoconcha* einen deutlich asymmetrischen Bau aufweist.

Bei beiden Arten liegen stets eine Anzahl von Larven gemeinsam in einer Hülle, bei *Entoconcha* sind es 15 bis 30, bei *Enteroxenos* 40 bis 60; bei der zweiten Art sind alle Hüllen nochmal in eine schleimige Masse eingebettet, die sie zu einer langen, ununterbrochenen Schnur verbindet. Zweifellos liegen die Dinge in beiden Fällen so, daß die Schnecke in ihre Zentralhöhle hinein laicht; BONNEVIE hat für *Enteroxenos* nachgewiesen, daß der Eileiter drüsige Wandungen hat; hier werden also die Hüllen um die Eizellen geliefert, die so zu regelrechten Kokons vereinigt werden.

Es ist bisher nicht bekannt, was mit den Veligerlarven geschieht und auf welchem Wege eine solche Larve zu einem neuen Parasiten in einer Holothurie werden kann. Doch lassen die Beobachtungen KRISTINE BONNEVIES (1902) wenigstens für *Enteroxenos* bestimmte Vermutungen zu. Die Autorin hat in der Darmwand ganz junge Stadien von Parasiten gefunden, die nur Bruchteile eines mm messen und als kaum sichtbare Verdickungen auftreten. Schon jetzt sind die Parasiten von Bindegewebe und Epithel des Wirtes eingeschlossen und wachsen nun in dieser Hülle, sie ausweitend und vor sich her drängend, heran. Von Organen der Veligerlarve ist auch in den frühesten Stadien keine Spur mehr vorhanden; die Parasiten bestehen anfänglich aus zwei ineinandergeschachtelten Epithelkugeln, zwischen denen einzelne Mesodermelemente gelegen sind. Aus der inneren Epithelkugel entstehen Zentralhöhle und Flimmerkanal, aus der äußeren das Außenepithel des Parasiten, das an der Einpflanzungsstelle durch kolbenförmige Elemente besonders gekennzeichnet ist; die mesodermalen Elemente bilden ein eigentümliches Bindegewebe mit nur wenig Interzellularsubstanz, ferner Muskulatur und Keimzellen.

Die Lage der jüngsten Parasiten nahe dem Lumen des Wirtsdarmes und meist hier anzutreffende Verletzungen (vgl. S. IX. b 217) im Darmepithel machen bereits wahrscheinlich, daß die Infektion vom Darm lumen aus erfolgt. Ferner konnte beobachtet werden, daß reife Parasiten mit nach außen gebracht werden, wenn die Holothurie auf einen Reiz hin ihren Darmkanal ausstößt.

In einem gewissen Alter bilden die Schneckenschläuche ihren Flimmerkanal zurück und verlieren ihre Haut, d. h. das eigene Epithel + Bindegewebe und Peritonealepithel des Wirtes. Solche dünnwandigen Muskelschläuche platzen äußerst leicht, wenn sie von der Holothurie ausgestoßen werden, und dann geraten die Kokons mit den Larven ins Freie. Die Kokonhüllen selbst erweisen sich als zäh; es scheint die Möglichkeit zu bestehen, daß sie geschlossenen mit Nahrung in den Mund oder mit dem Flimmerstrom in den After einer Holothurie gelangen; so würde eine „trupweise“ Infektion erfolgen können. Mit dieser Annahme steht gut in Übereinstimmung, daß auch in der Darmwand die Parasiten selten allein, sondern meist zu Gruppen gehäuft auftreten: Vermutlich wurde die Hülle des Kokons erst im Darm aufgelöst, und alle nun mit einem Male in Freiheit gesetzte Larven drängen an Ort und Stelle in das Darmepithel ein.

Eine ganze Reihe von Fragen, den Lebensweg von *Enteroxenos* betreffend, stehen noch offen, und es wäre besonders wertvoll, über die tiefgreifenden histologischen Umwandlungen etwas zu erfahren, die sich zwischen Veligerlarve und dem jungen Darmparasiten abspielen müssen.

Aus der recht erheblichen Ähnlichkeit der beiden Parasitenformen auf eine nahe Verwandtschaft von *Enteroxenos* und *Entoconcha* zu schließen, erscheint nicht ohne weiteres angängig. Es ist durchaus denkbar, daß eine so weitgehende Reduktion, wie sie hier im Zusammenhang mit Parasitismus auftritt, auch bei weniger nahe verwandten Formen Grundpotenzen freilegt, die vielleicht allen Arten vom Prosobranchiertypus gemeinsam sind. Auf einen gewissen verwandtschaftlichen Abstand zwischen *Enteroxenos* und *Entoconcha* könnten sogar die Verschiedenheiten der Larvenschale schließen lassen.

6. Prosobranchier als Wirte. — In weitem Umfang dienen Prosobranchier als Haus- und Gastwirte für Epöken, Paröken, Entöken, Kommensalen und Parasiten.

HOFKER (1930) hat die Besiedelung der Schalen lebender Hydrobien in der Zuiderzee beschrieben. Es ist bemerkenswert, daß die betreffenden Epöken nur in diesem Biotop für *Hydrobia stagnalis* kennzeichnend sind, hier allerdings eng an die Schnecke gebunden zu sein scheinen und in so gut gekennzeichneten Formen auftreten, daß zwei von ihnen als neue Arten beschrieben worden sind. Es handelt sich ausschließlich um Ziliaten, eine *Zoothamnium*-Art (*Z. hydrobiae* Hofker),

einen *Stentor* (*Stentor auricula* Gruber) und um 3 gehäusebauende Arten (*Cothurnia innata* O. F. Müll., *Vaginicola hydrobiae* Hofker und *Stichotricha muelleri* Lachmann; vgl. auch S. II. c 91, 132, 136).

Von Metazoen sind als Bewohner der Schalenaußenfläche *Balanidae* häufig und fehlen z. B. kaum einer älteren *Buccinum*-Schale. Als sonstige Epöken kommen Algen, Hydrozoen und Bryozoen in Betracht. Unter den Hydrozoen sind es vor allem die *Hydractinia*-Arten, die in den arktischen Gebieten auf den Schalen lebender Gastropoden, in erster Linie auf *Buccinidae*, häufig zu finden sind, während man sie in der Nord- und Ostsee meist nur auf den von Einsiedlerkrebsen bewohnten Schalen beobachtet. *Nassa reticulata* trägt auf ihrer Schale häufig einen dichten Pelz von *Hydractinia carnea*. Über einen hübschen Fall, wie in den Überlagerungsgebieten der Verbreitung ein marines Hydrozoon eine Süßwasserschnecke besiedelt, hat STAMMER (1928) berichtet: Er fand auf der Schale eines *Theodoxus fluviatilis* eine wohlentwickelte Kolonie von *Clava multicornis* (Forskål). — Unter den Bryozoen kommen die flach inkrustierenden *Membranipora*-Arten auf vielen Prosobranchierschalen vor, die auch für zahlreiche andere Arten oft gute Fundstätten sind (MARCUS 1926, vgl. S. VII. c 74). Bemerkenswert ist die Beobachtung GIARDS, daß *Membranipora* und *Alcyonidium* sich auch auf dem Mantel von *Lamellaria perspicua* ansiedeln (S. VII. c 74).

Während reine Epöken wohl in den meisten Fällen für die betreffende Schnecke bedeutungslos sind, ändert sich die Sache, wenn sich Mitbewohner in der Schale selbst einnisten. Ein sehr charakteristischer Fall dieser Art kann in Helgoland jederzeit beobachtet werden: Die Schalen von *Gibbula cineraria* und, in geringerem Maße, von *Littorina littorea*, *L. obtusata* und *Nucella lapillus* sind von *Polydora ciliata* Jonst. bewohnt.

Schon SWAMMERDAM hat in seiner „Biblia naturae“ beschrieben, wie die Schale der „alikruik“ (= *Littorina littorea*) von kleinen Würmchen zerfressen wird. In der Tat befallen die Polydoren die Schalen gelegentlich in solchen Mengen, daß die in allen Richtungen verlaufenden Bohrgänge des Wurmes die Festigkeit der Schale vermindern und daß schließlich auch an der Oberfläche Stellen auftreten, die einen zerfressenen Eindruck machen. Es kommt bei Littorinen sogar vor, daß der Apex infolge der Bohrtätigkeit von *Polydora* ganz abfällt und das Tier dann des entstandene Leck mit einer dünnen Kalklamelle wieder verschließt (DOLLFUS 1932). Der Befall erfolgt durch die im Plankton zu bestimmten Zeiten ungemein häufigen *Polydora*-Larven, die nach der Metamorphose in allen möglichen geeigneten Gegenständen, u. a. z. B. auch im Kreidegestein der Helgoländer Düne, zu bohren beginnen. Sie bilden lange, unregelmäßige Gänge, für die ein 8-förmiger Querschnitt kennzeichnend ist, weil die Würmer die Eigentümlichkeit haben, in der Mitte der Röhre eine Scheidewand aus verklebtem Sand und Schlamm zu errichten; im ganzen entsteht auf diese Weise eine U-Röhre.

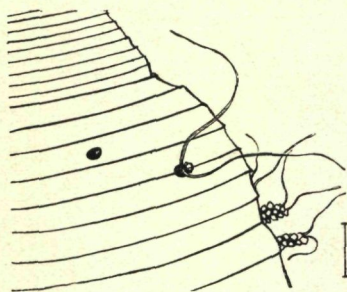


Fig. 213.

Gibbula cineraria;

Teil der Schalenoberfläche eines lebenden Tieres mit Bohrlöchern von *Polydora*; aus einigen Öffnungen schauen die lebhaft bewegten Tentakel des Wurmes heraus; Bohrlöcher zum Teil mit Kaminen aus Sandkörnern; Maßstab 1 mm. — Original.

Aus den nach außen liegenden Öffnungen der Röhren strecken die Polydoren zwei lange, kontraktile und stets lebhaft schwingende Tentakel heraus. Manchmal errichten sie um die Öffnung eine Art „Kamin“ aus zusammengeklebten Sandkörnern (Fig. 213).

Einen besonders merkwürdigen Eindruck machen die schwingenden Tentakel der Polydoren bei den mit Vorliebe befallenen Exemplaren von *Gibbula cineraria* (Fig. 213): Sie gleichen hier fast, vor allem in der Art der Bewegung, den ebenfalls stets lebhaft bewegten Epipodialtentakeln des kriechenden Tieres. Noch aus einem anderen Grunde ist gerade die Besiedelung von *Gibbula* bemerkenswert; bei dieser Art bewohnt fast stets ein Wurm den Nabel, dessen Öffnung dann durch verklebte Sandkörner und dergl. verengt zu sein pflegt. Es ist nicht sicher, ob sich hier von vornherein eine Larve einzunisten pflegt oder ob der Nabel von älteren Polydoren besiedelt wird, die bis dahin in der Schale gebohrt haben; Verbindungen der Bohrgänge mit dem Lumen des Nabels konnte ANKEL jedenfalls häufig beobachten. Es ist aber zu bedenken, daß die Polydoren keineswegs immer die Neigung erkennen lassen, in Kalk zu bohren, sondern sich auch, ohne zu bohren, in anderem, nichtkalkigem Material einnisten, wie z. B. in Ritzen und Löchern des Helgoländer Buntsandsteins und im Torf der Zuiderzee, wo sie Röhren aus einer zarten, gelatinösen Substanz anlegen (HOFKER). Es wäre also denkbar, daß auch der Nabel der *Trochidae* von nicht bohrenden Polydoren besiedelt würde. Durchbohrt findet man hingegen fast immer den Apex, aus dem dann ebenfalls ein Tentakelpaar herauszuschauen pflegt.

Über den Vorgang des Bohrens ist nichts Genaueres bekannt. SÖDERSTRÖM (1920) vermutet, daß paarige Drüsen, die in den Borstensegmenten 7 bis 10 gelegen sind und ventral ausmünden, beim Bohrvorgang durch chemische Wirkung beteiligt sind.

Auf den Schalen von *Trochidae* und *Naticidae*, auf *Turritella*- und *Nassa*-Schalen kommt das Bryozoon *Lepralia edax* (Bsk.) vor, das ebenfalls die besetzte Schale durch eine (noch nicht näher untersuchte) Resorption angreift, dabei allerdings durch eigene Kalkbildung den Schaden sozusagen wiedergutmacht (nach HINCKS 1880 aus MARCUS 1926, S. VI. c 74). Oberflächlich in Molluskenschalen minieren ferner Bryozoen der Gattungen *Terebripora* und *Spathipora* (MARCUS 1926, S. VI. c 74).

Schließlich kommt der Bohrschwamm *Cliona* ebenso wie in La-

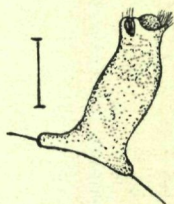


Fig. 214.
Scyphidia fischeri Drap.,
ein peritriches Infusor
auf dem Penis von
Truncatella truncata;
Maßstab 10 μ .
Nach LACHMANN.

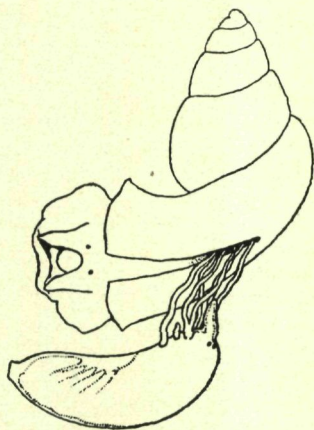


Fig. 215.
Monstrilla helgolandica, noch nicht aus-
gewachsenes Exemplar, aus einer
Brachystomia rissoides durch Eröffnung
der Mantelhöhle entfernt; 16:1.
Nach PELSENER.

mellibranchierschalen in den Gehäusen von Prosobranchiern (*Patella*, *Neptunea*, *Buccinum*, *Tritonalia*) vor.

Auch die frei aus der Schale ragenden Teile des Weichkörpers werden von Epöken, hauptsächlich allerdings von Protozoen, besiedelt. Hier

ist in erster Linie die Gattung *Scyphidia* Duj. zu nennen, die zu den Peritrichen gehört (vgl. S. II. c 124, 181). Eine Art, die als *S. fischeri* Drap. bezeichnet worden ist, kommt auf dem Penis von *Truncatella truncatula* vor (Fig. 214), eine andere, *S. hydrobiae* Kahl, auf Tentakeln und Schnauze von *Hydrobia*, bei einzelnen Tieren in großer Zahl, bei anderen fehlend, und eine dritte (*S. physarum*) ist auf *Theodoxus* am Meeresstrand bei Wisby gefunden worden.

Auf den Kiemen von *Patella vulgata* kommt eine *Trichodina*-Art vor, *T. patellae*, bisher allerdings nur im Mittelmeer beobachtet, auf *Theodoxus fluviatilis* eine andere *Trichodina*-Art, *T. baltica* (vgl. S. II. c 123). Unter dem stets gleichmäßig feuchten Mantelrand der Patellen finden übrigens auch Paröken wohlgeschützten Platz: Hier lebt häufig ein Strudelwurm, *Monotus fuscus*.

In der Mantelhöhle von *Bithynia tentaculata* kann man nicht selten einen kleinen *Chaetogaster* beobachten, über dessen Lebensweise dort bisher nichts Näheres bekannt zu sein scheint.

Zum regelrechten Parasiten in der Mantelhöhle von *Brachystomia rissoides* ist ein Kopepode, *Monstrilla helgolandica* (vgl. Teil X. c₂), geworden, so daß also hier der Parasit selbst wieder einen Parasiten beherbergt (Fig. 215). Wie Eier oder Larven der *Monstrilla* in die Mantelhöhle gelangen, ist nicht bekannt. Jedenfalls wächst der Krebs dort heran, indem er lange, wurzelartige Fortsätze aussendet, die mit dem Körper des Wirtes in innige Verbindung treten: So lebt er eine ganze Weile, nimmt an der Verwertung des *Mytilus*-Gewebes durch die *Brachystomia* mittelbar teil und verläßt schließlich, gegen Ende des Sommers, die schützende Wohnung, um als freischwimmendes Tier geschlechtsreif zu werden.

Auch in den Binnenräumen der Schnecken finden sich Einwohner, die dann stets auf Kosten des Wirtes leben und als Parasiten zu gelten haben. An erster Stelle kann hier der Ziliat *Protophrya ovicola* Kofoid genannt werden (vgl. S. II. c 162), weil man ihn gewissermaßen „beim Eindringen“ in die Hohlräume des Schneckenkörpers beobachten kann. Das Tier lebt nämlich beim ♂ von *Littorina saxatilis* in der Mantelhöhle zwischen den Kiemenblättchen, beim ♀ dagegen im Brutraum auf den Eiern, hier häufig in großer Zahl. Ähnlich wie *Trichodina pediculus* auf den Hydren laufen die Protophryen mit ihrem gestreckt scheibenförmigen, ventral etwas eingebuchteten Körper auf den Eihüllen umher, nur gelegentlich einmal eine kurze Strecke freischwimmend. Nach den Beobachtungen LINKEs (1933) scheint ihre Zahl jahreszeitlichen Schwankungen zu unterliegen; am seltensten sind die Parasiten im IV. und V. Daß die Tiere, wie das ihr Beschreiber CÉPÉDE (1910) und später PEL-SENEER angenommen haben, für Mißbildungen der Embryonen unmittelbar verantwortlich zu machen wären, hat LINKE (1933) mit Recht als unwahrscheinlich bezeichnet.

Die Infektion der jungen Littorinen findet im Brutraum des Muttertieres statt, wie CÉPÉDE gezeigt hat (Fig. 216). ANKEL fand auch auf Schnitten bereits hier die Parasiten in der Mantelhöhle älterer Embryonen. Beim ♂ werden sie dort verbleiben, beim ♀ nach Ausbildung des

Brutraumes in diesen vordringen. Auch der Samenleiter des ♂ wird gelegentlich befallen. In *Littorina obtusata* sind den Protophryen ähnliche Parasiten beobachtet worden, für die CÉPÈDE eine besondere Gattung und Art (*Isselina intermedia* Cép.) aufgestellt hat (vgl. auch S. II. c 162).

Im Magen, im Enddarm und wahrscheinlich auch in der Niere von *Buccinum undatum* und *Neptunea antiqua* lebt ein endoparasitischer Strudelwurm (*Graffilla buccinicola* Jameson [JAMESON 1897]). Eine nah verwandte Form, *G. muricicola* v. Ihg., ist durch V. IHERING (1880) bei *Murex brandaris* und *M. trunculus* in der Niere gefunden und beschrieben worden. Nach V. GRAFF (1882) zeigt die Art Reduktionen an den Sinnesorganen und am Nervensystem, die offenbar mit dem Parasitismus zusammenhängen; BÖHMIG (1886) und WAHL (1906) haben anatomische Einzelheiten mitgeteilt.

In der Niere von *Buccinum undatum* lebt auch ein zu den Aggregaten (s. Teil II. g) zu rechnendes Sporozoon, *Merocystis kathae* Dakin

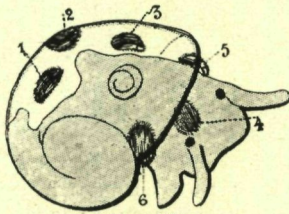


Fig. 216.
Protophrya ovicola Kofoid,
in einem Jungtier von *Littorina*
saxatilis; die Parasiten sind mit
Zahlen bezeichnet; etwa 100:1.
Nach CÉPÈDE.

(FOULON 1914). Verwandte Arten kommen bei Tintenfischen vor und stehen im Wirtswechsel mit brachyuren Dekapoden, die sich infizieren, wenn sie Kot oder Leichenteile von Tintenfischen fressen. In den Krabben leben die agamen Generationen, in den Tintenfischen die geschlechtigen Formen. Auch in der Wellhornschnecke findet man nur die Sexualstadien; der zweite Wirt ist noch nicht ermittelt.

Aus dem Hoden von *Cerithium vulgatum* und *Turritella communis* sind Gregarinen bekannt geworden, die zu einer teilweisen Kastration führen können; TRÉGOUBOFF (1918) hat die in *Cerithium* lebende Form *Gonospora testiculi* monographisch behandelt. Ferner kommen in Prosobranchiern Zygoten und Sporen von Porosporiden vor, von Gregarinen, die als wurmförmige Tiere im Darm von Krebsen parasitieren (HATT 1927, 1928). Am genauesten bekannt ist der Lebenskreis der im Hummer lebenden *Porospora gigantea* van Ben. Die Gymnosporen dringen in die Kiemen von *Nassa mutabilis* ein und werden hier von Phagozyten aufgenommen. In den Phagozyten spielen sich die Kopulationsvorgänge ab, in den entstehenden Zygoten wächst je eine junge Gregarine heran, die wieder in den Darm eines Hummers gelangen muß, um den Lebenskreis zu vollenden. Andere Formen haben ihre Geschlechtsstadien in *Gibbula*- und *Cerithium*-Arten (vgl. auch DOFLEIN & REICHENOW, Lehrbuch der Protozoenkunde [5. Aufl.; Jena 1929] und REICHENOWS Bearbeitung der Sporozoa in Teil II. g dieses Werkes).

Groß ist die Zahl der in Prosobranchiern zur Beobachtung gekommenen Trematodenarten, von denen man allerdings in den meisten Fällen nur die Zerkarien kennt; den erwachsenen Wurm wird man in Fischen oder Wasservögeln zu vermuten haben. Unter den rein

marinen Arten ist Zerkarieninfektion nachgewiesen bei *Gibbula cineraria*, den 3 *Littorina*-Arten, *Trivia monacha*, *Nassa reticulata*, unter den Brackwasserformen bei *Theodoxus fluviatilis*, *Hydrobia ulvae* und *H. stagnalis*, während *H. jenkinsi* von Infektion fast frei zu bleiben scheint (ROBSON 1923). Besonders häufig treten Zerkarien bei den *Viviparus*- und *Bithynia*-Arten, schließlich bei *Valvata piscinalis* auf. Viele der Zerkarien hat man benannt (Aufzählung bei SIMROTH); doch ist die Bedeutung solcher Bezeichnungen natürlich gering, solange nicht der ganze Lebenszyklus des betreffenden Saugwurmes bekannt geworden ist (vgl. auch SPREHN in diesem Werke S. IV. c 22 ff.). Über die parasitäre Kastration durch Trematodenlarven und ihre Folgen wurde oben (S. IX. b 157) schon berichtet.

In *Nassa reticulata* ist die Larve eines Zestoden (*Echinobothrium*) gefunden worden, der den Diphylliden zuzurechnen ist und als reifer Wurm vermutlich in Haien lebt (LESPÈS nach PELSENEER).

Nach dem Tode ihrer Erzeuger gewinnen die Gehäuse der Prosobranchier Bedeutung für Einmieter aller Art. In erster Linie sind es, wie bekannt, Einsiedlerkrebse, die die reiche Auswahl von Behausungen aller Größen zu nutzen wissen. Kleinste findet man etwa in *Lacuna*-, größte in *Buccinum*- und *Neptunea*-Schalen, dazwischen wird an *Gibbula*-, *Littorina*-, *Nassa*-, *Lunatia*- und anderen Schalen alles bezogen, was im Augenblicke greifbar und passend ist. — Mit Vorliebe werden Prosobranchierschalen, die einen *Eupagurus* beherbergen, von *Hydractinia echinata* Flem. oder von *Podocoryne carnea* Sars überzogen (s. S. III. b 39). Diese Kolonien von Hydroidpolyphen scheiden auf der Schale einen krustenartigen Überzug ab, eine Peridermbildung der Stolonen, mit stacheliger Oberfläche (Fig. 217). Eigentümlich ist, daß der Polyp mit dieser Peridermbildung nicht nur den Mündungsrand des Gehäuses ausflückt, wenn er beschädigt ist, sondern die Mündung sogar erweitert, indem er der ursprünglich kalkigen Wandung eine Fortsetzung aus organischer Substanz anstückt. Schon 1891 hat AURIVILLIUS auf diese Erscheinung hingewiesen, die seitdem, nach der Literatur zu schließen, der Aufmerksamkeit der Fachgenossen entgangen zu sein scheint. Im Endergebnis leistet hier die Hydrozoenkolonie das gleiche wie die Aktinie *Adamsia* mit ihrer Fußscheibe: Der Wohnraum wird erweitert, ein Umziehen wird für den Krebs überflüssig. Die Form der neugebildeten Mündung entsteht unter dem Einfluß des ständig aus- und einschlüpfenden Krebskörpers, entspricht also natürlich nicht dem Bauplan der ursprünglichen Schale, an deren Mündung vielmehr eine meist ohrförmige Erweiterung entsteht (Fig. 217). Bemerkenswert und vorläufig nicht geklärt ist die Erscheinung, daß die neugebildete Wand

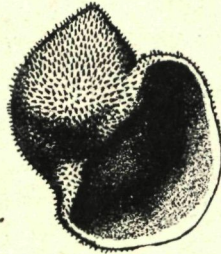


Fig. 217.
Littorina littorea;
Schale, die, während sie
von einem *Eupagurus*
bewohnt wurde, gleichzeitig
einen Bewuchs von
Hydractinia echinata
erhielt; die ohrförmige
Erweiterung der Mündung
ist das Werk von
Hydractinia echinata;
etwa nat. Gr.
Nach AURIVILLIUS.

nicht allein aus dem organischen Balkenwerk des Periderms besteht, sondern daß zwischen den Balken Kalkablagerungen auftreten, für die AURIVILLIUS, wohl sicher zu Unrecht, den Krebs verantwortlich machen möchte. Auch Resorption der ursprünglichen Kalkschale hat AURIVILLIUS nachgewiesen; ja, es kann vorkommen, daß das kalkige Material der Prosobranchierschale völlig verschwindet und die organische Substanz des Polypen ganz an seine Stelle tritt. *Littorina*- und *Nassa*-Schalen, die in dieser Weise durch *Hydractinia* erweiterte Mündungen zeigten, hat ANKEL im Jadebusen und im Sylter Watt in zahlreichen Exemplaren sammeln können.

Der Rankenfüßer *Alcippe lampas* Hancock bohrt sich in die Schalen von *Buccinum*, *Natica* oder *Neptunea* ein, und zwar so gut wie ausschließlich in solche, die von einem *Eupagurus* bewohnt sind.

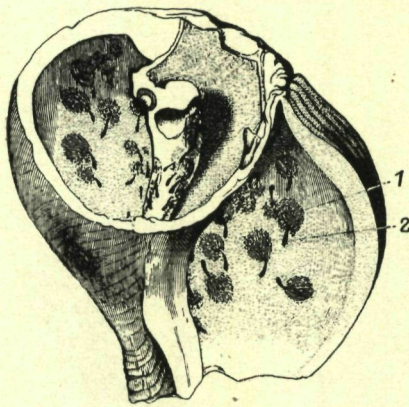


Fig. 218.
Neptunea antiqua; Schale, von *Alcippe lampas* befallen; etwa nat. Gr. — Nach HANCOCK.



Fig. 219.
Trichotropis borealis;
leeres Gehäuse,
dessen Mündung
nachträglich von
einem Einmieter
zum Teil zugebaut
worden ist.
Original.

Bevorzugt wird dabei die Innenseite der Schale im Bereich der letzten Windung (Fig. 218). Die eingehohten Tiere sind sämtlich ♀, an denen zahlreiche Zwerg-♂ leben (HANCOCK 1849, SIMROTH, KÜHNERT 1934).

Außer Einsiedlerkrebsen sind vor allem Gephyreen als Einmieter in leeren Prosobranchierschalen zu nennen. So werden leere Schalen von *Aporrhais pes pelecani* und *Turritella* von *Phascolion* besiedelt²⁴⁾; solche Gehäuse werden von dem Wurm an der Mündung und im Innern durch verklebten Sand und Schlick verengert. Auch von *Trichotropis*-Schalen aus dem Berliner Museum (Fundort Tromsø) wiesen auffallend viele (5 von 12) Spuren eines Einmieters auf; die Mündung war bis auf eine kleine, kreisrunde, der Außenlippe genäherte Öffnung verklebt (Fig. 219), und dieser Verbau reichte etwa 3 bis 4 mm in die Tiefe des Gehäuses. Als „Täter“ kommt der Form der ausgesparten Öffnung nach auch hier wohl nur ein Wurm in Frage; vermutlich handelt es sich ebenfalls um eine *Phascolion*-Art (vgl. auch S. VI. d 21 ff. und 33).

²⁴⁾ Ich verdanke Herrn Prof. HAGMEIER (Helgoland) den Hinweis auf diese Erscheinung, und ich konnte durch sein Entgegenkommen *Phascolion* in *Aporrhais*-Schalen eine Zeitlang im Seewasseraquarium des Gießener Instituts halten.

7. Natürliche Feinde. — Für Prosobranchier, die zeitweise oder dauernd oberhalb des Wasserspiegels leben, sind Seevögel die wichtigsten natürlichen Feinde. An den englischen Küsten fressen z. B. Austernfischer mit Vorliebe Patellen, die sie, wenigstens wenn es sich um junge Exemplare handelt, mit ihrem Schnabel abhebeln und mitsamt der Schale verspeisen (A. H. COOKE). Auch Ratten, in der Nähe der Hafenstädte häufig, fressen Patellen und können mit Hilfe ihres kräftigen Gebisses selbst größere Tiere loslösen (A. H. COOKE). In flachem Wasser werden Prosobranchier ebenfalls manchen Vögeln zur Beute. Ein bevorzugtes Fressen scheint *Lacuna divaricata* zu sein, wie schon JEFFREYS angibt und neuerdings durch VAN BENTHEM JUTTING für die Zuiderzee bestätigt worden ist. JAECKEL (1933) und NEUBAUR (1922) haben den Mageninhalt von Bläbhühnern (*Fulica atra* L.) untersucht und vornehmlich *Viviparus viviparus* und *Bithynia tentaculata* darin gefunden, die als Nahrung aufgenommen wurden. Daneben wurden gelegentlich marine Arten beobachtet (*Lunatia nitida*, Bruchstücke von *Littorina littorea*, *L. obtusata* und *L. saxatilis*), die wohl als „Steinchen“ und nicht als Nahrung von dem betreffenden Tier auf dem Zuge aufgenommen worden waren.

Im übrigen werden marine Prosobranchier hauptsächlich von Fischen gefressen. Dorsche fressen sogar *Buccinum*, und es wird ein Fall berichtet, wo ein einziger Dorschmagen 30 bis 40 Wellhornschalen enthielt. In den meisten Fällen werden allerdings nicht die ganzen Tiere mitsamt der Schale aufgenommen, sondern der Fisch beißt der Schnecke den Fuß ab. Auch das seltenere *B. humphresianum* ist im Dorschmagen gefunden worden; ferner sollen *Anarrhichas* und Haie (? ANKEL) nach VAN BENTHEM JUTTING *B. undatum* fressen. Im Schellfischmagen hat man *Lora turricula*, *L. trevelyana* und *Trichotropis borealis* gefunden (JEFFREYS), bei *Anarrhichas* und beim Kabeljau *Turritella communis* (VAN BENTHEM JUTTING). An der Küste der Hebriden soll nach JEFFREYS auch *Gibbula cineraria* ein beliebtes Fressen der Fische darstellen.

Die Untersuchungen HERTLINGS (1928) über den Mageninhalt von *Pleuronectidae* und einiger anderer Ostseefische haben zu der Feststellung geführt, daß kleinere Schollen in ziemlichen Mengen Hydrobien fressen. Allerdings ist hier offenbar der Verschluß durch das Operculum so wirksam, daß die kleinen Schnecken in vielen Fällen wieder lebend abgehen und so unter Umständen auch verschleppt werden können. Klieschen und Flundern nehmen die Hydrobien nur in geringem Umfange auf, und die größeren Plattfische verschmähen diese Beute völlig.

In ihrem typischen Biotop, auf den Schlickflächen des Wattenmeeres, scheinen die Hydrobien einen spezifischen Feind zu haben. Nicht allzu häufig, aber in ziemlich gleichbleibender Menge findet sich unter ihnen

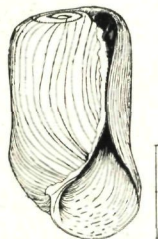


Fig. 220.
Retusa truncatula
Brug.; ein ständiger
Begleiter der
Hydrobien und
vermutlich ihr Feind;
Maßstab 2 mm.
Original, nach
Exemplaren aus dem
Jadebusen.

ein kleiner Opisthobranchier (*Retusa truncatula*; Fig. 220). Es ist bisher nicht bekannt, auf welchem Wege er sich der Hydrobien bemächtigt; aber es ist sehr wahrscheinlich, daß er es tut.

Inwieweit Raubprosobranchier andere Prosobranchier angreifen, wurde oben (S. IX. b 88 ff.) bereits geschildert. Sehr hart-schalige Prosobranchier, wie etwa *Nucella lapillus*, dürften kaum Feinde haben. Im Aquarium allerdings werden sie von ihresgleichen angebohrt. Es müßte geprüft werden, ob dies auch in freier Natur hin und wieder vorkommt.

Als Feinde kommen schließlich noch Seesterne in Betracht. G. CHR. HIRSCH hat in Neapel in drei Fällen beobachtet, daß *Murex trunculus* von *Asterias glacialis* überwältigt und gefressen wurde. Das geschah im Prinzip auf dem gleichen Wege, der die Seesterne bei Lamellibranchiern zum Ziele führt: Durch gleichzeitigen Zug am Schalenrand und am Operculum überwindet schließlich der Seesterntonus den Tonus der Schnecke. Einmal zog (nach G. CHR. HIRSCH) ein *Asterias* 14 Std., bis es ihm gelang, die Schnecke zu besiegen.

Wirtschaftliche Bedeutung Schädlich für den Menschen werden in gewissem Umfange die auf den Austernbänken vorkommenden Prosobranchier, soweit sie Nahrungskonkurrenten der Auster sind (*Crepidula fornicata*) oder die Auster anbohren (*Urosalpinx cinerea*, *Tritonalia erinaceus*, *Nucella lapillus*). Die Pantoffelschnecken werden an der englischen Küste durch Abfischen in größerem Maßstabe bekämpft. Zur Bekämpfung von *Urosalpinx* wenden die Amerikaner (vgl. ORTON 1930) Fallen an: Es hat sich gezeigt, daß die Tiere, vor allem im Frühjahr, mit Vorliebe auf harten Untergrund, auf Steine und Felsen hinaufkriechen, vermutlich, weil sie auf solcher Unterlage besonders gern laichen. Betonblöcke, die man auf die Austernbänke hinabläßt, haben für sie die gleiche Anziehungskraft und werden ihnen so verderblich: Man kennzeichnet die Klötze durch Bojen, nimmt sie täglich mindestens einmal auf, entfernt und vernichtet die zahlreich angesammelten Schnecken.

Ein ausgesprochener Fischereischädling ist *Buccinum undatum*. Die Wellhornschnecken fallen nämlich mit Vorliebe die in den Netzen der Fischer gefangenen Fische an, und man findet sie dann gelegentlich zu 10 bis 20 an einer Scholle fressend vor. Da die Tiere stellenweise sehr häufig sind (bis zu 2 Stück auf 1 qm), so wird die Angabe verständlich, wonach in dänischen Gewässern jährlich etwa ein Drittel des Fanges durch *Buccinum* vernichtet werden soll (DAKIN 1912). Man hat daher in Dänemark auch regelrechte Feldzüge gegen die Schnecke eröffnet, und DAKIN berichtet, daß ein Motorboot in 7 mon 45 t *Buccinum* gefangen und der Vernichtung zugeführt habe. In Helgoland suchen die Wellhornschnecken mit Vorliebe die von den Fischern auf den Felsgrund herabgelassenen Hummerkörbe auf und werden dann dadurch lästig, daß sie den Köder vertilgen und sich in Massen in den Körben ansammeln.

Nützlich sind die Prosobranchier dem Menschen in mancherlei Weise. Zunächst dienen sie in zum Teil recht erheblichem Umfange der

Küstenbevölkerung zur Nahrung. Die Zusammensetzung der Kjökkenmöddinger zeigt, daß diese Verwendung von Meeresschnecken bereits in vorgeschichtlicher Zeit üblich war. Heute kommen an der Nordseeküste in erster Linie *Buccinum undatum*, *Littorina littorea* und *Patella vulgata* als Nahrungsmittel in Frage, und die Vertrautheit des Volkes mit ihnen findet in den zahlreichen Vulgärnamen gerade für diese Arten ihren sprechenden Ausdruck. In Holland besteht sogar ein gewisser Export von den hier gefangenen Littorinen nach England und Belgien. Verglichen mit früheren Jahrhunderten ist die Wertschätzung und da-

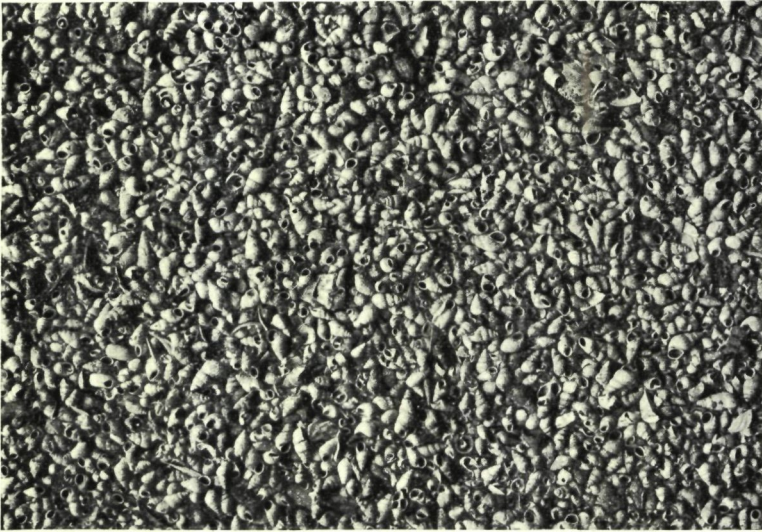


Fig. 221. *Hydrobia ulvae*; massenhaftes Vorkommen in einem Strandsaum bei Dangast im Jadebusen; außer Hydrobien sind noch einzelne Exemplare von *Ritusa truncatula* (vgl. Fig. 220) vertreten. — Aufnahme Dr. ALB. SCHWARZ' aus ANKEL.

mit der Verbrauch aber sicher zurückgegangen. *Patella* wird außer zu menschlicher Nahrung auch als Futter für Schweine und Hühner verwertet. JOHNSTON gibt an, daß an der Küste von Berwick jährlich 12 Millionen Patellen zu diesem Zweck gesammelt wurden.

Buccinum undatum ist ein beliebter Köder bei der Dorschfischerei, und auch Patellen werden hin und wieder als Köder verwendet.

Massenfänge von *Buccinum undatum* werden in Holland (und wohl auch gelegentlich bei uns) zusammen mit *Neptunea antiqua* und anderen Seetieren als Dünger aufs Ackerland gefahren (VAN BENTHEM JUTTING). Auch *Hydrobia ulvae*, die an den Küsten des Wattenmeeres oft Strandsäume von erheblicher Ausdehnung bildet (Fig. 201, 221), wird dort gelegentlich als Dünger (Ersatz für Mergel) verwandt und hat im Lande Hadeln (Prov. Hannover) den volkstümlichen Namen „Grütze“ bekommen.

Die unermüdliche Weidetätigkeit von *Littorina littorea* auf Algenrasen haben die Austernfischer in Essex in ihren Dienst zu stellen gewußt: Sie setzen die Schnecke in die Austernbecken ein, um an den Wänden Algenwuchs hintanzuhalten.

Mittelbar werden einige Prosobranchierarten dadurch nützlich, daß ihre Veligerlarven zu manchen Zeiten einen erheblichen Anteil in der Zusammensetzung des küstennahen Planktons ausmachen und dadurch als Fischnahrung eine Rolle spielen. So hat MARIE V. LEBOUR zeigen können (1934), daß junge Heringslarven in erster Linie Veligerlarven fressen, und zwar in einem Falle hauptsächlich solche von *Littorina neritoides* (von der Autorin zunächst irrtümlich als Larven von *Rissoa sarsii* beschrieben).

Die anmutigen, Strenge der Form mit Zartheit der Farben oft paarrenden Prosobranchierschalen haben den Sammel-, Spiel- und Schmucktrieb der Menschen von jeher gereizt. So wird verständlich, daß eine ganze Reihe von Arten der Nord- und Ostsee in vorgeschichtlichen Funden auch des europäischen Binnenlandes auftauchen. Dort hat man gefunden: *Patella vulgata*, *Turritella communis*, *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *Trivia arctica*, *Nucella lapillus*, *Nassa reticulata*, *N. incrassata*, *Buccinum undatum*, *Gibbula cineraria* u. a. (nach verschiedenen Autoren aus BRÜHL 1929); sie mögen als Schmuck oder Kinderspielzeug, vielleicht auch zum Teil als Amulette gedient haben.

In heutiger Zeit spielen Prosobranchierschalen gewerblich nur noch eine sehr geringe Rolle; so z. B. wenn sie, zusammen mit exotischen Formen, zum Schmuck von Kästen, Rahmen u. dergl. Verwendung

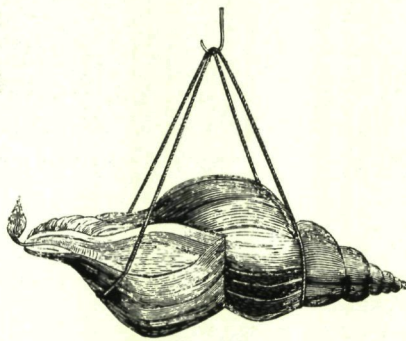


Fig. 222.

Neptunea antiqua; Schale, wie sie als Tranlampe auf den Shetland-Inseln dient; die Siphonalrinne nimmt den Docht auf. — Nach BRONX.

finden, wie man sie als Andenken in den Seebädern kaufen kann (sog. „Hamburger Ware“, die meist in Adorf im Vogtland hergestellt wird), oder wenn sie als Bestandteil des Inventars im „Bauchladen“ eines Helgoländer Jungen auftreten (*Buccinum*-Schalen mit *Eupagurus*, sog. „Hummerkoxen“).

Uralt ist sicher die heute noch auf den schottischen Inseln gelegentlich geübte Sitte, Schalen von *Neptunea antiqua* als primitive Öllampen zu verwenden: An einem vierfach geschlungenen Faden werden sie so aufgehängt, daß die Mündung waagrecht schwebt; hier kann jetzt Tran von Seevögeln eingefüllt werden; die Siphonalrinne ist wie geschaffen für die Aufnahme des Dochtes (Fig. 222). — Die Laichballen von *Buccinum undatum* werden nach H. MEYER (1926, zit. nach F. PAX 1929) von den Fischern des Wattenmeeres wie Badeschwämme zum Reinigen der Hände benutzt („See-seife“).

Das Purpurssekret von *Nucella lapillus* hat an den nordischen Küsten nie eine mit der Bedeutung des Purpurs in den Mittelmeerländern zu vergleichende Rolle gespielt. Doch geht seine Anwendung sicher schon auf sehr alte Zeiten zurück. Die erste verbürgte Notiz über die Verwendung von Purpurschnecken findet sich in der Kirchengeschichte der Angelsachsen von BEDA dem Ehrwürdigen (Beda venerabilis, 700 n. Chr.), eine spätere bei dem englischen Mönch RICHARD VON CIRENCESTER (XIV. Jahrhundert). Mehr und mehr ist die Anwendung des Farbstoffes dann später außer Gebrauch gekommen; doch ist sie noch für die Mitte des XIX. Jahrhunderts für Islandfischer und Seefahrer aus der Normandie verbürgt. Aufschlußreich ist eine Schilderung, die STRÖM (1762, 1777) über die Bereitung von Purpur aus *Nucella lapillus* in der Vogtei Sündmör (im norwegischen Stift Bergen) gegeben hat. Danach wurde das Sekret mit saurer Milch verdünnt und vermittels einer Feder zum Zeichnen von Leinwand benutzt. Die Benutzung zum Zeichnen von Wäschestücken, Segeln u. dergl. wird wohl überhaupt mehr in Frage gekommen sein als die Färbung ganzer Stoffe (Angaben nach L. BRÜHL 1929; dort ausführliche Lit.).

Schluß

Der Verfasser ist bemüht gewesen, in allen vorstehend behandelten Teilgebieten die Darstellung bis zu den Punkten zu führen, an denen sich augenblicklich die neuen Fragen ergeben; sie zu formulieren hat er vielfach versucht. Es erübrigt sich also, am Schlusse noch einmal die Ziele zu nennen, die nunmehr bei den Prosobranchia in Angriff zu nehmen wären. Wohl aber haben hier die Namen derer zu stehen, denen Herausgeber und Verfasser für Anregungen und Ratschläge, für die Überlassung von Literatur, Abbildungen oder Material Dank wissen und auch an dieser Stelle zum Ausdruck bringen möchten:

T. VAN BENTHEM-	R. HESSE,	A. PORTMANN,
JUTTING,	J. HINRICHS,	A. REMANE,
C. R. BOETTGER,	E. KESSEL,	B. RENSCH,
FR. BROCK,	M. V. LEBOUR,	G. C. ROBSON,
M. GERSCH,	O. LINKE,	W. J. SCHMIDT,
F. HAAS,	H. B. MOORE,	A. SCHWARZ,
A. HAGMEIER,	R. NEUBAUR,	H. SCHÜTTE,
CL. HAMBURGER,	N. HJ. ODHNER,	G. THORSON,
H. HERTLING,	J. H. ORTON,	H. WEBER.

Die Arbeit hätte ohne ihre bereitwillige Unterstützung notwendig lückenhaft bleiben müssen.

Der Verlagsbuchhandlung JULIUS SPRINGER, Berlin, danken wir für die Überlassung zweier Druckstockabzüge und die Erlaubnis zur Wiedergabe.

Manche im Vorstehenden zum ersten Male mitgeteilten Tatsachen und Ergebnisse wurden in Neapel und in Helgoland erarbeitet. Je einen Aufenthalt an den beiden Stationen ermöglichte die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft. Für einen anderen Aufenthalt in Helgoland stellte auf Veranlassung FR. DREVERMANNs die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft zu Frankfurt am Main Mittel zur Verfügung. Auch für diese Unterstützungen sei hier noch einmal Dank gesagt.

Georg Grimpe zum Gedächtnis

Während die Korrekturen zum vorstehenden Beitrag liefen, wurde GEORG GRIMPE, der Schöpfer und Herausgeber der „Tierwelt der Nord- und Ostsee“, jäh seinem Werke entrissen, das nahe vor der Vollendung steht. Wer mit ihm arbeiten durfte, vermag seiner Dankbarkeit und Bewunderung das Maß zu geben, das diesem Leben gegenüber am Platze ist.

Schriftenverzeichnis

Das Schriftenverzeichnis bringt nur die im Text angezogenen Arbeiten und solche, die als Stoff- und Literaturzusammenstellungen wichtig sind (*), macht demnach auf Vollständigkeit keinen Anspruch. Alle Arbeiten sind nur einmal aufgeführt; falls eine Veröffentlichung also unter einem bestimmten Abschnitt nicht zu finden ist, muß sie unter einem früheren (oder in einer der mit * bezeichneten Schriften) gesucht werden.

Charakteristik, Technik der Untersuchung, Eidonomie und Anatomie.

- AHRBERG, P.: Über den feineren Bau der Perlmutter von Schnecken und Cephalopoden; in: Arch. f. Molluskenkde., Jahrg. 67; 1934.
- BIEDERMANN, W.: Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen. VI: Die Schalen und Gehäuse der Mollusken; in: WINTERSTEIN Handb. d. vergl. Physiologie, 3; 1914.
- BOUVIER, E. L.: Système nerveux, morphologie générale et classification des gastropodes prosobranches; in: Ann. d. sc. natur., Zool., Ser. 7, 3; 1887.
- FISCHER, P.: Manuel de Conchyliologie; 1887. Paris, Librairie F. Savy.
- KESSEL, E.: Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* Müll.; in: Zs. Morph. Ökol., 27; 1933.
- Über Abwandlungen der typischen Gastropodenschalenstruktur; in: Zs. Morph. Ökol., 30; 1936 (nicht mehr voll berücksichtigt!).
- LANG, A.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl. Mollusca; 1900.
- *NAEF, A.: Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 1. Teil: Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. 2. Teil: Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen; in: Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., 3; 1913.
- Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 3. Teil: Die typischen Beziehungen der Weichtiere untereinander und das Verhältnis ihrer Urformen zu anderen Cölomaten; in: Ebenda, 6; 1926.
- PELSENEER, P.: Introduction à l'étude des Mollusques; in: Traité de Zoologie publ. p. Blanchard; 1897.
- PLATE, L.: Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken; in: Zool. Jahrb. Morph., 9; 1896.
- ROTARIDES, M.: Die technischen Verfahren in der Malakozoologie; in: Zs. wissenschaft. Mikrosk., 45; 1928.
- SCHMIDT, W. J.: Perlmutter und Perlen; in: Die Rohstoffe des Tierreichs, 2; 1928.
- *SIMROTH, H.: Gastropoda prosobranchia; in: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 3, 2; 1896—1907.
- SPENGEL, J. W.: Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken; in: Zs. Wiss. Zool., 35; 1881.
- THIELE, J.: Prosobranchia; in: Handbuch der Zoologie, herausgeg. von Th. KRUMBACH; 1925.
- Handbuch der systematischen Weichtierkunde. 1. Teil. Gustav Fischer, Jena; 1929.

Systematik, Verbreitung und Vorkommen.

- ANKEL, W. E.: Hydrobienschill und Hydrobienkalk; in: Natur u. Mus., 59; 1929.
- Die Pantoffelschnecke, ein Schädling der Auster; in: Natur u. Volk, 65; 1935.
- VAN BENTHEM-JUTTING, T.: Zoet- and Brakwatermollusken; in: Flora en Fauna der Zuiderzee; De Helder 1922.
- Biologische Betrachtungen an Mollusken, II; in: Arch. f. Molluskenkde., 55; 1923.
- Lijst van gemeenten als vindplaatsen van Nederlandsche Mollusken; in: Tijdschr. d. Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, 2, deel 20; 1927.
- *— Fauna van Nederland. Aflevering VII. Mollusca I. A. Gastropoda prosobranchiata et pulmonata. A. W. Sijthoff's Uitgeversmij N. V. Leiden 1933.

- BERGH, C. A.: Iakttagelser öfver Djurlifvet i Kattegat och Skagerack, gjorda under Kanonbåten „Ingegerds“ Expedition sommeren 1870; in: Lunds Univ. Ars-Skrift 1870. II. Afd. för Mathematik och Naturvetenskap.
- BRANDT, K.: Die Fauna der Ostsee, insbesondere der Kieler Bucht; in: Verhdl. Dtsch. Zool. Ges., 7; 1897.
- BROCH, H.J.: Untersuchungen über die marine Bodenfauna bei Lindesness im Juni 1926; in: Avhandlingar utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo I. Matem. Naturv. Klasse 1927 No. 5; Oslo 1927.
- BOUTAN, L.: L'organe glandulaire périphérique de l'*Helcion pellucidum* L.; in: Arch. Zoolog. exp. et gén., 3. sér., 5; 1887.
- COLMAN, J. B. A.: The nature of the intertidal zonation of plants and animals; in: Jl. Mar. Biol. Assoc. Plymouth (NS), 27; 1933.
- DAUTZENBERG, PH.: Atlas de poche des coquilles des côtes de France; Paris 1897.
- DAVIS, F. M.: Quantitative Studies on the Fauna of the Sea Bottom No. I. Preliminary Investigation of the Dogger Bank; in: Scientific publications of the ministry of agriculture and Fisheries, relating to Fisheries, Ser. II, 7; 1923.
- Quantitative Studies . . . No. II. Results of the Investigations in the Southern North Sea 1921—1924; Ebenda, 8; 1925.
- DECHOW, F.: Die Bodentiere des Kaiser-Wilhelm-Kanals; Diss., Kiel 1922.
- DORSMAN, L.: De schelpen van ons strand; Derde druk; Amsterdam, Scheltens & Giltay, 1926.
- FISCHER-PIETTE, E.: Repartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche; in: Ann. de l'Institut Océanographique, 12; 1932.
- *FORBES, E., & S. HANLEY: A history of british Mollusca and their shells; 4 vol.; London 1848—1853.
- FORD, E.: Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 13; 1923.
- *GISEN, T.: Epibioses of the Gullmar Fjord II. Kristinebergs Zoologiska Station 1877 bis 1927; in: Skriftserie utgiven av K. Svenska Vetenskapakademien, 4; 1930.
- GOWANLOCH, J. N., & F. R. HAYES: Contributions to the study of marine gastropods I. The physical factors, behavior and intertidal life of *Littorina*; in: Contribut. to Canad. Biol. and Fisheries (NS), 3; 1926.
- HAGMEIER, A.: Untersuchung der Bodentiere im Amerikahafen zu Cuxhaven am 23. Juli 1922 durch die Biologische Anstalt Helgoland; in: Ber. d. wiss. Komm. f. Meeresf. (NF), 1; 1922.
- *— Der Strandwanderer; 5. Aufl.; 1933.
- HARGREAVES, J. A.: The marine mollusca of the Yorkshire coast and the Dogger-Bank; in: Jl. of Conch., 13; 1910.
- HAVINGA, B.: Mariene Mollusken; in: Flora en Fauna der Zuiderzee; 1922.
- HEINCKE, FR.: Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland II. Die Mollusken Helgolands; in: Wiss. Meeresunters., (NF), 1; 1894.
- *JEFFREYS, J. G.: British Conchology, 3, 4, 5; London, John van Voorst, 1865, 1867, 1869.
- JOHANSEN, A. C.: Bidrag til Randers Fjords Naturhistorie i fortiden; in: Randers Fjords Naturhistorie, Kap. I, A, D, E; 1917.
- Oversigt over dyrelivet i Randers Fjord; in: Ebenda, Kap. V, A; 1918.
- Bløddyrne i Randers Fjord; in: Ebenda, Kap. V, G; 1918.
- Om hydrografiske faktors indflydelse på molluskernes udbredelse i Østersøen; in: Vorh. ved. 16. scand. Naturforskersmøte; 1916.
- KOBELT, W.: Iconographie der schalentragenden europäischen Meeresconchylien. 1. Bd. Cassel, Theodor Fischer, 1887.
- KOREN & DANIELSEN: Fauna littoralis Norwegiae; Bergen 1856.
- LEBOUR, M. V.: The British species of *Trivia*: *T. arctica* and *T. monacha*; in: Jl. mar. Biol. Assoc., 18; 1933.
- LINKE, O.: Der Laich von *Littorina* (*Melaraphe*) *neritoides* L.; in: Zoolog. Anz., 112; 1935.
- *List of British marine mollusca, prepared by a committee of the conchological society of Great Britain and Ireland; Second edit. Dulau & Co., London.
- LOCARD, A.: Conchyliologie française. Les coquilles marines au large des côtes de France. Faune pélagique et faune abyssale. Paris 1899.
- LOVEN, S.: Index molluscorum litora Scandinaviae occidentalia habitantium. Holmia, P. A. Norstedt et filii, 1846.
- MEYER, H. A., & K. MÖBIUS: Fauna der Kieler Bucht. II. Band: Die Prosobranchia und Lamellibranchia. Leipzig, W. Engelmann, 1872.
- METZGER, A.: Die wirbellosen Meeresthiere der ostfriesischen Küste; in: Jahresber. Naturf. Ges. Hannover, 20; 1869/70.
- MÖRCH, O. A. L.: Synopsis Molluscorum marinorum Daniae; in: Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn, 11—14; 1871.
- v. MOHRENSTERN, G. SCHWARTZ: Über die Familie der Rissoiden und insbesondere die Gattung *Rissoina* (I) und *Rissoa* (II). Wien, Kaiserl. Hof- und Staatsdruckerei, 1860—1864.

- MOLANDER, A. R.: Animal communities on soft bottom areas in the Gullmar Fjord. Kristinbergs Zoologiska Station 1877—1927. Skriftserie utgivna av K. Svenska Vetenskapsakademien, 2; 1928.
- NEUBAUER, R.: Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Stettiner Haffs und der Swinemünder Bucht; in: Zs. f. Fischerei, 25; 1927.
- NIEBURG, W.: Die feststehenden Pflanzen der Nordeuropäischen Meere; in: Handbuch der Seefischerei, 1; 1930.
- *ODHNER, N. HJ.: Northern and arctic invertebrates in the collection of the Swedish State museum (Riksmuseum). V. Prosobranchia, 1. Diotocardia. Uppsala and Stockholm, Almqvist and Wiksells Boktryckeri, 1911.
- *— VI. Prosobranchia, 2. Semiprobscidifera; Ebenda, 1912.
- ÖKLAND, FR.: Litoralstudien an der Skagerakküste Norwegens: Die Verbreitung von *Purpura lapillus*, *Patella vulgata* und den *Littorina*-Arten in Tromsø; in: Zoogeogr., 1; 1933.
- *PETERSEN, C. G. JOH.: Om de skalbaerende molluskers udbredningsforhold i de Danske have inden for Skagen. Kjøbenhavn, Andr. Fred. Høst & Søn's forlag, 1888.
- Det videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden „Hauchs Togter“ 1873—1886, Mollusca II. Kjøbenhavn.
- The necessity for quantitative methods in the investigation of the animal life on the seabottom; in: Proceed. Zool. Soc. London; 1924.
- A brief survey of the animal communities in danish waters, based upon quantitative samples taken with the bottom sampler; in: American Jl. Science, 7; 1924.
- *Plymouth Marine Fauna: Compiled from the records of the Laboratory of the Marine Biolog. Assoc., 2. edit.; 1931.
- REIBISCH, J.: Bodenfauna der Nord- und Ostsee; in: Verhandl. Dtsch. Zool. Ges., 1914.
- REMANE, A.: Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht; in: Wissenschaftl. Meeresunters. Kiel, 21; 1933.
- Die Brackwasserfauna; in: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 36; 1934.
- ROSS, E.: Prosobranchiaten der freien Nordsee. Diss., Kiel (Auszug) 1922.
- SEIFERT, R.: Bemerkungen zur Artunterscheidung der deutschen Brackwasser-Hydrobien; in: Zool. Anz., 110; 1935.
- STAMMER, H. J.: Die Fauna der Ryckmündung; Z. Morphol. Ökol., 11; 1928.
- VERHAS, G.: Les coquillages du littoral Belge. Lammertin, Bruxelles; 1912.
- *WINCKWORTH, R.: The British Marine Mollusca; in: Jl. Conch., 19; 1932.
- Names of British Mollusca I; in: Ebenda, 19; 1933.
- Names of British Mollusca II; in: Ebenda, 20; 1934.
- Names of British Mollusca III; in: Ebenda, 20; 1934.

Bewegung.

- BIEDERMANN, W.: Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. II. Die lokomotorischen Wellen der Schneckensohle; in: Arch. f. d. ges. Physiol., 107; 1905.
- COPELAND, M.: Locomotion in the two species of the gastropod genus *Alectrion*, with observations on the behaviour of the pedal cilia; in: Biol. Bull., 37; 1919.
- Ciliary and muscular locomotion in the gastropod genus *Polinices*; in: Biol. Bull., 42; 1922.
- *GERSCH, M.: Zur experimentellen Veränderung der Richtung der Wellenbewegung auf der Kriechsohle von Schnecken und zur Rückwärtsbewegung von Schnecken; in: Biol. Ztbl., 54; 1934 (hier auch die wichtigste Literatur über die Wellenbewegung)
- HERTER, K.: Untersuchungen über den Muskeltonus des Schneckenfußes; in: Zs. f. vergl. Physiol., 13; 1931 (hier finden sich die wichtigsten Jordanschen Arbeiten zitiert).
- HOFFMANN, H.: Über den Fluchtrefflex bei *Nassa*; in: Zs. f. vgl. Physiol., 11; 1930.
- KRUMBACH, TH.: Napfschnecken in der Gezeitenwelle und der Brandungszone der Karstküste; in: Zool. Anz., 49; 1917.
- LINKE, O.: Eine interessante biologische Beobachtung an *Littorina littorea* L.; in: Arch. f. Molluskenkde., 65; 1917.
- MENKE, H.: Physikalische u. physiologische Faktoren bei der Anheftung der Schnecken in der Brandungszone; in: Zool. Anz., 37; 1911.
- ORTON, J. H.: Observations on *Patella vulgata*. Pars III. Habitat and habits; in: Jl. Mar. Biol. Assoc. (NS), 16; 1929.
- *PLATE, L.: Über den Habitus und die Kriechweise von *Caecum auriculatum* de Fol.; in: Sitzgs.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 7; 1896.
- ROBERT, A.: Remarques sur la progression des Rhipidoglosses; in: Bull. Soc. Zool. France, 32; 1907.
- Seconde note sur la progression des Gastéropodes; in: Bull. Soc. Zool. France, 33; 1908.
- SCHWARZ, A.: Die Ausbreitungsmöglichkeiten der Hydrobien (Die Bildung eines einheitlichen Hydrobien-Sedimentes); in: Natur u. Museum, 59; 1929.
- Der Lichteinfluß auf die Fortbewegung, die Einregelung und das Wachstum bei einigen niederen Tieren (*Littorina*, *Cardium*, *Mytilus*, *Balanus*, *Teredo*, *Sabellaria*); in: Senckenbergiana, 14; 1932.

- UEXKÜLL, J. v.: Zur Physiologie der Patellen; in: Zs. vergl. Physiol., 11; 1929.
 WEBER, HERM.: Ein Umdreh- und ein Fluchtreflex bei *Nassa mutabilis*; in: Zool. Anz., 60; 1924.
 * Über arhythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchiern. Ein Beitrag zur Bewegungsphysiologie der Gastropoden; in: Zs. f. vgl. Physiol., 2; 1924 (dort weitere Literatur!).
 * Über die Umdrehreflexe einiger Prosobranchier des Golfs von Neapel; in: Zs. f. vgl. Physiol., 3; 1926.

Ernährung.

- ALPERS, FR.: Über die Nahrungsaufnahme von *Conus mediterraneus* Brug., eines toxoglossen Prosobranchiers; in: Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 11; 1932.
 — Beitrag zur Kenntnis der Lebensweise von *Murex*; Pubbl. Staz. zool. Napoli, 13; 1934.
 BLEGVAD, H.: Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in danish waters; in: Report of the Danish Biolog. Station, 22; 1914.
 *BÖTTGER, C. R.: Die Lage der Bohrstelle beim Angriff der Raubschnecken aus der Familie *Naticidae*; Zs. wiss. Zool., 136; 1930.
 BROCK, FR.: Analyse des Beute- und Verdauungsfeldes der Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L.; in: Verhandl. der deutschen Zoolog. Gesellschaft, 1933.
 * — Suche, Aufnahme und enzymatische Spaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L.; in: Bibliotheca Zoologica, 92; 1936 (im Druck).
 COLTON, H. S.: How *Fulgur* and *Sycotypus* eat oysters mussels and clams; in: Proceed of the Acad. of Nat. Science of Philadelphia; 1908.
 HENSCHEL, J.: Untersuchungen über den chemischen Sinn von *Nassa reticulata*; in: Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel, 21; 1932.
 *HIRSCH, G. CHR.: Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden (*Murex*, *Natica*, *Pterotrachea*, *Pleurobranchaea*, *Tritonium*). 1. Teil. Makroskopischer Bau, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Sekretion; in: Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zoolog. u. Physiol., 35; 1915.
 *JORDAN, H. J., & G. CHR. HIRSCH: Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen; in: Handb. d. normalen u. pathol. Physiol., 3; 1927.
 LOPPENS, K.: La perforation des coquilles de mollusques par des gastropodes et des éponges; in: Ann. Soc. R. Zool. Belg., 57; 1926.
 MACKINTOSH, N. A.: The cristalline style in Gastropods; in: Quart. Jl. micr. Sci., 69; 1925.
 MOORE, H. B.: The systematic value of molluscan faeces; in: Proc. Mal. Soc., 19; 1931a.
 — The specific identification of faecal pellets; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 17; 1931b.
 — The faecal pellets of the *Trochidae*; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 18; 1932.
 ORTON, J. H.: An account of the natural history of the Slipper Limpet (*Crepidula fornicata*) with some remarks on its occurrence in the oyster grounds on the Essex coast; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 9; 1912.
 — Habitats and feeding habits of *Ocenebra erinacea*; in: Nature, 124; 1929.
 — On the Oyster-drills in the Essex Estuaries; in: Essex Naturalist, 22; 1930.
 PELESENER, P.: Comment mangent divers gastropodes aquatiques; in: Ann. de la Soc. Royal Zoolog. de Belg., 55; 1925.
 RAUSCHENPLAT, E.: Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. Diss., Kiel 1901.
 ROSEN, B.: Zur Verdauungsphysiologie der Gastropoden; in: Zool. Bidr. Uppsala, 14; 1932.
 SCHIEMENZ, P.: Wie bohrt *Natica* die Muscheln an?; in: Mitth. Zool. Station Neapel, 10; 1891.
 SCHWARZ, ALB.: Der tierische Einfluß auf die Meeressedimente. Senckenbergiana, 14; 1932.
 SIMROTH, H.: Über den Verdauungskanal der Weichtiere; in: Sitzungsber. d. Naturforsch. Gesellsch. z. Leipzig, 26. u. 27. Jahrg.; 1899–1900.
 YONGE, C. M.: The cristalline style of the Mollusca and a carnivorous habit cannot normally co-exist; in: Nature, 125; 1930.

Exkretion.

- BEUDANT, F. S.: Sur la possibilité de faire vivre des mollusques d'eau douce dans les eaux salées et des mollusques marines dans les eaux douces; in: Ann. Chem. et Physic., 2; 1816.
 CUÉNOT, L.: Les organes phagocytaires des Mollusques; in: Arch. de Zool. expér. et générale, 54; 1914.
 DAHLGREN, N., & W. A. KEPNER: A Textbook of principles of animal histology. New York, Macm. Comp.; 1908.
 FLEURE, H. J.: Zur Anatomie und Phylogenie von *Haliotis*; in: Jen. Zs., 39; 1904.

- GERSCH, M.: Der Genitalapparat und die Sexualbiologie der Nordseetrochiden: in: Zs. f. Morph. Ökol.; 1936 (im Druck; konnte nicht mehr ausführlich berücksichtigt werden).
- GOODRICH, E. S.: On the reno-pericardial canals in *Patella*; in: Quart. Jl. micr. Sc. (U. S.), 41; 1898.
- GRIFFITHS, A. B.: On the nephridia and „liver“ of *Patella vulgata*; in: Proc. Roy. Soc. London, 42; 1887.
- GROBBEN, C.: Die Perikardialdrüse der Gastropoden; in: Arbeiten Zool. Instit. Wien, 9; 1890.
- HALLER, B.: Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier; in: Morphol. Jahrb., 11; 1885—86.
- HATT, P.: L'absorption d'encre de chine par les branchies des Diotocardes. Existence d'un canal cilié particulier; in: Bull. de la Soc. Zoolog. de France, 52; 1927.
- KRAHELSKA, M.: Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten; in: Jen. Zs., 46; 1910.
- KRUKENBERG, C. FR. W.: Über Unterschiede der chemischen Bestandteile von Organen ähnlicher Funktion bei Vertretern verschiedener Tierklassen; in: Vergleich.-Physiol. Stud., 1. Reihe, 2. Abtlg., Heidelberg; 1881.
- LENSSEN, J.: Système nerveux, système circulatoire, système respiratoire et système excréteur de la *Neritina fluviatilis*; in: La Cellule, 20; 1903.
- MEYER, A.: Das Renogenitalsystem von *Puncturella noachina* L.; in: Biol. Ztbl., 33; 1913.
- PELSENER, P.: Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques; in: Zool. Anz., 19; 1896.
- PERRIER, R.: Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranchies; in: Ann. Sc. Nat., Zool. (Sér. 7), 8; 1889.
- *SCHLIEFER, C.: Die Osmoregulation wasserlebender Tiere; in: Biological Reviews, 5; 1930 (dort die ganze ältere Literatur!).
- SCHULZ, F. N.: Über das Vorkommen von Gallenfarbstoffen im Gehäuse von Mollusken; in: Zs. allg. Physiol., 3; 1903.
- *STROHL, J.: Die Exkretion (Mollusken); in: WINTERSTEIN, Handbuch der vergleichenden Physiologie, 2. 2; 1924 (dort ausführliche Literatur bis 1924!).
- STRUNK, CARMEN: Studien über die Niere der Wellhornschnecke (*Buccinum undatum*); in: Biol. Ztbl., 55; 1935 (konnte nicht mehr verwertet werden).
- *SPILLMANN, J.: Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotokardier; in: Jen. Zs., 40. 1905.
- WEGMANN, H.: Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides; in: Arch. Zool. expér. et gén. (Sér. 2), 2; 1884.

Atmung.

- *BABAK, E.: Die Mechanik und Innervation der Atmung; in: WINTERSTEIN, Handbuch der vgl. Physiol., 1. 2; 1921.
- BUDDENBROCK, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin, Borntraeger, 1928.
- FISCHER, P. H., M. DUVAL & ANNE RAFFY: Études sur les échanges respiratoires des Littorines; in: Arch. Zool. expér. et génér., 74; 1933.
- FRANK, E. J.: Beiträge zur Anatomie der Trochiden. in: Jen. Zs., 51; 1914.
- HENZE, M.: Zur Kenntnis des Hämocyans; in: Zs. f. physiol. Chemie, 33; 1901.
- JORDAN, H. J.: Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin u. Leipzig 1929.
- MILNE-EDWARDS, H.: Leçons sur la physiologie et de l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, 2; Paris 1857.
- PAGENSECHER, H. A.: Allgemeine Zoologie, 2. Berlin 1880.
- PELSENER, P.: Contribution à l'étude des Lamellibranches; in: Archives de Biologie, 11; 1891.
- WILLIAMS, T.: On the mechanism of aquatic respiration and structure of organs of breathing in invertebrate animals; in: Ann. of Nat. Histor., Ser. 2, 14—19; 1857.
- *WINTERSTEIN, H.: Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung; in: WINTERSTEIN, Handbuch der vgl. Physiol., 1. 2; 1921.

Kreislauf.

- *BRÜCKE, E. TH. v.: Die Bewegung der Körpersäfte. G. Mollusken; in: WINTERSTEIN, Handbuch der vgl. Physiologie, 1. 1; 1925.
- CARLSON, A. J.: Comparative physiology of the invertebrate heart II—VII; in: The americ. Journal of physiolog., 13—16; 1905, 1906.
- CARDOT, H., A. JULLIEN u. G. MORIN. Sur l'automatisme de divers lambeaux du cœur de *Murex trunculus* placés dans l'eau de mer; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 102; 1929.
- HABERLAND, L.: Herzhormonuntersuchungen an Wirbellosen. Münchener Mediz. Woch., 77; 1930.
- KRUKENBERG, C. FR. W.: Zur vergleichenden Physiologie der Lymphe, der Hydro- und Hämolymphe; in: Vergleich.-Physiol. Studien, 2. Reihe, 1. Abtlg., Heidelberg 1882.

- MYERS, R. G.: A chemical study of the blood of several invertebrate animals; in: JOURN. of Biol. Chem., 41; 1920.
- *QUAGLIARIELLO, G.: Das Blut der wirbellosen Tiere. D. Mollusken; in: WINTERSTEIN, Handbuch d. vgl. Physiol., 1.1; 1925.
- SKRAMLIK, EMIL v.: Über den Kreislauf bei den Weichtieren; in: PFLÜGERS Archiv, 221; 1929.
- Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren. I; in: Zs. vgl. Physiol., 10; 1929.
- Forschungen über die Herzstätigkeit bei Wirbellosen; in: Forsch. u. Fortschr., 7; 1931.
- SUNDERBRINCK, O.: Zur Frage der Verwandtschaft zwischen Melaniiden und Cerithiiden; in: Zs. Morphol. u. Ökol., 14; 1929.
- WEGMANN, H.: Note sur l'organisation de la *Patella vulgata* L.; in: Recueil. Zool. Suisse, 4; 1887.

Kalkstoffwechsel, Sekretion.

- BERNARD, F.: Structure de la glande à mucus et le mécanisme de la formation du mucus chez les prosobranches; in: Compt. rend. Soc. philom. Paris; 1889.
- *BRÜHL, L.: Purpur; in: Die Rohstoffe des Tierreichs, 2; 1929.
- FISCHER, P. H.: Sur la rôle de la glande purpurigène des Murex et des Pourpres; in: Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 180; 1925.
- *FREDERICQ, L.: Die Sekretion von Schutz- und Nutstoffen; in: WINTERSTEIN, Handbuch der vergl. Physiologie, 2.2; 1924.
- HIRSCH, G. CHR.: Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. II. Kalk und Kalkstoffwechsel; in: Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 36; 1926.
- LACAZE-DUTHIERS, H.: Mémoire sur la Pourpre; in: Ann. des Sc. Nat., Partie Zool., 12; 1859.
- LETELLIER, A.: Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la Pourpre chez le *Purpura lapillus*. 2e Note; in: Arch. de Zool. expér. et génér., 4e Sér., 1, Notes et Revue 7; 1903.

Sinnesleben.

Allgemeine Physiologie des Nervensystems.

- BAUER, V.: Notizen aus einem biologischen Laboratorium am Mittelmeer; in: Internat. Revue d. Hydrobiol., 6; 1913.
- BIERENS DE HAAN, J. A.: Phototaktische Bewegungen von Tieren bei doppelter Reizquelle. Versuche an Littorinen und Daphnien; in: Biol. Ztbl., 41; 1921.
- BOHN, G.: Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière; in: Mém. de l'Institut Gén. psychol. Paris, 1; 1905.
- De l'orientation chez les Patelles; in: C. R. de l'Acad. des Sc.; 1909.
- v. BUDENBROCK, W.: Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden; in: Zool. Jahrb. Allg. Zool., 37; 1920.
- FEDERIGHI, H.: Rheotropism in *Urosalpinx cinerea* (SAY); in: Biol. Bull. 56; 1929 (dem Verf. erst während der Korrektur bekannt geworden).
- FLEMMING, W.: Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken; in: Arch. mikr. Anat., 23; 1884.
- *FRAENKEL, G.: Beiträge zur Geotaxis und Phototaxis von *Littorina*; in: Zs. vergl. Physiol., 5; 1927.
- HASEMAN, J. D.: The rhythmic movements of *Littorina littorea* synchronous with Ocean tides; in: Biol. Bull., 21; 1911.
- HILGER, C.: Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges; in: Morphol. Jahrbuch, 10; 1884 (die klassische Untersuchung!).
- KANDA, S.: Studies on the geotropism of the marine snail *Littorina littorea*; in: Biol. Bull., 30; 1916.
- LACAZE-DUTHIERS, H.: Otcystes ou capsules auditives des mollusques (Gastéropodes); in: Arch. de Zool. expér. et gén., 1; 1872.
- MITSUKURI, K.: Negative phototaxis and other properties of *Littorina* as factors in determining its habitations; in: Ann. Zool. Japon., 4; 1901.
- MORSE, M. W.: Alleged rhythm in phototaxis with ocean tides; Proc. of the Soc. of exper. Biol. and Med., 7. 1910.
- PIERON, M. HENRI: La sensibilité chimique des nasses. Ass. Franc. pour l'avancement des sciences; in: C. R. de la 38e Sess. Lille; 1909.
- PLATE, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, 2. Teil. Jena, Gustav Fischer, 1924.
- SIMROTH, H.: Das Fußnervensystem der *Paludina vivipara*; in: Z. wiss. Zool., 35; 1881.
- THAMDRUP, H. M.: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. in: Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-og Havundersøgelser. Serie: Fiskeri, 10. 2; 1935.
- THIEM, H.: Die Anatomie und Phylogenie der Monobranchen; in: Jenaische Zeitschrift (NF), 47; 1917.
- WILLCOX, M. A.: Zur Anatomie von *Acmaea fragilis*; in: Jen. Ztschr., 32; 1898.
- WILLEM, V.: Observations sur la vision et les organes visuels de quelques mollusques prosobranches et opisthobranches; in: Arch. de Biol., 12; 1892.

Fortpflanzung.

- ANDREWS, E. A.: The storage sac for capsule reinforcement in the Neritidae; in: Science, **78**, 1933.
- ANKEL, W. E.: Spermiozeugmenbildung durch atypische (apyrene) und typische Spermien bei *Scala* und *Janthina*; in: Verhdt. Dtsch. Zool. Jahresvers., **31**; Kiel 1926.
- Über die Bildung der Eikapsel der *Nassa*-Arten; in: Verhdt. Dtsch. Zool. Ges., **33**; Marburg 1929.
- Die atypische Spermatogenese von *Janthina* (Prosobranchia, Ptenoglossa); in: Zs. Zellforsch. mikr. Anat., **11**; 1930.
- Untersuchungen über Keimzellenbildung und Befruchtung bei *Bythinia tentaculata* L. II. Gibt es in der Spermatogenese von *Bythinia tentaculata* eine Polymegalie?; in: Zs. Zellf. mikr. Anat., **17**; 1933.
- Das Gelege von *Lamellaria perspicua*; in: Zs. Morphol., **30**; 1935.
- Die Pantoffelschnecke auf deutschen Austernbänken; in: Natur u. Volk, **66**; 1936.
- Formgestaltung durch Prägung; in: Der Naturforscher, **12**; 1935.
- BASTER, J.: Opuscula subseciva, observationes miscellaneas ... Harlemi, apud J. Bosch; 1762.
- BENTHEM-JUTTING, T. VAN: Biologische Betrachtungen an Mollusken. I; in: Arch. Moll.-Kde., **54**; 1922.
- BOBRETZKY, N.: Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden; in: Arch. mikr. Anat., **13**. 1877.
- BONNEVIE, KR.: *Enterozenos östergreni*, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode; in: Zool. Jahrb., Abt. Anat., **15**; 1902.
- BOUTAN, L.: Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle; in: Arch. Zool. expér. et gén., ser. 2, **3**, Suppl.; 1886.
- GEMMILL, J. F.: On some cases of hermaphroditism in the Limpet; in: Anat. Anz., **12**; 1896.
- GIESE, M.: Der Genitalapparat von *Calyptaca sinensis* L., *Crepidula unguiformis* Lam. und *Capulus hungaricus* Lam.; in: Zs. wiss. Zool., **114**; 1915.
- HERTLING, H.: Zur Kenntnis des Laichbandes und der Veligerlarven von *Natica pulchella*; in: Zool. Anz., **100**; 1932.
- LEBOUR, M. V.: The larval stages of *Trivia europaea*; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., **17**; 1931.
- The eggs and early larvae of two commensal gastropodes, *Stilifer stylifer* and *Odostomia eulimoides*; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., **18**; 1932.
- The larval stages of *Erato voluta* (Montagu); in: Ebenda, **18**; 1933a.
- The life histories of *Cerithiopsis tubercularis* (Montagu), *Cerithiopsis barleei* Jeffreys and *Triphora perversa* (L.); in: Ebenda, **18**; 1933b.
- The eggs and larvae of *Turritella communis* Lamarck and *Aporrhais pes-pelecani* (L.); in: Ebenda, **18**; 1933c.
- The eggs and larvae of *Philbertia gracilis* (Montagu); in: Ebenda, **18**; 1933d.
- The importance of the larval mollusca in the plankton; in: Jl. de Conseil Internat. pour l'Exploration de la Mer, **8**; 1933e.
- The eggs and larvae of some British Turridae; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., **19**; 1934b.
- The larval stages of *Balcis alba* and *Balcis devians*; in: Ebenda, **20**; 1935a.
- The breeding of *Littorina neritoides*; in: Ebenda, **20**; 1935b.
- LETELLIER, A.: Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez le *Purpura lapillus*; in: Arch. Zool. expér. et génér., 4. Ser., **1**; 1903.
- LINKE, O.: Der Laich von *Skeneopsis planorbis* O. Fabricius (Gastropod. Prosobranch.); in: Zool. Anz., **103**; 1933a.
- * Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen; in: Wissensch. Meeresuntersuchungen, Abt. Helgoland, **19**; 1933b.
- Beiträge zur Sexualbiologie der Littorinen; in: Zs. Morphol. Ökol., **28**; 1934
- ORTON, J. H.: Protandrie hermaphroditism in the Mollusc *Crepidula fornicata*; in: Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, **81**; 1909.
- Observations on *Patella vulgata*. Part. I: Sex phenomena, breeding and shell-growth; in: Jl. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, **15**; 1928a.
- Observations on *Patella vulgata*. Part. II: Rate of growth of shell; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., **15**; 1928b.
- PATTRI, E.: Über die Doppelbrechung der Spermien; in: Zs. Zellf., **16**; 1932.
- PEACH, C.-W.: A few remarks on *Lamellaria* and its nidification; in: Proc. Phys. Soc. Edinburgh, **1**; 1858.
- PELSENER, P.: Glandes pédieuses et coques ovigères des Gastropodes; in: Bull. Scient. de la France et de la Belgique, **44**. 1910.
- * Recherches sur l'embryologie des Gastropodes; in: Mém. Acad. Belg. Collect. in 4°, 2. sér., **3**; 1911.
- La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques; Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sci., **8**; 1926a.
- Ponte et développement de *Cypraca europaea*, *Triforis perversa* et *Lucina lactea*; in: Bull. Biol. de la France et de la Belgique, **60**; 1926b.
- Periodicité diurne dans la ponte chez les Mollusques; in: Ann. Soc. R. Zool. Belg., **57**; 1926c.

- ROBERT, A.: Sur la ponte des Troques. in: Comptes Rendus Acad. Sciences; 1901.
- SAUVAGE, H. E.: Note sur l'accouplement des *Littorina rudis* et *Littorina littorea*; in: JI. de Conchyl., 21; 1873.
- SCHODDYN, M.: Observations faites dans la baie d'Ambleteuse (Pas de Calais); in: Bull. Instit. Océan. de Monaco Nr. 482; 1927.
- TATTERSALL, W. M.: Notes on the breeding habits and life history of the periwinkle. Departm. of Agric. and Technic. Instruction for Ireland, Fisheries Branch, Scient. Invest., 1; 1920.
- THIEM, H.: Beiträge zur Anatomie und Phylogenie der Dokoglossen. II; in: Jenaische Zs., 54; 1917.
- *THORSON, G.: Studies on the egg-capsules and development of arctic marine prosobranchs; in: Meddelelser om Grønland udgivne af kommissionen for videnskabelige undersøgelser in Grønland, 100. 5. 1935.
- VESTERGAARD, K.: Über den Laich und die Larven von *Scalaria communis* (Lam.), *Nassarius pygmaeus* (Lam.) und *Bela turricola* (Mont.); in: Zool. Anz., 109; 1935.

Entwicklungsgeschichte.

- ABE, N.: The age and growth of the limpet (*Acmaca dorsuosa*); in: Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 7; 1932.
- ANKEL, W. E.: Nahrererbildung bei *Natica catena* (da Costa); in: Zool. Anz., 89; 1930.
- BLOCHMANN, F.: Über die Entwicklung der *Neritina fluviatilis*; in: Zs. wiss. Zool., 36; 1881.
- *CONKLIN, E. G.: The embryology of *Crepidula*; in: JI. of Morphol., 13; 1897.
- CRAMPTON, H. E.: Experimental studies on gastropod development; in: Arch. Entw.-mech., 3; 1896.
- DAKIN, W. J.: The whelk (*Buccinum undatum*); in: Liverpool Mar. Biol. Comm. Memoirs; 1911.
- DELSMANN, H. C.: Entwicklungsgeschichte von *Littorina obtusata*; in: Tydschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereniging (2), 13; 1914.
- GREEN, C. V., & SYHL K. GREEN: Shell growth in the periwinkle, *Littorina litorea*; in: Americ. Natural, 66. 1932.
- HANKÓ, B.: Über die Regeneration des Operkulum bei *Murex brandaris*; in: Arch. f. Entwickl.mech., 35; 1913.
- Über das Regenerationsvermögen und die Regeneration verschiedener Organe von *Nassa mutabilis* (L.); in: Ebenda. 38; 1914.
- HAVINGA, B.: Krebse und Weichtiere; in: Handb. d. Seefischerei Nordeuropas. 3; 1929.
- HERTLING, H.: Beobachtungen und Versuche an den Eiern von *Littorina* und *Lacuna*. Bedeutung der Eihüllen. Entwicklung im natürlichen und abgeänderten Medium; in: Wiss. Meeresunters. (NF), Abt. Helgoland, 17. 1928.
- Über den Einfluß des veränderten Mediums auf die Entwicklung von *Lacuna divaricata*, besonders auf die Bildung der Schale; in: Wiss. Meeresunters. (NF), Abt. Helgoland, 18; 1931.
- LEBOUR, MARIE V.: The importance of larval mollusca in the plankton; in: JI. du conseil international pour l'exploration de la mer, 8; 1933 (dort Literatur von M. V. LEBOUR bis 1933!).
- Rissoid larvae as food of the young herring. The eggs and larvae of the Plymouth Rissoidae; in: JI. Marin. Biol. Assoc., 19; 1934a.
- LUDWIG, W.: Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen; in: Monogr. a. d. Gesamtgeb. d. Physiol. d. Pflanzen u. d. Tiere. Berlin, Julius Springer 1932.
- MANTGAULT, P.: L'effet de variations expérimentales de salinité, de température, de pH sur *Littorina obtusata* L., spp. *littoralis* L.; in: Bull. Inst. Océanogr. Nr. 605. 1932.
- NEKRASSOW, A. D.: Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden; in: Zs. Morphol. Ökol., 13; 1928.
- ODHNER, N. HJ.: Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien; in: Zool. Anz., 44; 1914.
- PATTEN, W.: The embryology of *Patella*; in: Arbeiten aus d. Zcolog. Institut. Universität Wien, 6; 1886.
- PELSENER, P.: Quelques observations sur la régénération chez les Gasteropodes et les Turbellaries. in: 9. Congrès internat. de Zoolog. Monaco; 1913.
- *— Les variations et leur hérédité chez les Mollusques; in: Mem. de l'Acad. Royale de Belg. Classe des Sciences, 2. sér., 5; 1919.
- L'inversion chez les mollusques au point de vue de la variation et de l'hérédité; in: Bull. biol. de la France et de la Belgique, 48; 1920.
- Variations dans les mollusques; in: Ann. de la Société Royale Zoolog. et Malacolog. de Belgique, 52; 1924.
- PORTMANN, A.: Der Einfluß der Nährer auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*; in: Zs. Morphol. Ökol., 3; 1925.
- Die Nährererbildung durch atypische Spermien bei *Buccinum undatum* L.; in: Zs. Zellforsch. mikr. Anat., 5; 1927.
- Die Larvennieren von *Buccinum undatum* L.; in: Zs. Zellforsch. mikr. Anat., 10; 1930.

- RHEIN, A.: Diploide Parthenogenese bei *Hydrobia jenkinsi* Smith (Prosobranchia); in: Die Naturwissenschaften, 23; 1935.
- ROBERT, A.: Recherches sur le développement des Troques; in: Arch. Zoolog. expér. et génér., 3. sér., 10; 1902.
- SCHLEIP, W.: Die Determination der Primitiventwicklung. Akad. Verlagsges., Leipzig 1929.
- SELENKA, E.: Die Anlage der Keimblätter bei *Purpura lapillus*; in: Niederl. Arch. f. Zool., 1; 1871/73.
- SZABÓ, ST.: Das Alterspigment bei einigen Schnecken, untersucht an überlebenden Ganglienzellen; in: Arb. Ung. Biol. Forschungsinstit., 5; 1932.
- TECHOW, G.: Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden; in: Arch. Entw.mech., 31; 1910.
- Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden; in: Arch. Entw.mech., 31; 1911.
- TULLBERG, T.: Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen; in: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens. Handlingar., 19; 1882.
- WILSON, E. B.: Experimental studies in germinal localization II. Experiments on the cleavage mosaic in *Patella* and *Dentalium*; in: Jl. exper. Zool., 1; 1904.

Allgemeine Biologie.

- AGERSBERG, H. P. K.: The distribution, variation and evolution of certain prosobranchiate mollusca from the littoral zone of the coast of New-England and Norway; in: Anat. Record, 37; 1927.
- Factors in the evolution of the prosobranchiate mollusc, *Thais lapillus*; in: Nautilus, 43; 1929.
- ANKEL, W. E.: Fraßspuren einer Meeresschnecke; in: Natur u. Museum, 59; 1929.
- BÖTTGER, C. R.: Artänderung unter dem Einfluß des Menschen; in: Arch. Zool. Ital., 16; 1931.
- *— Untersuchungen über phänotypische Variationen mediterraner Napfschnecken (*Patella*); in: Pubbl. d. Staz. Zool. di Napoli, 12; 1933.
- Die Artzugehörigkeit der von H. SCHLESCH aus Lettland beschriebenen subfossilen Hydrobiiden; in: Arch. Molluskenskde., 66; 1934.
- BUMPUS, H. C.: The variations and mutations of introduced *Littorina*; in: Zool. Bull. Boston, 1; 1898.
- COLTON, H. S.: On some varieties of „*Thais lapillus*“ in the Mount Desert region, a study of individual ecology; in: Proceedings of the Academy of Nat. Sci. Philadelphia, 68; 1916.
- COOKE, A. H.: Mollusca. The Cambridge Natural History III. London 1895.
- DEGNER, E.: Bemerkenswerte Molluskenfunde aus Schleswig-Holstein; in: Arch. Molluskenskunde, 65; 1933.
- HAAS, FR.: Kurze Bemerkungen V. 2: Über die Ausbreitung von *Littorina littorea* L. an der nordamerikanischen Ostküste; in: Arch. Molluskenskde., 67; 1935.
- HAYES, F. R.: The effect of environmental factors on the development and growth on *Littorina littorea*; in: Trans. Nova Scotian. Inst. Sc., 17; 1927.
- Contributions to the study of marine gastropodes III. Development, growth, and behaviour of *Littorina*; in: Contributions to Canad. Biol. and Fisheries, (NS), 4; 1929.
- HERTLING, H.: *Patella vulgata* L. bei Helgoland; in: Natur und Mus., 62; 1932.
- MALARD: Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des Patelles; in: Bull. Mus. hist. nat. Paris, 9; 1903.
- MOORE, H. B.: The relation of shell growth to environment in *Patella vulgata*; in: Proceed. Malacol. Soc., 21; 1934.
- NOMURA, E.: The influence of coastal waves in the shell-development in *Littorina sitchana*; in: Sci. Rep. Tohoku Sendai, 2; 1926.
- SCHLESCH, H.: *Hydrobia jenkinsi* Smith subfossil in Kurland; in: Arch. Moll.kde, 59; 1927.
- STEUSLOFF, U.: Bemerkungen zur *Paludestrina jenkinsi* Smith; in: Arch. f. Naturgesch. Mecklenb., 1; 1924.
- Die Bedeutung der *Paludestrina jenkinsi* Smith für unsere Vorstellungen über Artentstehung und Artverbreitung; in: Verhdl. d. Intern. Vereinigg. f. theor. u. angewandte Limnologie, 3; 1925.

Beziehungen zu anderen Lebewesen.

- ANKEL, W. E.: Peinliche Lage; in: Natur und Mus., 57; 1927.
- Ein Parasit der Miesmuschel und ein Parasit im Parasiten; in: Natur und Mus., 57; 1927.

- AURIVILLIUS, C. W. S.: Über Symbiose als Grund accessorischer Bildungen bei marinen Gastropodengehäusen; in: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 24; 1891.
- BÖHMIG, L.: Untersuchungen über die rhabdozölen Turbellarien. I. Das Genus *Graffia* von IHERING; in: Zs. wiss. Zool., 43; 1886.
- CEPÈDE, C.: Recherches sur les Infusoires astomes; in: Arch. de Zool. expér. et génér., 5. sér., 3; 1910.
- DOLLFUS, R.-PH.: Sur l'attaque de la coquille des bigourneaux (*Littorina littorea*) de Hollande par *Polydora*; in: Rev. Trav. Sci. Techn. Pêches Marin., 5; 1932.
- FISCHER, P.: Monographie des genres *Stylifer* et *Eutoconcha*; in: Jl. de Conchyl., 12; 1864.
- FOULON, CH.: *Merocystis kathae* Dakin. Une aggregate de *Buccinum undatum*; in: La Cellule, 30; 1914.
- GIARD, A.: Recherches sur les Ascidies composées ou synascidies; in: Arch. de Zool. expér. et génér., 1; 1872.
- Sur l'embryogénie de *Lamellaria perspicua*; in: Comptes rendus de l'Acad. d. Sci., 80; Paris 1875.
- GRAFF, L. v.: Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
- Die Turbellarien als Parasiten und Wirte; in: Festschr. d. K. K. Karls-Franzens-Universit. Graz f. d. Jahr 1902; 1903.
- HANCOCK, A.: Notice of the occurrence on the British coast of a burrowing barnacle belonging to a new Order of the class Cirripedia; in: Ann. and Magazine of Natural History, 2. sér., 4; 1849.
- HATT, P.: Spores de *Porospora* (*Nematopsis*) chez les Gasteropodes; in: Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, 96; 1927.
- L'évolution de la grégarine du Homard (*Porospora gigantea* E. v. Bened.) chez les mollusques; in: C. R. Soc. Biol., 98; 1928.
- HERDMANN, W. A.: Mimicry of *Lamellaria perspicua*; in: The Conchologist, 2; 1893.
- HERTLING, H.: Untersuchung über die Ernährung von Meeresfischen. I; in: Berichte d. Deutsch. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (NF), 4, 2; 1928.
- HOFKER, J.: Faunistische Beobachtungen in der Zuiderzee während der Trockenlegung. I. Über eine auf den Schalen von *Hydrobia stagnalis* epontisch lebende Mikrofauna in der Zuiderzee; in: Zs. Morph. Ökol., 18; 1930.
- JAECKEL, S.: Mollusken in Mägen von Blässhühnern (*Fulica atra* L.); in: Zool. Anz., 101; 1933.
- JAMESON, H. L.: Additional notes on the Turbellaria of the L. M. B. C. District; in: Trans. Liverp. Biol. Soc., 11; 1897.
- IHERING, v.: *Graffia murricola*, eine parasitische Rhabdozoele; in: Zs. f. wiss. Zool., 34; 1880.
- KESSEL, E.: Schneckenfang mit der Angel; in: Natur u. Mus., 63; 1933.
- KOEHLER, R., & C. VANEY: Nouvelles formes de Gastéropodes ectoparasites; in: Bull. scient. de la France et la Belgique, 46; 1912.
- KÜHNERT, L.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas* Hancock; in: Zs. Morphol. Ökol., 29; 1934.
- MARCUS, E.: Bryozoa. in: Tierwelt der Nord- und Ostsee, VII. c 1; 1926.
- MÜLLER, JOH.: Ueber *Synapta digitata* und über die Erzeugung von Schnecken in Holothuriern. Berlin 1852.
- ODHNER, N. HJ.: Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien; in: Zool. Anz., 44; 1914.
- PELSENEER, P.: Un parasite immédiat (*Odostomia rissoides*) et un parasite médiat (*Monstrilla helgolandica*) de la Moule commune; in: Compt. rend. de la Soc. de Biol., 75; 1913.
- Les parasites des mollusques et les mollusques parasites; in: Bull. de la Soc. Zool. France, 53; 1928.
- PIERON, H.: Recherches sur le comportement chromatique des Invertébrés et en particulier des Isopodes; in: Bull. scient. de la France et de la Belgique, 48; 1914.
- ROSEN, N.: Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken; in: Acta Universitatis Lundensis (NF), Afd. 2, 6; 1910.
- RUSSELL, E. S.: The growth in the shell of *Patella vulgata* L.; in: Proc. Zool. Soc. London 1909.
- SÖDERSTRÖM, A.: Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. Diss., Upsala 1920.
- TREGOUBOFF: Etude monographique de *Gonospora testiculi* Treg. Grégarine parasite du testicule de *Certhium vulgatum*; in: Arch. d. Zool. expér. et génér., 57; 1918.
- VANEY, C.: L'adaptation des gastropodes au parasitisme; in: Bull. Scient. de France et de la Belgique, 47; 1913.
- WAHL, B.: Untersuchungen über den Bau der parasitischen Turbellarien aus der Familie der Dalyeliden (Vorticiden). I. Die Genera *Anoplodium*, *Graffia* und *Paravortex*; in: Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl., 115; 1906.

Wirtschaftliche Bedeutung.

- BRÜHL, L.: Molluskenschalen als Schmuck und Gerät; in: Die Rohstoffe des Tierreichs, 2; 1929.
- MARCHIS, E.: Les Mollusques comestibles; in: Soc. Edit. Geogr. Mar. Col. 1930.
- PAX, F.: Schleif-, Glättungs-, Polier- und Putzmittel; in: Rohstoffe des Tierreichs, 2; 1929.
- PETERSEN, C. G. J.: Some experiments on the possibility of combating the harmful animals of the Fisheries, especially the whelks in the Limfjord; in: Report from the Danish Biol. Station, 19; 1911.
- SWANTON, E. W.: The edible Molluscs of the British Isles; in: Jl. of Conchology, 17; 1923.
-