32999

IX. b_2

Basommatophora

von CAESAR R. BOETTGER, Berlin

Mit 152 Abbildungen

Charakteristik Euthyneure Gastropoden mit gut ausgebildeter Schale, rechts- oder linksgewunden; Schale teils spiralig getürmt, teils niedrig bis scheibenförmig aufgerollt, zuweilen das Gewinde so weit eingesenkt, daß es am anderen Ende der Schale wieder hervortritt (hyperstroph), manchmal napfförmig; die Augen liegen fast ausnahmslos ohne Stiel am Kopf am Grunde eines Fühlerpaares; die Mantelhöhle dient im allgemeinen zur Atmung atmosphärischer Luft, wozu der Mantel ein mehr oder weniger entwickeltes Gefäßnetz ausgebildet hat und die Öffnung meist erheblich verkleinert ist; manche Gruppen besitzen außerdem eine adaptive Kieme; bei einigen Formen ist die Mantelhöhle rückgebildet; die Hautatmung spielt gelegentlich eine erhebliche Rolle; die zu besprechenden Arten stets ohne Deckel (Operculum), ein solcher sonst nur bei wenigen primitiven Arten vorhanden. Die Tiere sind Zwitter.

Von den sowohl auf dem Land als auch im Meer und im Süßwasser vertretenen Basommatophoren leben im Gebiet der Nord- und Ostsee wenige die Strandzone bewohnende thalassophile Landschnecken, ferner eine Reihe von Arten, die zwar hauptsächlich im Süßwasser vorkommen und dort ihr Optimum haben, sich jedoch in das brackige Wasser mancher Meeresteile vorwagen, so vor allem auch in Teile der Ostsee. Ausgesprochen marine Basommatophoren sind in Nord- und Ostsee nicht vertreten.

Technik der Untersuchung Eine Untersuchung des Weichkörpers der Tiere ist wesentlich erleichtert, wenn man ihn in gestrecktem Zustand zur Verfügung hat. Bei dem Bestreben der Tiere, sich störenden Reizen durch Rückzug in die schützende Schale zu entziehen, empfiehlt es sich daher oft, die Tiere vor dem Abtöten zu betäuben. Das geschieht am besten durch tropfenweisen Zusatz von Alkohol, wässeriger Lösung von Chloralhydrat, Kokain und ähnlichen Betäubungsmitteln zum Wasser. Ein Ersticken der wasserbewohnenden Basommatophoren in abgekochtem und wieder erkaltetem Wasser, wobei man durch Schließen des Gefäßes eine Luftatmung verhindert, ist wegen der benötigten langen Zeit im allgemeinen nicht ratsam; die Aufstellung des Behälters an einem warmen Ort kann die Abtötung etwas beschleunigen. Die landbewohnenden Basommatophoren, die im allgemeinen schneller im Wasser sterben, schwellen bei einer solchen Abtötung (hier kann außer abgekochtem auch Leitungswasser genommen werden) meist stark an, was bei einer feineren Untersuchung oft hinderlich ist; deshalb sollte bei ihnen möglichst der Aufenthalt im Wasser durch Zusatz eines Betäubungsmittels abgekürzt werden. Eine Abtötung der betäubten Tiere erfolgt dann durch Einbringen in eine Konservierungsflüssigkeit. Auf eine Betäubung kann bei Arten mit großer Schalenmündung und kleinem (*Radix*, *Otina*) oder keinem Gewinde (*Ancylus*) oft verzichtet werden, da die Tiere ihren Weichkörper kaum zurückziehen können; sie werden dann unmittelbar in die Konservierungsflüssigkeit (Alkohol, Formalin, Glyzerinalkohol) gebracht.

Die Befreiung des Weichkörpers von der Schale erfolgt durch deren vorsichtige Zertrümmerung, falls die Schale in Verlust geraten darf. Da bei dem sonst nötigen

Herausziehen des Weichkörpers aus der Schale leicht ein Teil des Eingeweidesackes abreißt, kann man sich bei größeren Objekten mit spitzer Schale, bei denen die Schale erhalten bleiben soll, oft folgendermaßen helfen. Man faßt das Tier mit der Pinzette und hält die Schalenspitze in kochendes Wasser, wodurch die durch den Spindelmuskel bewirkte Verbindung zwischen Schale und Weichkörper gelöst wird. Soll nur die Schale zur trockenen Aufbewahrung von den Weichteilen befreit werden, so ist das Tier in kochendes Wasser zu werfen, worauf sich der Weichkörper leicht entfernen läßt.

Die Untersuchung erfolgt unter Wasser mit Schere, Nadel und Pinzette. Auch bei den kleineren Arten ist diese Methode bei einiger Übung anzustreben. Zur Ergänzung und Kontrolle einer solchen Zergliederung empfiehlt sich oft die Herstellung und Untersuchung von Schnittserien. Histologische Untersuchungen an den einzelnen Organgruppen erfolgen nach jeweils entsprechenden Fixierungsmethoden. Bei schnell wirkenden Fixierungsflüssigkeiten, wie Zenkerscher Lösung und dergleichen, ist eine vorherige Betäubung nicht notwendig. Vor dem Übergießen empfiehlt es sich jedoch, die Schale mit einer spitzen Schere stückweise vom lebenden Tier zu beseitigen.

Zur Ausführung einfacher Operationen am Kopffuß der lebenden Schnecke kann man das Tier nach Umschlingen mit einem Faden außerhalb der Schale halten. Will man zur Ausführung feinerer Eingriffe, etwa bei einer Blendung der Tiere, die störenden Kontraktionen der Muskulatur vermeiden, so bringt man die Schnecken vorher 15—30 Minuten in Wasser von 30—35° *C*. Das führt zu einer hochgradigen Erschlaffung des Tieres, wodurch die Operation leicht durchgeführt werden kann. Die Behandlung mit erwärmtem Wasser hat im allgemeinen keine nachhaltige oder gar schädigende Wirkung auf die Schnecke im Gefolge; nach kurzer Zeit kriecht sie wieder umher und nimmt Nahrung auf.

Um Kiefer und Radula zu erlangen, kocht man den Schlundkopf des Tieres in Natron- oder Kalilauge. Zum Einbetten des Präparats benutzt man Kanadabalsam oder Glyzeringelatine.

Äußere Körperform Eine Schale ist bei den Basommatophoren stets vorhanden, und zwar gewöhnlich von solcher Größe, daß sie den Weichkörper des Tieres vollständig aufnehmen kann (Fig. 1). Nur bei der

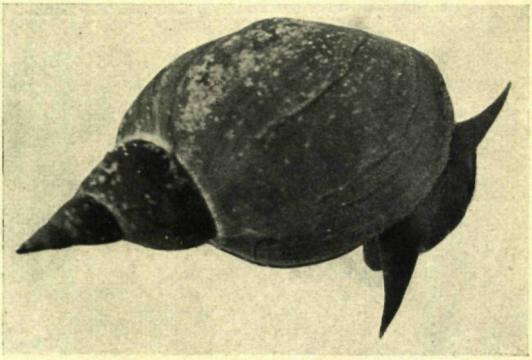


Fig. 1. *Lymnaea stagnalis* L. Vergr. 1,5 : 1. — Original.

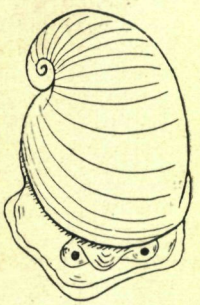


Fig. 2. *Otina otis* Turt. Vergr. 18 : 1. Nach A. E. Ellis.

Gattung *Otina* Gray ist die Schale so klein, daß sich der Weichkörper knapp in seiner ganzen Ausdehnung in sie zurückzuziehen vermag (Fig. 2).

Die Schale der hier in Betracht kommenden Basommatophoren ist von außen immer sichtbar. Allein bei der im Brackwasser noch nicht festgestellten Lymnaeidengattung *Myxas* Sow. kann die Schale von dem stark entwickelten Mantel vollkommen verdeckt werden.

Die Basommatophorenschale ist im allgemeinen asymmetrisch und entweder spiralig aufgewunden (Conchospirale) oder läßt sich auf diesen Bau-

plan zurückführen; im einzelnen ist eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Schale zu beobachten. Ihre Spitze, der Apex, wird von der bereits im Ei ausgeschiedenen Embryonalschale gebildet, die sich oft durch ihre Struktur von der übrigen Schale unterscheiden läßt. Vom Apex beginnend nehmen die Windungen oder Umgänge bis zur Schalenmündung an Größe zu. Der Index der Conchospirale kann aber sehr verschieden sein. Bei manchen Arten nehmen die Windungen verhältnismäßig langsam an Durchmesser zu (z. B. bei vielen *Planorbidae*, Fig. 3); bei anderen wird eine weite, bauchige Form in wenigen Umgängen erreicht (z. B. *Otina*, Fig. 2; *Radix*, Fig. 17). Eine Verminderung der Zahl der Windungen kann bei verschiedenen Gruppen der Basommatophoren bis zur völligen Reduktion fortschreiten und die Schale dann eine kappen- oder napfförmige Gestalt annehmen (z. B. *Ancylidae*, Fig. 43). Auch eine unregelmäßige Zunahme der Windungen ist möglich.

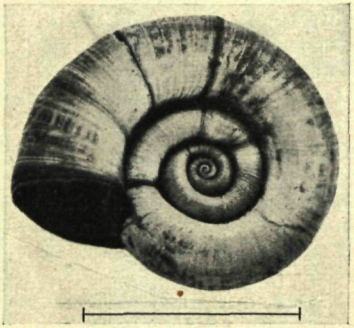


Fig. 3. *Planorbarius corneus* L. Schale. Vergr. 1,5 : 1. — Original.



Fig. 4. *Anisus* (*Anisus*) *spirorbis* L. Schale mit freien Windungen. Vergr. 3 : 1. — Nach J. W. Taylor.

Die Windungsrichtung der Schale kann verschieden sein. Wenn bei Sicht von oben auf den Apex die Windungen in der Bewegungsrichtung des Uhrzeigers an Größe zunehmen, bezeichnet man die Schale als rechtsgewunden, bei umgekehrter Richtung als linksgewunden. Bei rechtsgewundenen Schalen befindet sich bei Ansicht senkrecht zur Achse und nach oben gerichtetem Apex die Schalenmündung rechts von der Mittellinie (Fig. 15), bei linksgewundenen links (Fig. 23). Der Windungsrichtung der Schale entspricht die Lagerung gewisser Weichteile. So befinden sich bei rechtsgewundenen Schnecken Atem- und Genitalöffnungen auf der rechten Körperseite, bei linksgewundenen auf der linken. Während bei anderen Gastropodengruppen linksgewundene Arten in der Minderzahl sind, kommen bei den Basommatophoren solche zahlreich vor.

Weiterhin ist die Gestalt der Schale in hohem Maße davon abhängig, ob und wie sich die folgenden Windungen an die vorhergehenden anlegen. Arten mit Schalen, deren Windungen in normaler Ausbildung vollständig oder größtenteils voneinander getrennt verlaufen, sind selten

und kommen unter den im Gebiet in Betracht kommenden Basommatophoren nicht vor; als Schalenmißbildungen können Exemplare mit teilweise oder vollkommen gelösten Windungen aber auch bei den hier zu besprechenden Arten gelegentlich auftreten, am ehesten bei verschiedenen *Planorbidae* (Fig. 4). Meist treten die Windungen der Schale miteinander in Verbindung; doch kann diese Verbundenheit verschieden stark sein, von der einfachen Berührung bis zu einer Umschließung in verschiedenem Ausmaß. Der Querschnitt der Umgänge weicht entsprechend der Anlehnung an die vorhergehenden Windungen von der runden Form ab und erscheint dadurch mondförmig ausgeschnitten. Die außen an der Schale sichtbare Grenzlinie zwischen den Windungen wird als N a h t bezeichnet; sie ist je nach der Wölbung der Umgänge seicht bis tief eingesenkt.

Die Innenwände der Umgänge legen sich oft in der Achse der Schale derart aneinander, daß sie eine S p i n d e l oder C o l u m e l l a bilden. Legen sich die Innenwände vollständig aneinander, so entsteht eine dünne, massive Spindel. Bei geringerer Zusammendrängung der Wände wird eine Hohlspindel gebildet, deren Öffnung als N a b e l bezeichnet wird. Der Hohlraum kann zylindrisch oder kegelförmig sein und sich bei niedrigem Gewinde zunehmend verflachen; schließlich kann das Gewinde vollkommen in einer Ebene liegen und die Schale scheibenförmige Gestalt annehmen (viele *Planorbidae*). Die Einsenkung des Gewindes geht bei manchen Planorbiden so weit, daß es an der Unterseite wieder erscheint, wodurch die Schale durchaus den Eindruck einer rechtsgewundenen macht; solche Schalen werden als h y p e r s t r o p h bezeichnet. Daß es sich bei derartigen Schalen um eine Hyperstrophie linksgewundener und nicht um rechtsgewundene Schalen handelt, wird deutlich durch den Bau des Weichkörpers der betreffenden Arten erwiesen; bei ihnen liegen Atem- und Geschlechtsöffnungen stets auf der linken Körperseite, was dem Bau linksgewundener Schnecken entspricht. Bei den Planorbiden mit mehr oder weniger scheibenförmiger Schale wird diese vom Tier meist nicht senkrecht zur Kriechfläche, vielmehr nach links übergekippt getragen; die Unterseite der Schale wird dann zur Oberseite, und bei Arten mit hyperstropher Schale erscheint dort das Gewinde sogar erhaben. Tatsächlich sind alle Planorbiden linksgewunden.

Die S c h a l e n m ü n d u n g wird in ihrer Form wesentlich durch die Art der Verbundenheit des letzten Umgangs mit der vorhergegangenen Windung beeinflußt. Legt sich ein Teil der Mündung an die vorletzte Windung an, was bei den Basommatophoren meist der Fall ist, so bezeichnet man diese als M ü n d u n g s w a n d. Der freie Rand der Mündung ist der M u n d r a n d oder M u n d s a u m. Seine Enden sind auf der Mündungswand entweder weit getrennt oder genähert und durch einen verschieden kräftigen, manchmal kaum sichtbaren Callus verbunden; ist der Mundsaum jedoch geschlossen, ohne Anlehnung an eine Mündungswand, so bezeichnet man ihn als gelöst. Der Mundsaum verläuft entweder g e r a d e oder er ist e r w e i t e r t, manchmal sogar nach außen umgeschlagen (manche Standortsmodifikationen von *Lymnaeidae*); er ist e i n f a c h oder g e l i p p t, durch Kalkablagerungen verdickt.

Unter den strandbewohnenden Basommatophoren kann die Schalenmündung ferner häufig mit Falten oder Zähnchen versehen sein.

Bei *Segmentina* (*Segmentina*) *nitida* Müll. ist das Innere des jeweils letzten Umganges der Schale mit quergestellten Leisten ausgestattet, die beim Weiterwachsen in den älteren Windungen resorbiert werden. Im Verlauf des Wachstums werden bei vielen *Ellobiidae* sogar die ganzen Innenwände der Umgänge wieder resorbiert.

Im Aufbau besteht die Schale der Basommatophoren aus zwei stofflich sehr verschiedenen Lagen, einer außen gelegenen organischen Schicht, dem Periostrakum, dem innen eine wieder in mehrere Lagen gegliederte Kalkschicht (Ostrakum) anliegt; eine das Ostrakum innen auskleidende und in ihrer Struktur abweichende, besondere Schicht als Hypostrakum ist nicht zu unterscheiden. Das Periostrakum ist eine Kutikularbildung, die wiederum aus mehreren Schichten aufgebaut sein kann, was manchmal an einer schwachen Aufblätterung des Periostrakums an den Schnittenden von Präparaten zu erkennen ist. Seiner chemischen Natur nach besteht das Periostrakum aus Konchin, einem eiweißartigen, dem Chitin verwandten Stoff[1]). Er schützt die Kalkschichten vor der Verwitterung. Gelegentlich kann es an den oberen Windungen oder gar ganz verloren gehen, was vor allem bei älteren Tieren der Fall ist; das führt dann bei den Wasserschnecken oft zu einer Korrosion der Schale. Das fast ganz anorganische Ostrakum besteht in der Hauptsache aus Calciumcarbonat (Aragonit) in Form von Platten aus feinen kristallinischen Fibrillen. Doch sind in den Basommatophorenschalen regelmäßig noch andere Stoffe in geringeren Mengen festzustellen. So konnten in diesen Schalen H_2O, organ. Substanz, *N*, *Ca*, *Mg*, *Fe*, *P*, *Mn*, *Al*, SiO_2, *Na*, *K*, CO_2 nachgewiesen werden. Dabei dürften etwa vorhandene systematisch-phylogenetische Zusammenhänge in der chemischen Zusammensetzung der Schale weitgehend durch ökologische Faktoren überdeckt sein. Nach seinen chemisch-analytischen Untersuchungen an Molluskenschalen konnte R. TUREK *feststellen, daß den Süßwasserschnecken ein geringer Gehalt an* SiO_2 und ein nur in Spuren nachweisbares Vorhandensein von Magnesium gemeinsam ist.

Die Oberfläche der Schale ist matt oder glänzend; sie kann auch verschiedene Skulpturen aufweisen. Der Naht parallel laufen Spiralleisten, senkrecht zu ihnen die Rippen; durch Zusammentreffen von Spiralleisten und Rippen entsteht eine Gitterskulptur. Bei der Planorbide *Gyraulus* (*Armiger*) *crista L.* können die Rippen an der Peripherie in dornartige Zacken verlängert sein (Fig. 37). An der Oberflächenstruktur der Schale ist manchmal allein das Periostrakum beteiligt; in anderen Fällen greift die Struktur auf das Ostrakum über; nur Strukturen letzterer Art bleiben nach Verlust des Periostrakum auf der Schale erhalten.

Die Färbung der Schale ist im Vergleich zu anderen Molluskengruppen bei den Basommatophoren im allgemeinen ziemlich unschein-

[1]) Während Chitin auch kochender Kali- oder Natronlauge widersteht, wird Konchin darin vollständig aufgelöst und selbst schon von Lauge in Zimmertemperatur angegriffen.

bar, was bei den zu besprechenden Arten durchaus der Fall ist. Es überwiegen braune Töne in verschiedener Intensität. Zeichnungsmuster und Bänderungen, die auf Schneckenschalen gewöhnlich durch das Ostrakum hervorgerufen werden, fehlen bei den Arten des Nord- und Ostseegebietes vollkommen. Die Farbe des Periostrakums beeinflußt die Färbung der Basommatophorenschale meist in hohem Maße. Bei den Wasserschnecken wird die Schalenfärbung durch Algenbewuchs und Einflüsse des Biotops oft verdeckt oder wesentlich verändert.

Der Hohlraum der Schale enthält den Eingeweidesack, der den größten Teil von ihm ausfüllt und sich in seiner Form vollständig nach ihm richtet, also in den meisten Fällen spiralig aufgewunden ist. Auch bei einer Resorption der Innenwände der Umgänge, wie sie bei vielen Ellobiiden vorkommt, füllt der Eingeweidesack den geschaffenen Raum vollständig aus, und seine Windungen verwachsen in verschiedener Abstufung miteinander. Der Eingeweidesack steht durch ein verschieden stark ausgeprägtes, bei den Arten mit kappen- oder napfförmiger Schale kaum abgesetztes Verbindungsstück, den Fußstiel, mit dem Kopffuß in Verbindung, demjenigen Teil des Weichkörpers, der sich beim kriechenden Tier außerhalb der Schale befindet. Bei den Basommatophoren mit kappen- oder napfförmiger Schale, in dem zu behandelnden Gebiet bei den *Ancylidae*, ist infolge der durch die Reduktion der Schalenwindungen verursachten Verkürzung der Achse eine Herabsenkung des Eingeweidesackes in den Fußkomplex eingetreten.

Der Eingeweidesack liegt dem Hohlraum der Schale nur an; eine feste Verbindung zwischen Weichkörper und Schale besteht allein innen an der Spitze der Schale, wo das obere Ende des Spindelmuskels (Columellaris) befestigt ist. Wird die Muskulatur am Apex durchschnitten oder durch Eintauchen in kochendes Wasser gelöst, so läßt sich der Weichkörper vollständig von der Schale trennen. Bei den Familien mit kappen- oder napfförmiger Schale (z. B. *Ancylidae*) nimmt der Spindelmuskel am Apex die Form eines nach vorn offenen hufeisenförmigen Schalenmuskels an (vgl. S. IX. b 280).

An dem der Schalenmündung zugewandten Teil des Eingeweidesackes bildet seine Haut eine sich nach vorn überschlagende, den Fußstiel ringförmig umfassende Falte, den Mantel. Sein vorspringender verdickter Rand wird als Mantelrand bezeichnet; er liefert die Baustoffe für die Schale. Die vom Mantel überdeckte Höhlung ist die Mantelhöhle. Sie enthält an ihrer Decke ein mehr oder weniger entwickeltes Gefäßnetz, und ihre Öffnung ist gewöhnlich stark verengt. Sie ist bei den Basommatophoren im allgemeinen mit Luft gefüllt und dient der Atmung. Die Decke der Mantelhöhle trägt ferner die sogenannten Pallialorgane, außer dem respiratorisch tätigen Gewebe noch Herz, Nephridium und Enddarm. Bei den *Ancylidae* ist die Mantelhöhle rückgebildet.

Der einen Ringwulst bildende Mantel wird vom Atemloch (Pneumostom) unterbrochen, bei rechtsgewundenen Schnecken rechts, bei linksgewundenen links. Im allgemeinen liegt es auf dem Mantelwulst, so daß unter ihm ein unterer Mantellappen bleibt, der den After trägt, meist mit einer Rinne. Bei den strandbewohnenden Arten

fehlt der untere Mantellappen; der After befindet sich innerhalb der Mantelhöhle, und die Afterrinne führt aus dem Atemloch heraus. Bei den *Ancylidae* mit rückgebildeter Mantelhöhle ist kein Verschluß durch ein Pneumostom mehr vorhanden.

Durch Verbreiterung des unteren Mantellappens außerhalb der Mantelhöhle haben manche *Planorbidae* und die *Ancylidae* eine Kieme ausgebildet. Bei *Ancylus*, wo eine besondere Mantelhöhle fehlt, liegt nur ein einfacher Kiemenlappen an der rechten Körperseite unter dem Mantel.

Bei den *Lymnaeidae* kann die Umrandung der Atemöffnung zu einem Atemrohr verlängert werden.

Der Mantelrand der kriechenden Schnecke liegt bei den Basommatophoren im allgemeinen dem Schalenrand innen an. Der Mantelrand ist jedoch bei einigen Gattungen so erweiterungsfähig, daß er über die Schale hinausragt. So hat *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. rechts und links je einen gefransten Lappen, der auf die Schale übergreifen kann (Fig. 5). Bei der Gattung *Myxas* Sow. ist der Mantel gar derart vergrößert, daß er die Schale vollkommen überkleiden kann, wobei die freien Mantelränder auf der Schale in einer Spalte zusammentreffen; auf Berührungsreize kontrahiert sich der Mantel, so daß größere Teile der Schale sichtbar werden.

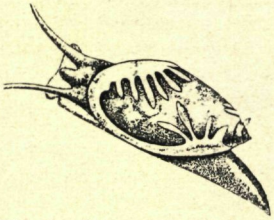


Fig. 5. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Vergr. 2 : 1. Nach L. Reeve.

Der Kopffuß ist im allgemeinen ein bilateral-symmetrisches, längliches Gebilde. Nur die Geschlechtswege enden einseitig, und zwar bei rechtsgewundenen Schnecken rechts, bei linksgewundenen links. Da die Basommatophoren Zwitter sind, ist bei einem Tier sowohl eine männliche als auch eine weibliche Geschlechtsöffnung vorhanden, die bei diesen Schnecken getrennt, und zwar die männliche vor der weiblichen, gelagert sind. Die männliche Geschlechtsöffnung ist dem auf derselben Seite gelegenen Fühler genähert; die weibliche liegt meist in der Gegend des Mantelrandes. Bei manchen tropischen Ellobiiden ist der vorn gelegene Penis durch eine offene Flimmerrinne mit der dahinter liegenden Geschlechtsöffnung verbunden. Das Integument besteht aus einem einschichtigen Epithel, an das sich innen die Muskulatur und das Bindegewebe anschließen. Es ist von den Ausführungsgängen zahlreicher, meist eingesenkter Drüsenzellen durchsetzt, die die Haut des Tieres schlüpfrig erhalten.

Der Fuß enthält auf seiner Unterseite eine in seiner Breite wechselnde, meist längliche, muskulöse Scheibe, die Kriechsohle, die bei den Basommatophoren im allgemeinen ziemlich einheitlich ausgebildet ist und keinerlei Anhänge aufweist. Bei vielen Ellobiiden und bei *Otina* ist die Kriechsohle mit einer Querfurche versehen. Bei den in die Schale zurückgezogenen Basommatophoren wird die Schalenmündung durch die Kriechsohle nach außen abgeschlossen.

Der Kopf überragt die Kriechsohle etwas nach vorn; er setzt sich bei den Basommatophoren nicht scharf von dem Fuß ab. Am Kopf ist vorn die Mundöffnung gelegen, die von einem Paar Mundlappen überragt wird. Der Kopf trägt ein Paar nicht einziehbare Fühler (Tentakel); sie sind bei der Mehrzahl der Gruppen kaum etwas kontraktil, was nur bei *Otina* ausgeprägter der Fall ist. Ihre Gestalt ist verschieden; bei *Physidae* und *Planorbidae* sind sie lang und dünn, pfriemenförmig bis borstenförmig (Fig. 6), bei den *Ancylidae* ebenfalls meist dünn, doch verschieden lang und oft sehr kurz; die *Lymnaeidae* haben flache, breit dreieckige Fühler (Fig. 1). Bei den landbewohnenden *Ellobiidae* sind die Fühler im allgemeinen drehrund und am Ende zugespitzt, bei *Otina* dagegen kurz und dick (Fig. 2). Bei manchen Ellobiiden finden sich am vorderen Teil des Kopfes vor den Fühlern noch ein Paar konische Wärzchen.

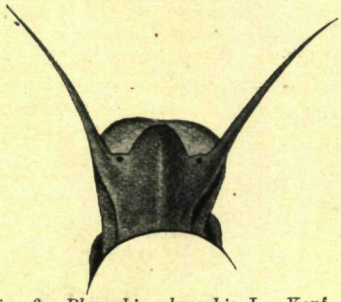


Fig. 6. *Planorbis planorbis* L. Kopf mit den langen und dünnen Tentakeln. Vergr. 10 : 1. — Nach J. W. Taylor.

Die Augen sind bei den meisten Basommatophoren innen am Grunde der Fühler, bei den Ellobiiden jedoch mehr an deren hinterer Basis gelegen. Bei *Otina* sitzen die Augen an den Fühlern, etwas oberhalb ihrer Basis.

Bestimmungsschlüssel Die Bestimmung der einzelnen Arten erfolgt am einfachsten auf Grund der Schale; nicht selten sogar werden diese allein als die den Tod des Tieres überdauernden Hartteile zur Feststellung der Art zur Verfügung stehen. Von den hier in Betracht kommenden Arten reicht nur bei den Vertretern der Lymnaeidengattung *Radix* Montf. die Schale zu ihrer Unterscheidung nicht immer aus und eine Nachprüfung der Artzugehörigkeit auf Grund der Geschlechtsteile erscheint zweckmäßig oder ist sogar notwendig. Auch bei gewissen Zwergformen von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. ist mitunter eine anatomische Untersuchung zur endgültigen Festlegung der Artzugehörigkeit und sicheren Unterscheidung von *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. wünschenswert.

Außer den hier zu besprechenden 3 strandbewohnenden Landschnecken und 21 Arten des Süßwassers, denen es mit mehr oder weniger Erfolg geglückt ist, in brackige Gewässer der Küstenzone oder schwachsalzige Meeresteile einzudringen, gehören in den an die Nord- oder Ostsee grenzenden Landgebieten noch einige weitere Basommatophorenarten zur Fauna; sie leben dort auch gelegentlich mit den hier in Betracht kommenden Arten zusammen. Deshalb erscheint ein Hinweis auf sie in dem Bestimmungsschlüssel notwendig.

1. Schale spiralig getürmt, manchmal mit verkürztem Gewinde und erweitertem letzten Umgang . . . . . 2.
— Schale scheibenförmig aufgerollt . . Fam. *Planorbidae* 16.

— Schale napfförmig . . . . . Fam. *Ancylidae* 25.
2. Schale rechtsgewunden . . . . . 3.
— Schale linksgewunden . . . . . Fam. *Physidae* 14.
3. Schalenmündung mit Falten oder Zähnen . . . . . 4.
— Schalenmündung zuweilen mit Spindelfalte, sonst ohne Falten oder Zähne . . . . . 6.
4. Schale sehr klein (etwa 2 *mm*) . . . *Carychium minimum* Müll.
— Schale größer (5 bis 10 *mm*) . . . Fam. *Ellobiidae* 5.
5. Schale weiß, außer einer Spindelfalte eine weitere Falte auf der Mündungswand . . . . . *Ovatella bidentata* Mont.
— Schale bräunlich bis gelblich, außer der Spindelfalte meist eine stärkere und eine schwächere Falte auf der Mündungswand *Phytia myosotis* Drap.
6. Schale sehr klein (etwa 2,5 *mm*), Gewinde klein, Mündung stark erweitert . . . . . *Otina otis* Turt.
— Schale größer . . . . . Fam. *Lymnaeidae* 7.
7. Gewinde so hoch oder höher als die Mündung . . . . . 8.
— Gewinde stets kürzer als die Mündung . . . . . 11.
8. Gewinde schlank, letzte Windung bauchig erweitert *Lymnaea stagnalis* L.
— Letzte Windung nur wenig erweitert . Gatt. *Galba* Schrank 9.
9. Gewinde so hoch oder etwas höher als die Mündung Subgen. *Galba* sens. strict. 10.
— Gewinde etwa doppelt so hoch als die Mündung *Galba* (*Omphiscola*) *glabra* Müll.
10. Schale klein, Umgänge durch tiefe Naht getrennt *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll.
— Schale groß bis klein, Umgänge durch eine weniger tiefe Naht getrennt . . . . . *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll.[1])
11. Schale sehr dünnwandig, glasartig, durchsichtig, fast kugelig, größtenteils vom Mantel überkleidet . . . *Myxas glutinosa* Müll.
— Schale kann nicht vom Mantel überkleidet werden Gatt. *Radix* Montf. 12.
12. Gewinde spitz, erste Umgänge wenig gewölbt; Spindel der Schale meist geschwungen und mit einer scharf markierten Falte versehen. Untrügliches Merkmal: Am Geschlechtsapparat Bursa copulatrix rundlich, mit langem, engem Kanal *Radix auricularia* L.
— Gewinde stumpf, erste Umgänge ziemlich gewölbt; Spindel der Schale meist fast gerade und mit keiner oder nur unerheblicher Falte versehen . . . . . 13.
13. Am Geschlechtsapparat Bursa copulatrix birnenförmig, fast ohne Kanal der Vagina ansitzend . . . . . *Radix limosa* L.

---

[1]) Zwergformen von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. erreichen gelegentlich nur die Größe der im allgemeinen erheblich kleineren *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und sind dann dieser Art sehr ähnlich. Eine eindeutige Feststellung der Artzugehörigkeit ist in solchen Fällen leicht durch eine anatomische Untersuchung des Geschlechtsapparates möglich. Während bei *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. der Kanal der Bursa copulatrix nahezu senkrecht in diese einmündet, ist das bei der anderen Art fast tangential der Fall. Die bei *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. sich in der Form einem sphärischen Dreieck nähernde Prostata ist bei *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. abgeplattet.

— Am Geschlechtsapparat Bursa copulatrix birnenförmig, mit kurzem, deutlich abgesetztem Kanal . . *Radix neglecta* C. Bttg.
14. Schale eiförmig . . . . . Gatt. *Physa* Drap. 15.
— Schale spindelförmig mit lang ausgezogener Spitze *Aplexa hypnorum* L.
15. Schale dünn, Gewinde stumpf . . *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L.
— Schale fest, Gewinde spitz . . . *Physa* (*Physa*) *acuta* Drap.
16. Schale groß, Durchm. über 20 *mm*, Umgänge drehrund, Gewinde einerseits tief eingesenkt . . . . . *Planorbarius corneus* L.
— Schale mittelgroß, Durchm. 12 bis 18 *mm*, an der Peripherie meist fadenartig abgesetzter Kiel . . . . Gatt. *Planorbis* Müll. 17.
— Schale klein, Durchm. bis 10 *mm*, meist darunter . . . . 18.
17. Umgänge langsam zunehmend; der jeweilig letzte weniger als doppelt so breit als der vorhergehende . . *Planorbis planorbis* L.
— Umgänge ziemlich rasch zunehmend; der jeweilig letzte mehr als doppelt so breit als der vorhergehende . *Planorbis carinatus* Müll.
18. Schale scheibenförmig, doch verhältnismäßig dick, riemenartig aufgerollt, Umgänge langsam zunehmend, Mündung halbmondförmig *Bathyomphalus contortus* L.
— Schale sehr niedergedrückt, mit langsam zunehmenden Windungen Gatt. *Anisus* Stud. 19.
— Schale mit ziemlich rasch zunehmenden Windungen, letzter Umgang gegen die Mündung oft erweitert . . . . . 22.
— Schale sehr klein, Durchm. 2 bis 3,5 *mm*, nur drei dünnwandige, sich nur lose berührende Umgänge, die oft mit Rippen versehen sind, Schale einerseits tief eingesenkt, Mundsaum zusammenhängend *Gyraulus* (*Armiger*) *crista* L.
— Schale mit einander umgreifenden Umgängen . . . . . 23.
19. Schale mit deutlichem, aber nicht fadenförmig abgesetztem Kiel Subgen. *Disculifer* C. Bttg. 20.
— Schale nur mit schwachem Kiel oder Kante Subgen. *Anisus* sens. strict. 21.
20. Schale mit scharfem Kiel, Durchm. 9 bis 10 *mm* *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L.
— Schale mit stumpfem Kiel, Durchm. 4 bis 6 *mm* *Anisus* (*Disculifer*) *vorticulus* Trosch.
21. Umgänge 5, stielrund, mit sehr stumpfer Kante *Anisus* (*Anisus*) *spirorbis* L.
— Umgänge 6 bis 6½, halbstielrund, mit stumpfer Kante *Anisus* (*Anisus*) *leucostomus* Mill.
— Umgänge 7½ bis 8, rhombisch, sehr eng aufgewunden, meist mit deutlicher Kante . . *Anisus* (*Anisus*) *septemgyratus* E. A. Bielz.
22. Oberfläche durch Zuwachsstreifen und Spirallinien gitterartig skulptiert, glanzlos . . . . *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll.
— Oberfläche mit zarten Zuwachsstreifen versehen, manchmal auch mit feinsten, oft verlöschenden Spirallinien, mattglänzend *Gyraulus* (*Gyraulus*) *rossmaessleri* A. Schm.
— Oberfläche mit Zuwachsstreifen versehen, immer ohne Spiralskulptur, glänzend . . . . *Gyraulus* (*Gyraulus*) *laevis* Ald.

23. Im Innern der Schale mit quergestellten Leisten versehen *Segmentina* (*Segmentina*) *nitida* Müll.
— Im Innern der Schale keine Querleisten vorhanden . . . 24.
24. Schale mit scharfem Kiel *Segmentina* (*Hippeutis*) *complanata* Drap.
— Schale mit stumpfem Kiel . *Gyraulus* (*Gyraulus*) *riparius* West.
25. Schalenmündung rundlich eiförmig . *Ancylastrum fluviatile* Müll.
— Schalenmündung schmal eiförmig, etwa doppelt so lang als breit *Ancylus lacustris* L.

Übersicht über die Arten

1. Familie *Ellobiidae.*

Schale meist rechtsgewunden, mit niedrigem bis hoch kegelförmigem Gewinde, mit einer Spindelfalte und einer oder mehreren Falten auf der Mündungswand; im Verlauf des Wachstums werden die Innenwände der Umgänge meist resorbiert; Mundrand oft verdickt oder gezähnt. Atem- und Geschlechtsöffnungen entsprechend der Schalenwindung meist rechtsseitig; Atemöffnung am hinteren Teil des Mantelrandes. Fühler drehrund, im allgemeinen am Ende zugespitzt; am vorderen Teil des Kopfes manchmal noch ein Paar Wärzchen. Augen an der hinteren Basis der Fühler gelegen. Fuß oft mit Querfurche. Schlundkopf mit meist faserigem, seltener einheitlichem Kiefer. Zähne der Radula mit ziemlich großen, an den Seitenzähnen einfachen Schneiden; Mittelzahn oft nur klein; Randzähne vielfach mit Nebenzacken. Penis einstülpbar, manchmal mit einem konchinösen Stilett; Sperma wird durch eine offene Flimmerrinne oder in einem geschlossenen Vas deferens geleitet.

Die Familie umfaßt ausgesprochene Strandbewohner der Meeresküsten.

Gattung *Ovatella* Bivona 1832.

Schale rechtsgewunden, gestreckt eiförmig, mit je einer Falte auf der Spindel und auf der Mündungswand; Mundrand scharf. Fuß mit

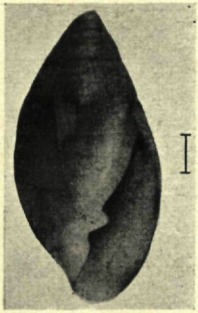


Fig. 7. *Ovatella bidentata* Mont. Schale. Vergr. 7 : 1. — Orig.

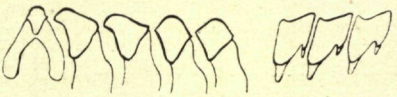


Fig. 8. *Phytia myosotis* Drap. Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. Nach T. van Benthem-Jutting.

Querfurche. Mittelzahn der Radula hinten mit tiefer Einbuchtung und kleiner Schneide; Seitenzähne mit größerer, abgerundeter Schneide; Randzähne mit 1 oder 2 äußeren Seitenzacken.

Ovatella bidentata Montagu 1808. — Merkmale der Gattung. Schale weiß; Höhe 5 bis 6 *mm* (Fig. 7). — An den Küsten des Mittelländischen Meeres und an der atlantischen Küste Europas nordwärts bis Irland verbreitet. Entlang der Küsten des Kanals erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Art bis an die Küsten der Nordsee; so kommt sie im Südteil der englischen Nordseeküste bis etwa zum Wash-Busen vor, ebenso wie an den Küsten Belgiens und der Niederlande; die deutsche Küste erreicht sie nicht mehr[1]). — Die Tiere sind Landschnecken und leben am oberen Rand der Gezeitenzone oder am Rand von Salz- oder Brackwassertümpeln. Sie finden sich dort am Gestein, unter Treibholz, Algen und sonstigen angespülten Dingen.

Gattung *Phytia* Gray 1821.

Schale rechtsgewunden, gestreckt ei-kegelförmig, mit einer Falte auf der Spindel und einigen mehr oder weniger deutlichen Falten auf der Mündungswand. Fuß ohne Querfurche. Mittelzahn der Radula (Fig. 8) breit, hinten eingebuchtet, mit kleiner, spitzer Schneide; Seitenzähne groß und zugespitzt; Randzähne mit äußerer Nebenzacke.



Fig. 9. *Phytia myosotis* Drap. Schale. Vergr. 4 : 1. Original.

Phytia myosotis Draparnaud 1805. — Schale bräunlich bis gelblich; außer der Spindelfalte meist eine stärkere und darüber eine schwächere Falte auf der Mündungswand; gelegentlich Zahnbildungen auf dem inneren Mundsaum. Höhe 7 bis 10 *mm* (Fig. 9). — Wie die vorige Art an den Küsten des Mittelländischen Meeres und an der atlantischen Küste Europas weit verbreitet; doch reicht ihr Verbreitungsgebiet weiter nach Norden, bis Schottland. Auch beim Eindringen in die Nordsee entlang den Küsten des Kanals hat die Art mehr Boden gewonnen als *Ovatella bidentata* Mont. *Phytia myosotis* Drap. ist diejenige strandbewohnende basommatophore Schnecke, die in dem zu behandelndem Gebiet die größte Verbreitung hat. An der englischen und schottischen Nordseeküste ist sie nordwärts bis zum Firth of Forth nachgewiesen worden. Sie bewohnt die belgische, niederländische und deutsche Nordseeküste und kommt auch an der westlichen Ostsee vor. Jedoch ist die Schnecke schon an der deutschen Nordseeküste nicht allgemein verbreitet, was auch für die westliche Ostsee gilt, wenn auch die Ursache, daß sie so wenig gefunden wird, sicher teilweise in der Unkenntnis ihres Biotops zu suchen ist. Nachgewiesen wurde sie an der deutschen Nordseeküste auf den ostfriesischen Inseln Borkum, Juist und Norderney[2]), ferner an der Nordküste der Halbinsel Eiderstedt (Neunachweis) und auf der Hallig Süderoog. An der Ostsee fand sie sich bei Gravenstein an der Flensburger Föhrde, an der Südküste der Insel Fünen und bei Heiligenhafen am Fehmarn-Sund[3]). — Die Schnecke lebt im Gebiet unmittelbar oberhalb der Flutgrenze und am Rand von Salz- und Brackwasserseen und -tümpeln. Im Gebiet von Flußmündungen findet sie sich gelegentlich besonders häufig. Die Tiere kriechen auf dem Schlick, sowie an Steinen und Pfählen; oft sitzen sie unter angeschwemmten Tangen, Strandpflanzen, Treibholz und anderem Material. Weiter landeinwärts ist die Art nicht zu finden.

Die den *Ellobiidae* nahe verwandte, im Binnenlande beheimatete Familie *Carychiidae* ist in der Art *Carychium minimum* Müller 1774 in den Ländern um Nord- und Ostsee weit verbreitet. Sie ist an feuchten Orten aller Art, vor allem an faulenden Pflanzen, an totem Laub und morschem Holz zu finden und kommt gelegentlich bei zusagenden Lebensbedingungen recht nahe der Küste vor. Den eigentlichen Strand besiedelt sie jedoch nicht.

---

[1]) O. Leege (1915) gibt *Ovatella bidentata* Mont. für die ostfriesischen Inseln Borkum, Juist und Norderney an. Es handelt sich zweifellos um eine Verwechslung mit der sicher dort vorkommenden *Phytia myosotis* Drap., welche Art O. Leege nicht von *Ovatella bidentata* Mont. unterscheidet und sogar in ihrer Synonymie aufführt.

[2]) Bei der von C. T. Menke (Synopsis methodica Molluscorum, Editio II, Pyrmont 1830, pag. 131) von der Insel Norderney als neu beschriebenen *Auricula tenella* Menke handelt es sich zweifellos um junge Exemplare von *Phytia myosotis* Drap.

[3]) Während der Korrektur der Arbeit wurde die Art an einem weiteren Fundort an der Ostsee festgestellt, der der bisher östlichste Nachweis im Ostseegebiet ist. Herr Dr. G. Krause in Berlin fand *Phytia myosotis* Drap. auf der Insel Poel bei Wismar an der mecklenburgischen Küste.

2. Familie *Otinidae.*

Tier sehr klein. Weichkörper kann sich kaum in die Schale zurückziehen. Schale rechtsgewunden, mit wenigen schnell zunehmenden Windungen. Gewinde sehr klein; letzte Windung stark erweitert; ohne Falten. Atem- und Geschlechtsöffnungen rechts; Atemöffnung eng, im hinteren Teil des Mantelrandes gelegen. Kopf breit, mit kurzen, dicken, kontraktilen Fühlern, an denen etwas oberhalb der Basis die Augen sitzen. Fuß mit Querfurche versehen. Kiefer aus Stäbchen bestehend. Mittelzahn und Seitenzähne der Radula schmal, mit kleinen Schneiden; Randzähne breiter, mit gezackten Schneiden. Am Geschlechtsapparat außer der Bursa copulatrix am weiblichen Gang noch eine zweite Tasche am unteren Ende des Zwittergangs; Ovidukt mündet weit vorn hinter dem Mundlappen; ein geschlossenes Vas deferens führt zu dem noch weiter vorn gelegenen Penis.

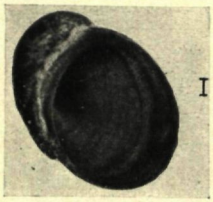


Fig. 10.
Otina otis Turt. Schale.
Vergr. 10 : 1. — Orig.

Die hierhergehörigen Tiere, die wahrscheinlich alle zu einer Art gehören, sind ausgesprochene Bewohner der Meeresküsten.

Gattung *Otina* Gray 1847.

Merkmale der Familie.

Otina otis Turton 1819. — Merkmale der Gattung. Höhe der Schale 2,5 *mm* (Fig. 10). — Diese kleine, leicht zu übersehende Schnecke ist bisher nur an der französischen und englischen Küste des Kanals sowie an den benachbarten atlantischen Küsten von England, Wales, Irland und Nordwest-Frankreich festgestellt worden. Sie berührt also das zu behandelnde Gebiet gerade noch im Südwesten; schon an der belgischen Küste ist die Schnecke bisher nicht angetroffen worden. An den Küsten der eigentlichen Nordsee fehlt sie. — Das Tier lebt unmittelbar an der oberen Flutgrenze, meist an Felsküsten, wo es unter Algen und angeschwemmtem Material, oft auch in Gesteinsspalten oder in festsitzenden, leeren Gehäusen von *Balanus* und kleinen *Mytilus* verborgen zu finden ist.

3. Familie *Lymnaeidae.*

Schale mit Ausnahme weniger Arten Ozeaniens rechtsgewunden, spiralig getürmt, manchmal mit verkürztem Gewinde und erweitertem letzten Umgang. Die Gestalt der Schale oft stark durch die Umwelt beeinflußt. Mantel nur bei wenigen Arten die Schale überkleidend. Atem- und Geschlechtsöffnungen entsprechend den Schalenwindungen meist rechtsseitig; Atemöffnung unter dem Mantel kurz vor dem Winkel der Schalenmündung, kann durch einen zusammenlegbaren Mantelanhang zu einer Atemröhre verlängert werden; weibliche Geschlechtsöffnung nahe am Mantel, männliche am rechten Fühler. Fühler breit dreieckig, an ihrem inneren Grund die Augen gelegen. Kopf kurz, mit breiten Mundlappen. Fuß breit, vorn abgestutzt, hinten gerundet. Mittelstück des Kiefers etwas gebogen und mit leichtgezackter Schneide; Seitenstücke dünn, abwärts gerichtet. Mittelzahn der Radula schmal, mit kleiner spitzer Schneide; Seitenzähne ziemlich groß, mit äußerer, oft auch innerer Nebenspitze; Randzähne schmaler, oft mit mehreren kleinen Zacken. Weibliche und männliche Geschlechtswege bereits am Ende des Zwitterganges getrennt; Ovidukt mit großen Drüsenanhäufungen.

Die Familie umfaßt ausgesprochene Süßwasserbewohner; einzelne Arten dringen bei schwach salzhaltigem Wasser weit ins Meer vor.

Gattung *Galba* Schrank 1803.

Gewinde der Schale so hoch oder höher als der letzte Umgang, der nur wenig erweitert ist. Am Geschlechtsapparat Vas deferens terminal oder fast terminal von der Prostata abgehend; äußerer Penisschlauch sehr weit, zylindrisch und proximal etwas verengt; innerer Penisschlauch eng, bei der Untergattung *Galba* sens. strict. fast halb so lang, bei der Untergattung *Omphiscola* Beck 1837 ebenso lang wie der äußere Penisschlauch.

Galba (*Galba*) *truncatula* Müller 1774. — Schale regelmäßig aufgewunden; Umgänge gewölbt, stufenartig gegeneinander abgesetzt, durch eine tiefe Naht getrennt. Höhe 7 bis 11 *mm* (Fig. 11). — Die in kleinen Wasseransammlungen, wie Tümpeln, Gräben, Quellen, langsam fließenden Bächen und Tränkstellen auf Viehweiden lebende Schnecke kommt in den Küstenländern der Nord- und Ostsee weit verbreitet

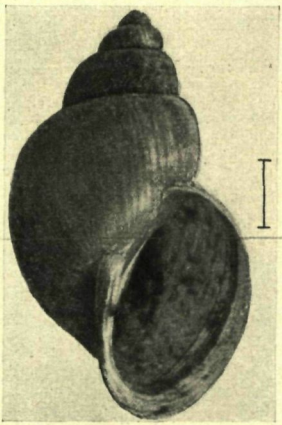


Fig. 11. *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. Schale. Exemplar von einer Viehweide der Strandzone an der Nordsee. Vergr. 6 : 1. — Original.

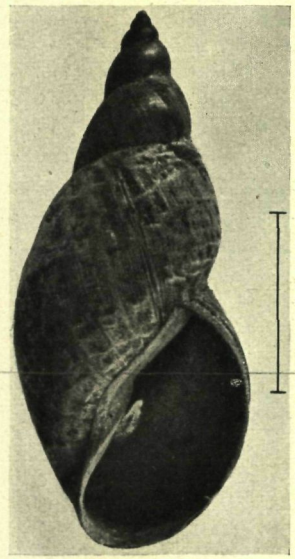


Fig. 12. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. Schale. Exemplar aus einem schwach salzhaltigen Tümpel im Küstengebiet der Ostsee. Vergr. 3 : 1. Original.

vor und reicht bis in den Norden Skandinaviens. Sie lebt selbst in kleinsten Wasseransammlungen, wie sie auf nassen Wiesen entstehen, wenn sich die Fußstapfen des Weideviehs und Wagenspuren mit Wasser füllen. Nach Austrocknung dieser Pfützen findet man die Tiere gelegentlich im Trocknen sitzen. Die Art kann im Küstengebiet auch auf Weiden leben, deren Wasseransammlungen schwach salzig sind. In die Ostsee selbst ist die Schnecke nicht vorgedrungen, da sie allgemein größere Gewässer meidet und nur in Lachen in der Strandzone sich ansiedelt. Die verschiedenen Angaben der Art aus der Ostsee sind sicher irrtümlich; es handelt sich stets um Zwergformen

von *Galba (Galba) palustris* Müll., die durch ihre Kleinheit *Galba (Galba) truncatula* Müll. vortäuschen[1]).

Galba (Galba) palustris Müller 1774. — Schale regelmäßig aufgewunden; Umgänge durch eine nicht allzu tiefe Naht getrennt. Höhe 7 bis 36 *mm* (Fig. 12). — In den Ländern um Nord- und Ostsee besonders in stehendem Süßwasser bis in den höchsten Norden weit verbreitet; dringt in den salzarmen Teilen der Ostsee ziemlich weit in das Meer vor. Die Art wird in der Gestalt der Schale und vor allem in der Größe phänotypisch stark beeinflußt (vgl. S. IX. b 434—435 u. 438). An Orten mit ungünstigen Daseinsbedingungen bildet sie Zwergformen aus, die der verwandten Art *Galba (Galba) truncatula* Müll. äußerlich sehr ähnlich sind. Trotzdem bei *Galba (Galba) truncatula* Müll. die Schalenumgänge durch eine tiefere Naht getrennt sind als bei *Galba (Galba) palustris* Müll., kann mitunter die Unterscheidung der beiden Arten an der Schale schwierig und eine anatomische Nachprüfung nötig sein (vgl. S. IX. b 249). Die Exemplare von *Galba (Galba) palustris* Müll. aus dem östlichen Teil der eigentlichen Ostsee sind stets Zwergformen; größere Tiere finden sich nur in schwach salzhaltigen Gewässern der Küstenzone.



Fig. 13.
Galba (Omphiscola) glabra Müll.
Schale. Vergr. 3 : 1.
Original.

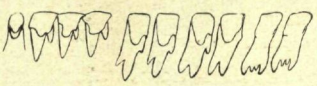


Fig. 14. *Lymnaea stagnalis* L.
Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. — Nach T. VAN BENTHEM-JUTTING.

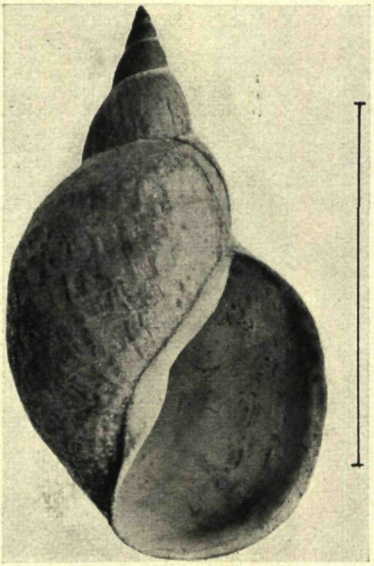


Fig. 15. *Lymnaea stagnalis* L. Schale.
Exemplar aus einem schwach salzigen Tümpel im Küstengebiet der Ostsee.
Vergr. 1,5 : 1. — Original.

Galba (Omphiscola) glabra Müller 1774. — Schale mit ziemlich langsam zunehmenden Windungen. Gewinde etwa doppelt so hoch als die verhältnismäßig kleine Mündung. Höhe 12 bis 15 *mm* (Fig. 13). — Diese westeuropäische Schnecke schiebt sich von Frankreich und den britischen Inseln (England und Schottland) ostwärts vor, findet sich in Westdeutschland, Belgien, den Niederlanden, Dänemark, S-Norwegen und S-Schweden. Im deutschen Ostseegebiet kommt sie in Schleswig-Holstein, Lübeck und Mecklenburg vor; weiter ostwärts wurde sie in einzelnen reliktären Posten bei Berlin und in Ostpreußen festgestellt; Angaben von noch weiter östlich gelegenen

[1]) So hat beispielsweise S. JAECKEL aus der Ostsee von Farösund nördlich der Insel Gotland *Galba (Galba) truncatula* Müll. angegeben. Zufällig habe auch ich an dem betreffenden Fundort zahlreiche Exemplare einer *Galba*-Art gefischt. Sie waren einwandfrei Zwergformen von *Galba (Galba) palustris* Müll., die äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit *Galba (Galba) truncatula* Müll. hatten. Letztere Art fehlte dort vollkommen.

Orten erscheinen zweifelhaft. Das Tier lebt in kleinen Wasseransammlungen, vor allem in pflanzenreichen Gräben und Sümpfen, und meidet größere Gewässer. So kommt es in der eigentlichen Ostsee nicht vor, findet sich dagegen gelegentlich in den Küstengebieten der westlichen Ostsee wie auch im Nordseegebiet, wo es sich stellenweise in den Gräben auf Viehweiden einstellt. Auch in Wasser mit geringem Salzgehalt kann es leben.

Gattung *Lymnaea* Lamarck 1799.

Schale mit bauchig erweiterter letzter Mündung und hohem, spitzem Gewinde, das als Reaktion auf das wellenbewegte Wasser oft wesentlich verkürzt sein kann. Seitenzähne der Radula (Fig. 14) ohne innere Seitenzacke. Vas deferens von der Mitte des distalen Endes der Prostata abgehend; innerer Penisschlauch eng, höchstens ½ so lang wie der weite, zylindrische äußere.

Lymnaea stagnalis Linné 1758. — Merkmale der Gattung. Gestalt der Schale durch die Umwelt stark beeinflußt (vgl. S. IX. b 438). Höhe 18 bis 60 *mm* (Fig. 15). — Eine holarktische Schnecke, die in Skandinavien und Finnland nordwärts bis über 69° vorkommt. Sehr häufige Art des stehenden und langsam fließenden Süßwassers in den Ländern um die Nord- und Ostsee; dringt in den salzarmen Teilen der Ostsee ziemlich weit ins Meer vor, lebt dort aber entsprechend dem Salzgehalt in Zwergformen.

Gattung *Radix* Montfort 1810.

Gewinde der Schale stets kürzer als die Mündung; letzter Umgang groß, mehr oder weniger aufgeblasen. Gestalt der Schale wird stark phänotypisch beeinflußt. Vas deferens lateral am Ende der



16



17

Fig. 16 und 17. *Radix auricularia* L. Schalen. Exemplare aus der Küstenzone der östlichen Ostsee. Vergr. 2 : 1. — Originale.

Prostata abgehend; äußerer Penisschlauch weit, gegen sein proximales Ende verengt; der innere Schlauch dünn, stets länger als der äußere. Zur Unterscheidung der Arten reichen die Schalen infolge ihrer starken Veränderlichkeit durch die Umwelteinflüsse nicht immer aus. Eine sichere Unterscheidung der Arten ist am einfachsten durch die Ausbildung der Bursa copulatrix am Geschlechtsapparat möglich.

Radix auricularia Linné 1758. — Gewinde der Schale spitz, erste Umgänge wenig gewölbt; Spindel der Schale meist geschwungen und mit einer scharf markierten Falte versehen. Bursa copulatrix rundlich, mit langem, engem Kanal (Fig. 103a). Höhe 15 bis 30 *mm* (Fig. 16 und 17). — Manche Standortsmodifikationen dieser Schnecke sind von solchen der beiden folgenden Arten in der Schale nur schwer zu unterscheiden. Am Bau der Bursa copulatrix aber stets sicher erkennbar. — Reicht nordwärts in Schweden anscheinend nur bis 60°, soll dagegen in Finnland bis zum 67. Grad vor-

dringen (was nachzuprüfen wäre); innerhalb ihres Verbreitungsgebietes eine häufige Art in stehenden und fließenden Gewässern; dringt jedoch weniger weit als die anderen Arten der Gattung in brackiges Wasser vor und ist selbst in den schwach salzigen Teilen der östlichen Ostsee meist auf die Küstenzone beschränkt, ohne sich weit in das Meer vorzuwagen, wie etwa *Radix neglecta* C. Bttg.

Radix limosa Linné 1758 (*ovata* Draparnaud 1805). — Gewinde der Schale stumpf, erste Umgänge wenig gewölbt; Spindel der Schale meist fast gerade und mit keiner oder nur unerheblichen Falte versehen. Bursa copulatrix birnenförmig, fast ohne Kanal der Vagina ansitzend (Fig. 103 c). Höhe 9 bis 28 *mm* (Fig. 18 und 19). — Häufige Schnecke in stehenden Gewässern aller Art, doch auch in fließendem Wasser, in W-, S- und N-Europa, von W-Europa ostwärts über Westdeutschland bis zur Weser, vielleicht bis zur Elbe vorkommend, in Ostdeutschland, Polen und Rußland (mit



18



19

Fig. 18 und 19. *Radix limosa* L. Schalen. Exemplare aus salzhaltigen Tümpeln an der Nordsee. Vergr. 2 : 1. — Originale.

Ausnahme des Nordens) fehlend. Weit verbreitet in den Ländern um die Nordsee, anscheinend auch der westlichen und nördlichen Ostsee; kommt an der pommerschen und preußischen Küste sowie der des Baltikums nicht vor. Findet sich in brackigen Gewässern im Küstengebiet der Nordsee und westlichen Ostsee, wagt sich im Bottnischen Meerbusen auch ins offene Meer. Da die folgende Art bisher nicht von ihr unterschieden wurde, ist ihre Verbreitung in der Ostsee nicht genau festgelegt und noch im einzelnen zu untersuchen.



20



21

Fig. 20 und 21. *Radix neglecta* C. Bttg. Schalen. Exemplare aus der östlichen Ostsee. Vergr. 2 : 1. — Originale.

Radix neglecta nov. spec. — Gewinde der Schale stumpf, erste Umgänge wenig gewölbt; Spindel der Schale meist fast gerade und mit keiner oder nur unerheblicher Falte versehen. Bursa copulatrix birnenförmig, mit kurzem, deutlich abgesetzem Kanal (Fig. 103b). Höhe 9 bis 30 *mm* (Fig. 20 und 21). — Von der vorhergehenden Art nur durch den Bau der Bursa copulatrix zu unterscheiden. Es handelt sich bei *Radix neglecta* C. Bttg. um die Schnecke, die W. Roszkowski erstmals als von der typischen *Radix ovata* Drap. (= *limosa* L.) verschieden festgestellt und als *Radix ovata* forma B bezeichnet hat[1]). — Die Art schiebt sich von Asien her über Rußland bis an

[1]) Eine eingehende Veröffentlichung der *Radix neglecta* C. Bttg. berührenden Fragen ist in Vorbereitung.

die Ostsee und über Ostdeutschland bis über die Elbe hinaus vor; in Westdeutschland und Westeuropa fehlend. Nach Norden reicht sie in Europa nicht so weit wie *Radix limosa* L. *Radix neglecta* C. Bttg. und *Radix limosa* L. sind die beiden Lymnaeiden-Arten, die von allen Basommatophoren der Ostsee am weitesten in das Meer eindringen können und am widerstandsfähigsten gegen den Salzgehalt sind; immerhin leben diese Süßwasserschnecken in der Ostsee entsprechend dem Salzgehalt in Zwergformen. *Radix neglecta* C. Bttg. ist in der östlichen Ostsee allgemein verbreitet; wie weit sie west- und nordwärts reicht, bleibt zu untersuchen.

In den Ländern um die Nord- und Ostsee kommt in Süßwassertümpeln und Altwässern eine weitere Lymnaeiden-Gattung vor, *Myxas* Sowerby 1822, die im anatomischen Aufbau ihrer Weichteile, vor allem des Geschlechtsapparates, eine nahe Verwandtschaft mit der Gattung *Radix* Montf. zeigt, so daß man sie vielleicht sogar als Untergattung zu letzterer ziehen könnte. Infolge ihrer blasenartigen, dünnen Schale, die gewöhnlich vom Mantel überkleidet ist, wird *Myxas* Sow. jedoch meist als Gattung unterschieden. Vertreten ist sie in dem zu behandelnden Gebiet durch *Myxas glutinosa* Müller 1774; an ihrer vom Mantel überdeckten Schale kann sie leicht von den anderen Vertretern der Familie unterschieden werden. Im Brackwasser ist sie bisher noch nicht lebend festgestellt worden, wenn sie auch im Süßwasser bis in die Küstenzone hinein vorkommt.

4. Familie *Physidae*.

Schale linksgewunden, ei- bis spindelförmig, meist glatt und glänzend. Mantel einfach oder mit gefransten Lappen auf die Schale

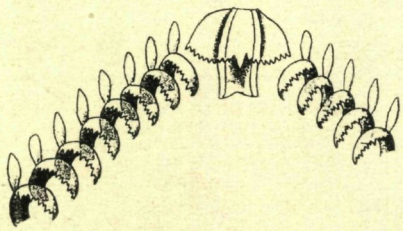


Fig. 22. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Zähne aus einem Radulaglied. Vergr. Nach J. W. Taylor.



Fig. 23. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Schale. Vergr. 3,5 : 1. — Orig.

teilweise übergreifend. Atem- und Geschlechtsöffnungen linksseitig; Atemöffnung unter dem Mantel am Winkel der Schalenmündung; in ihrer Nähe mündet die weibliche Geschlechtsöffnung, die männliche hinter dem linken Fühler. Fühler lang, pfriemenförmig; innen an ihrem Grund die Augen gelegen. Mundlappen breit. Fuß schmal, nach hinten allmählich zugespitzt. Kiefer mit geknicktem, in der Mitte faserigem Mittelstück und schwachen Seitenstücken. Mittelzahn der Radula (Fig. 22) groß und mit gezackter Schneide; Seiten- und Randzähne sehr zahlreich, einwärts gebogen, mit gezackter Schneide und blattförmiger Verbreiterung am oberen Außenrand als Stützfortsatz. Geschlechtsapparat am Eileiter keine abgesetzte Nidamentaldrüse; Uterus nicht scharf vom Ovidukt geschieden; Prostata besteht aus zahlreichen kleinen Drüsenläppchen.

Die Familie umfaßt ausgesprochene Süßwasserbewohner; nur wenige Arten wagen sich in schwach salziges Wasser.

Gattung *Physa* Draparnaud 1801.

Schale eiförmig. Mantel mit 2 gefransten, über die Schale greifenden Lappen. Weiblicher Genitalgang mäßig weit; Kanal der Bursa copulatrix oft ziemlich entfernt von der weiblichen Geschlechtsöffnung in die Vagina mündend. Penis keulenförmig.

Physa (*Physa*) *fontinalis* Linné 1758. — Schale eiförmig mit stumpfer Spitze, blasig, dünn, durchscheinend. Höhe 9 bis 11 *mm* (Fig. 23). — In stehendem und fließendem Süßwasser der der Nord- und Ostsee anliegenden Länder weit verbreitet, wird aus Skandinavien nordwärts bis 61°, aus Finnland bis 63° angegeben. Kommt in den Küstengebieten der Ostsee, vor allem im östlichen Teil, gelegentlich in schwach salzigen Gewässern vor.

Die durch spitzes Gewinde der Schale gekennzeichnete mediterran-westeuropäische *Physa* (*Physa*) *acuta* Draparnaud 1805, die gelegentlich in die Länder um Nord- und Ostsee verschleppt worden ist, ist bisher nicht als Bewohner brackigen Wassers im Gebiet dieser Meere festgestellt worden. Dasselbe gilt für die Gattung *Aplexa* Fleming 1820 (Schale spindelförmig mit lang ausgezogener Spitze. Mantel einfach, nicht über die Schale ausgebreitet. Weiblicher Genitalgang weit, mit großen Ausbuchtungen; Kanal der Bursa copulatrix dicht an der weiblichen Geschlechtsöffnung mündend. Penis zylindrisch), deren holarktische Art *Aplexa hypnorum* Linné 1758 in Wiesengräben und Lachen der Länder um Nord- und Ostsee weit verbreitet ist (aus Skandinavien nordwärts bis 61°, aus Finnland bis 65° gemeldet).

5. Familie *Planorbidae.*

Weichkörper hat stets den Bau einer linksgewundenen Schnecke, mit Atem- und Geschlechtsöffnungen auf der linken Seite. Schale bei einigen, in dem behandelten Gebiet nicht vorkommenden Vertretern ei- bis spindelförmig und linksgewunden, welche Form bei verschiedenen Gattungen mit anders geformten Schalen als Schalengestalt der ersten Jugendstadien (Fig. 24) auftritt, bei den meisten Angehörigen der Familie scheibenförmig aufgerollt und dann meist links übergekippt getragen; bei vielen Arten ist das Gewinde der Schale derart eingesenkt, daß es auf der ursprünglichen Unterseite wieder hervortritt, wodurch eine Rechtswindung des Tieres vorgetäuscht wird. Eingeweidesack bei manchen Arten entsprechend der Schale oft schlauchartig verlängert und sehr viel länger als der Fuß. Blut enthält Hämoglobin und ist mehr oder weniger rot gefärbt. Mantelhöhle bei Arten mit flach scheibenförmiger Gestalt der Schale oft sehr tief; manchmal mit einer Kiemenbildung an der Atemöffnung. Fühler drehrund, lang und dünn; innen an ihrem Grund die Augen gelegen. Mundlappen breit. Fuß ziemlich kurz, vorn abgestutzt, hinten gerundet. Kiefer dreiteilig, mit größerem Mittelstück. Mittelzahn der Radula meist mit zweizackiger Schneide; Seitenzähne mit ziemlich großen, zwei- bis dreizackigen, Randzähne mit mehrzackigen Schneiden. Geschlechtsorgane meist gestreckt und dünn; Ovidukt fast in seiner ganzen Länge drüsig; Penisendstück öffnet sich nicht selten seitlich hinter der Spitze; mehrere Gattungen haben an der Penisspitze einen stilettförmigen, kalkig-konchinösen Reizkörper; bei einigen Gruppen eine besondere Penisdrüse.



Fig. 24. *Planorbarius corneus* L. Schale eines 14 Tage alten Tieres. Vergr. 12 : 1. Nach J. W. Taylor.

Diese Familie umfaßt ausgesprochene Süßwasserbewohner, die hauptsächlich pflanzenreiche Gewässer bevölkern; einige Arten wagen sich in

ganz schwach salzhaltiges Wasser am Rand der Meere. Nur in den wenig salzhaltigen Abschnitten der östlichen Ostsee sind einige Arten weiter verbreitet.

Gattung *Planorbarius* Froriep 1806.

Schale dick scheibenförmig, an der ursprünglichen Unterseite (bei links gestellter Schalenmündung) tief eingesenkt. An den Geschlechts-

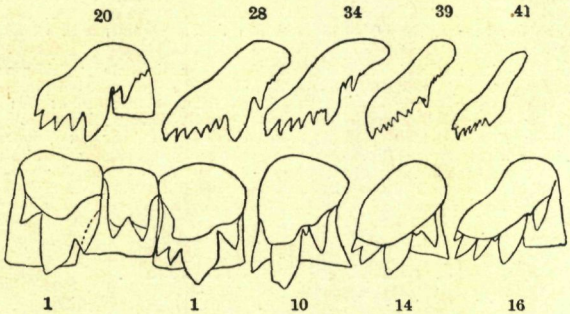


Fig. 25. *Planorbarius corneus* L. Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. Nach L. Soós.

organen Prostata ziemlich kurz, kleines Penisendstück mit Öffnung an der Spitze und ohne Stilett; Penisdrüse vorhanden und mit einem zylindrischen, muskulösen Appendix versehen, der seitlich eine Samenrinne, an der Spitze ein verdicktes Reizorgan (Sarcobelum) trägt und der die Funktion des Penisendstückes übernimmt. Zwitterdrüse in den Mitteldarmsack eingebettet.

Planorbarius corneus Linné 1758. — Merkmale der Gattung. Größter Durchmesser der Schale 22 bis 32 *mm* (Fig. 3). — Eine europäisch-westasiatische Art, die in den Ländern um die südliche Nordsee allgemein verbreitet ist, jedoch im Norden in Schottland und in Norwegen fehlt; an der Ostsee reicht das Verbreitungsgebiet von Süden her durch Norddeutschland, das Baltikum und Dänemark überall bis an die Küste; kommt in Schweden im Süden des Landes vor und hat dort einzelne Posten nordwärts bis Jämtland (64°) inne, in Finnland bis 63° nördl. Br. Im allgemeinen eine häufige Art des stehenden Süßwassers, kommt jedoch gelegentlich in schwach salzigem Wasser im Randgebiet der Ostsee vor, meidet aber die eigentliche Ostsee.

Gattung *Planorbis* Müller 1774.

Schale scheibenförmig, an der Peripherie meist mit fadenartig abgesetztem Kiel. An den Geschlechtsorganen Prostata langgestreckt, drüsig, mit dem Samenleiter nur durch den Ductus prostaticus verbunden; Zwitterdrüse in der Spitze des Schalengewindes; Penisendstück öffnet sich an der Spitze, ohne Stilett.

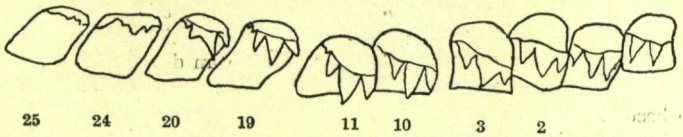


Fig. 26. *Planorbis planorbis* L. Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. Nach L. Soós.

Planorbis planorbis Linné 1758. — Umgänge der Schale langsam zunehmend; der jeweilig letzte weniger als doppelt so breit als der vorhergehende. Bursa copulatrix mit langem Kanal, der allmählich in die Endblase übergeht. Größter Durchmesser der Schale 12 bis 18 *mm* (Fig. 27). — Besonders in stehendem Süßwasser der an die Nord- und Ostsee grenzenden Länder häufig; reicht nordwärts auf den britischen Inseln bis Südschottland, in Skandinavien und Finnland etwa bis zum 63. Grad. Dringt in schwach salzhaltige Gewässer des Küstengebietes, doch auch in die Ostsee ein. Scheint von den einheimischen Planorbiden am widerstandsfähigsten gegen Brackwasser zu sein.



Fig. 27.
Planorbis planorbis L.
Schale. Vergr. 1,75 : 1.
Original.



Fig. 28.
Planorbis carinatus Müll.
Schale. Vergr. 1,75 : 1.
Original.

Planorbis carinatus Müller 1774. — Umgänge der Schale ziemlich rasch zunehmend; der jeweilig letzte mehr als doppelt so breit als der vorhergehende. An der Bursa copulatrix Kanal kürzer als die Endblase, von der er scharf abgesetzt ist. Größter Durchmesser der Schale 12 bis 17 *mm* (Fig. 28). — In den an der Nord- und Ostsee liegenden Ländern in stehendem Süßwasser stellenweise nicht selten, vor allem im W und S des zu behandelnden Gebietes, doch nicht so allgemein verbreitet wie *Planorbis planorbis* L.; erreicht wie dieser nordwärts anscheinend den 63. Grad. Mehr als die andere Art kommt *Planorbis carinatus* Müll. jedoch in größeren Wasseransammlungen, besonders Seen, vor; das wird sein Auftreten im Küstenabschnitt der Ostsee stellenweise begünstigt haben. *Planorbis carinatus* Müll. kann aber anscheinend nur in schwach salzigem Wasser leben.

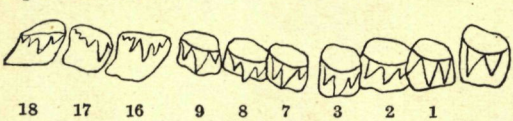


Fig. 29. *Anisus* (*Anisus*) *spirorbis* L. Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. Nach L. Soós.

Gattung *Anisus* Studer 1820.

Schale sehr flach scheibenförmig, mit langsam zunehmenden Windungen. Geschlechtsorgane dünn und sehr verlängert; Zwitterdrüse in der Spitze des Schalengewindes; Prostata mit mehr oder weniger zahlreichen Drüsensäckchen, mit dem Spermiodukt nur durch den Ductus prostaticus in Verbindung; Penis lang und schlank, öffnet sich seitlich hinter der Spitze, mit Stilett.

Anisus (*Anisus*) *spirorbis* Linné 1758. — Umgänge der Schale mit sehr stumpfer Kante, stielrund. Größter Durchmesser der Schale 5 bis 6 *mm* (Fig. 30). — In den an die Nord- und Ostsee grenzenden Ländern in kleinen Süßwasseransammlungen weit verbreitet. Wagt sich gelegentlich in schwach salzhaltiges Wasser der Küstenzone, vor allem der Ostsee; kommt auf den britischen Inseln bis zum Norden, in Skandinavien bis etwa 61? nördl. Br., in Finnland dagegen noch bis 64° vor.

Anisus (*Anisus*) *leucostomus* Millet 1813. — Umgänge der Schale halbstielrund, mit stumpfer Kante; Mitte der Schale schüsselförmig eingesenkt. Größter Durchmesser der Schale 7 bis 8 *mm* (Fig. 31). — In den Ländern um die Nord- und Ostsee in kleinen und kleinsten stehenden Süßwasseransammlungen weit verbreitet; reicht auf den britischen Inseln bis zum Norden, in Skandinavien bis etwa 63° nördl. Br.,

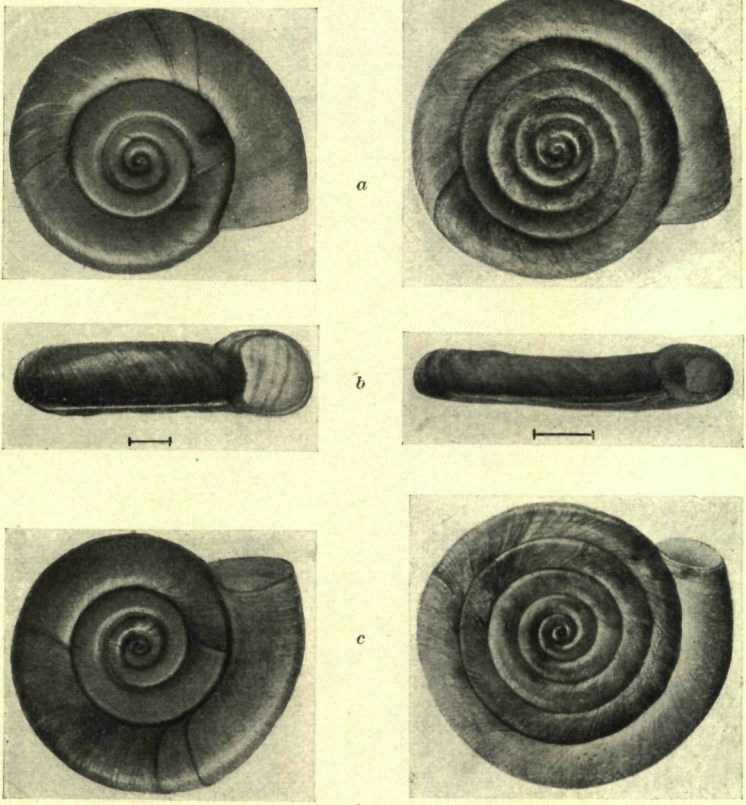


Fig. 30.
Anisus (*Anisus*) *spirorbis* L.
Schale. a von oben. b Seitenansicht. c von unten. Vergr. 7 : 1.
Original.

Fig. 31.
Anisus (*Anisus*) *leucostomus* Mill.
Schale. a von oben. b Seitenansicht. c von unten. Vergr. 5,5 : 1.
Original.

Verbreitung in Finnland noch unbestimmt. Findet sich gelegentlich auch in schwach salzigen Wasserlachen und Wassergräben des Küstengebietes.

Als weiterer Vertreter der Untergattung *Anisus* sens. strict. erreicht der osteuropäische *Anisus* (*Anisus*) *septemgyratus* Bielz 1863 mit sehr eng aufgewundener, meist deutlich gekielter Schale die Südküste der Ostsee von Litauen westwärts bis Mecklenburg. Auch er lebt in kleinen, stehenden Gewässern. Obwohl die Art bisher noch nicht in schwach salzigem Wasser der Küstenzone festgestellt worden ist, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß sie sich bezüglich dem Ertragen schwacher Salzkonzentrationen wie ihre Verwandten verhält. Im Süßwasser der Randgebiete der preußischen Haffe bereits nachgewiesen[1]).

[1]) Neuerdings hat Herr Ingenieur A. Tetens in Berlin diese oft verkannte Art auch im Gebiet der unteren Oder in Wiesenentwässerungsgräben der Oderaue bei Stettin-Pommerensdorf gefunden; sie dürfte auch dort weiter verbreitet sein.

Anisus (*Disculifer*)[1]) *vortex* Linné 1758. — Schale mit scharfem, aber nicht fadenförmig abgesetztem Kiel. Größter Durchmesser 9 bis 10 *mm* (Fig. 32). — In pflanzenreichen stehenden Gewässern der an die Nord- und Ostsee grenzenden Länder häufig; kommt bis zum Norden der britischen Inseln und in Finnland bis über den Polarkreis vor, ist aus Skandinavien aber bisher nur bis zum 61. Grad nördlicher Br. bekannt. Verträgt in der Küstenzone schwach salziges Wasser, dringt jedoch meist nicht weit in die eigentliche Ostsee vor. So ist er beispielsweise im Gebiet der finnischen Schären gefunden worden.



Fig. 32. *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. Schale. Vergr. 4 : 1. — Original.

Der im Süßwasser des in Betracht kommenden Gebietes vorkommende kleinere und meist seltene *Anisus* (*Disculifer*) *vorticulus* Troschel 1853 ist nicht im salzhaltigen Wasser der Küstenzone nachgewiesen worden. Diese hauptsächlich mittel- und südosteuropäische Art reicht durch Norddeutschland an die Nord- und Ostsee, kommt westwärts noch in den Niederlanden und an einigen Stellen in Südengland vor, nordwärts in Dänemark und Südschweden, an der Ostsee ostwärts bis Ostpreußen, im Baltikum nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Gattung *Bathyomphalus* Charpentier 1837.

Schale scheibenförmig, doch verhältnismäßig dick, riemenartig aufgerollt; Umgänge langsam zunehmend; Mündung halbmondförmig. Ge-

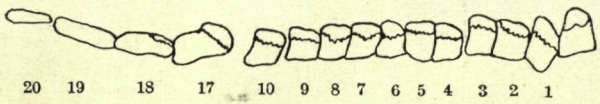
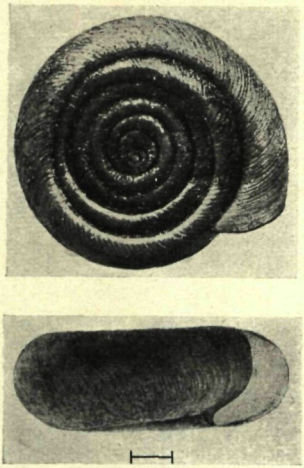


Fig. 33. *Bathyomphalus contortus* L. Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. Nach L. Soós.

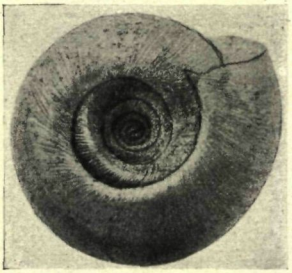
schlechtsorgane dünn und lang; Prostata mit zahlreichen, einreihig angeordneten Drüsensäckchen; Zwitterdrüse in der Spitze des Schalengewindes; Penis öffnet sich seitlich hinter der Spitze, mit Stilett.



a

b

Bathyomphalus contortus Linné 1758. — Merkmale der Gattung. Größter Durchmesser der Schale 5 bis 6 *mm* (Fig. 34). — In stehendem Süßwasser der Länder um Nord- und Ostsee häufig. In schwach salzhaltigen Gewässern der Küstenzone, vor allem der Ostsee, in die er gelegentlich eindringt. Nordwärts kommt diese paläarktische Schnecke bis zu den Shetland-Inseln, sowie in Skandinavien und Finnland bis 69° vor.



c

Fig. 34. *Bathyomphalus contortus* L. Schale. a von oben. b Seitenansicht. c von unten. Vergr. 6,5 : 1. — Original.

[1]) *Disculifer* nov. nom. pro *Diplodiscus* Westerlund 1897 (non *Diplodiscus* Diesing 1835) et *Spiralina* v. Martens 1899 (non *Spiralina* Chaster 1898). Typus: *Anisus vortex* L.

Gattung *Gyraulus* Charpentier 1837.

Schale mit 3—4½ ziemlich rasch zunehmenden Windungen, die sich bei manchen Arten nur lose berühren, bei anderen sogar einander umgreifen; letzter Umgang gegen die Mündung oft erweitert. Gestalt der Schale im wellenbewegten Wasser oft phänotypisch beeinflußt. An den Geschlechtsorganen Prostata aus wenigen, großen Drüsenschläuchen; Zwitterdrüse in der Spitze des Schalengewindes; Penis öffnet sich seitlich hinter der Spitze, mit Stilett, das bei der Untergattung *Armiger* Hartmann 1843 jedoch nur als eine konchinöse Kuppe angedeutet ist.

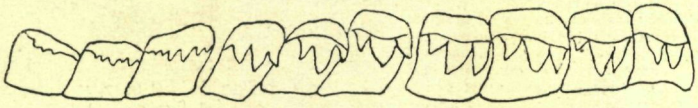
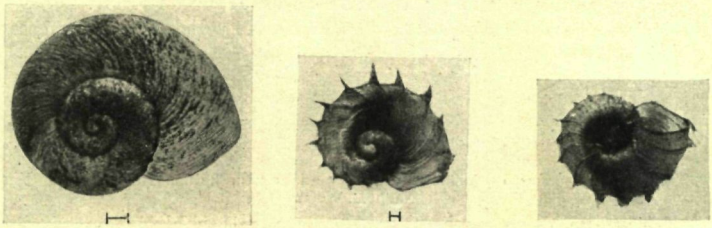


Fig. 35. *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. Zähne aus einem halben Radulaglied. Vergr. — Nach L. Soós.



36 37a 37b

Fig. 36 u. 37. *Gyraulus* (*Armiger*) *crista* L. Schalen. Fig. 36. Schale ohne Rippen. Vergr. 10 : 1. Fig. 37. Gerippte Schale mit Zacken. a von oben. b von unten. Vergr. 10 : 1. — Originale.

Gyraulus (*Armiger*) *crista* Linné 1758. — Tier sehr klein. Schale mit 3 dünnwandigen, sich nur lose berührenden Umgängen, die einerseits (auf der nach unten gekehrten ehemaligen Oberseite) tief eingesenkt sind; sie hat mitunter einen deutlichen Kiel und ist mit mehr oder minder ausgebildeten Rippen versehen, die meist nur vom Periostrakum gebildet werden, manchmal aber auch auf die Kalkschicht übergreifen, auf der eingesenkten Seite der Schale stärker als auf der anderen sind und am Kiel am ausgeprägtesten und schuppenartig hervortreten; Kiel und Rippen können fehlen; doch können andererseits die Rippen an der Peripherie auch in dornartige, an der Spitze umgebogene Zacken verlängert sein. Mundsaum zusammenhängend. Größter Durchmesser 2 bis 3,5 *mm* (Fig. 36 und 37). — Im Pflanzengewirr von Süßwasserteichen und Tümpeln der Länder um die Nord- und Ostsee weit verbreitet, nordwärts bis auf die Shetland-Inseln und zum 65. Grad nördl. Br. in Skandinavien und Finnland; wagt sich in der Küstenzone in schwach salziges Wasser, ohne selbst in den östlichen Teilen der Ostsee weit seewärts vorzudringen.

Gyraulus (*Gyraulus*) *albus* Müller 1774. — Oberfläche der Schale durch Zuwachsstreifen und Spirallinien gitterartig skulptiert, glanzlos. Umgänge rasch an Breite zunehmend. Größter Durchmesser der Schale 3 bis 7 *mm* (Fig. 38). — Im Süßwasser der Länder um Nord- und Ostsee häufig, nach Norden über den Polarkreis anscheinend bis gegen 70° verbreitet; wie alle Arten der Untergattung *Gyraulus* sens. strict. am wenigsten von allen Planorbiden an den Pflanzenwuchs gebunden und selbst in der Brandungszone von Seen zu finden. Diese letztere Eigenart ist der Schnecke beim Auftreten in der Küstenzone förderlich, wo sie in schwach salzigem Wasser leben kann. Wagt sich von allen Planorbiden am weitesten in schwach salzige Teile des offenen Meeres und findet sich noch im Finnischen Meerbusen stellenweise in Tiefen von 5 bis 6 *m*.

Gyraulus (*Gyraulus*) *laevis* Alder 1838. — Oberfläche der Schale nur mit Zuwachsstreifen versehen, stets ohne Spiralskulptur, glänzend. Größter Durchmesser der Schale 5 bis 6 *mm* (Fig. 39). — Das weite Verbreitungsgebiet der Art erstreckt

sich auch über die Länder um Nord- und Ostsee; doch liegen ihre Fundorte meist relativ verstreut; die Art reicht in Europa nordwärts etwa bis 67° nördl. Br. Im Süßwasser lebt sie gewöhnlich in kleinen Seen und Teichen. Auf der Insel Borkum, von wo die Art bereits angegeben wird, geht sie nach meinen Beobachtungen auch in schwach salziges Wasser. Der Grund dafür, daß sie sonst noch nicht in brackigem Wasser nachgewiesen wurde, ist wohl mehr auf das sporadische Vorkommen der Art als auf eine größere Empfindlichkeit gegenüber dem Salzgehalt des Wassers zurückzuführen. Das geht schon daraus hervor, daß *Gyraulus* (*Gyraulus*) *laevis* Ald. sich häufig in den salzhaltigen Mansfelder Seen in der Provinz Sachsen fand.

Zwei weitere in dem zu behandelnden Gebiet vorkommende *Gyraulus*-Arten, den hauptsächlich nordasiatischen, nordeuropäischen und alpinen *Gyraulus* (*Gyraulus*)

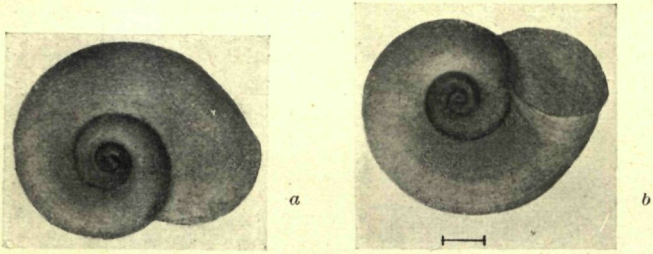


Fig. 38. *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. Schale. a von oben. b von unten. Vergr. 6 : 1. — Original.

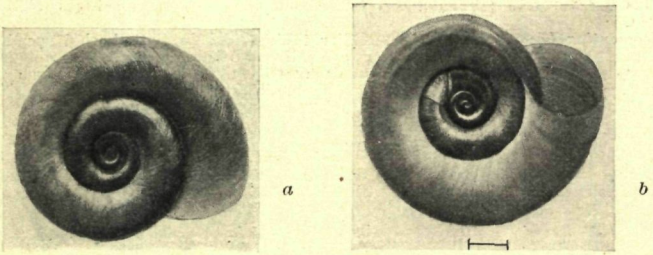


Fig. 39. *Gyraulus* (*Gyraulus*) *laevis* Ald. Schale. a von oben. b von unten. Exemplar aus einem schwach salzhaltigen Tümpel auf der Insel Borkum. Vergr. 6 : 1. — Original.

rossmaessleri A. Schmidt 1851[1]) und den nordosteuropäischen und westsibirischen *Gyraulus* (*Gyraulus*) *riparius* Westerlund 1865, hat man bisher noch nicht im Brackwasser der Küstenzone aufgefunden. Das Verbreitungsgebiet des durch eine mattglänzende, mit zarten Zuwachsstreifen und manchmal auch feinsten, oft verlöschenden Spirallinien versehenen Schale von *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. und *Gyraulus* (*Gyraulus*)

[1]) Die meist als *Gyraulus gredleri* Gredler 1859 oder auch *strömi* Westerlund 1881 bezeichnete Art hat den älteren Namen *rossmaessleri* A. Schmidt 1851 zu führen, unter welchem das Sumpfextrem der Art beschrieben wurde, wie es sich besonders als Reliktposten gegenwärtig in der Zone zwischen dem nordischen und alpinen Vorkommen der Schnecke findet. Den von A. S. Kennard und B. B. Woodward für diese Art beanspruchten Namen *acronicus* Férussac 1807 (Proc. Malac. Soc. London, Vol. XVI, Part I, London 1924, pag. 12—14) nehme ich einstweilen nicht an, bis die Typen abermals geprüft sind. Ich fürchte, daß A. S. Kennard und B. B. Woodward die im Bodensee häufige Standortsmodifikation des *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. mit ziemlich langsam zunehmenden Windungen fälschlich als die nordische Art angesehen haben, und pflichte D. Geyer bei, der *acronicus* Fér. (einschließlich *deformis* Hartm.) für die Seeform des *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. hält (Geyer, D.: Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken, 3. Aufl., Stuttgart 1927, pag. 147; vgl. auch Geyer, D.: Die *Planorbis*-Gattung *Gyraulus* Agassiz. Jahrb. Preuß. Geolog. Landesanstalt für 1918, Bd. XXXIX, Teil II, Heft 1, Berlin 1919, pag. 103—147, Taf. 5).

laevis Ald. unterschiedenen *Gyraulus* (*Gyraulus*) *rossmaessleri* A. Schm. im Norden Europas, wo die Art das Nordende Skandinaviens erreicht, ist südwärts in der Gegenwart inselartig aufgelöst, erstreckt sich aber bis zum Südfuß der Alpen. *Gyraulus* (*Gyraulus*) *riparius* West. ist leicht dadurch zu erkennen, daß die stumpf gekielten Umgänge seiner Schale einander umgreifen, wenn auch nicht so stark wie etwa bei *Segmentina* (*Hippeutis*) *complanata* Drap. Das Verbreitungsgebiet von *Gyraulus* (*Gyraulus*) *riparius* West. reicht von Dänemark, Südschweden und Finnland über die Ostsee nach den baltischen Ländern, in einzelnen Posten bis in die Provinzen Brandenburg und Posen; fossil erstreckt sich die Art noch weiter west- und südwärts, bis an den Rhein und nach Ungarn. In bezug auf das Ertragen salzhaltigen Wassers dürften sich *Gyraulus* (*Gyraulus*) *rossmaessleri* A. Schm. und *Gyraulus* (*Gyraulus*) *riparius* West. nicht viel anders verhalten als die übrigen *Gyraulus*-Arten, so daß ihr Fehlen in Brackwassertümpeln der Küstenzone wohl mit ihrer geringeren Häufigkeit zu erklären ist.

Gattung *Segmentina* Fleming 1822.

Schale durchscheinend, glänzend, gekielt, mit wenigen ziemlich rasch zunehmenden und einander umgreifenden Umgängen; bei der Untergattung *Segmentina* sens. strict. Schale im Innern mit quergestellten Leisten, die bei der Untergattung *Hippeutis* Charpentier 1837 fehlen. Penis öffnet sich seitlich hinter der Spitze, doch ohne Stilett; 2 birnenförmige Anhangsdrüsen als Blindsäcke an der Einmündung des Vas deferens.

Segmentina (*Hippeutis*) *complanata* Draparnaud 1805. — Schale dünn, mattglänzend, flach, mit scharfem Kiel. Größter Durchmesser 4,5 bis 5 *mm* (Fig. 40). — In den Ländern um Nord- und Ostsee in stehendem Süßwasser weit, wenn auch sporadisch, nordwärts auf den britischen Inseln bis Schottland, in Skandinavien bis 61°, in Finnland bis 63° verbreitet; kann in der Küstenzone in schwach salzhaltiges Wasser vordringen.

Segmentina (*Segmentina*) *nitida* Müller 1774. — Schale glatt, hochglänzend, einerseits (auf der nach oben gekehrten ehemaligen Unterseite) gewölbt mit kleinem, eingesenktem Gewinde, andererseits flach mit tiefem, trichterförmigem Nabel; im Innern des jeweils letzten Umganges quergestellte weiße Schmelzleisten, die beim Weiterwachsen in den älteren Windungen resorbiert werden. Größter Durchmesser 4 bis 7 *mm* (Fig. 41). — In den Ländern um Nord- und Ostsee in stehendem Süßwasser häufig; kommt auf den britischen Inseln nordwärts nicht über England hinaus vor, reicht aber in Skandinavien bis 61°, in Finnland noch bis 62° nördl. Br.; dringt in schwach salzhaltiges Wasser ein und findet sich so gelegentlich in der Küstenzone, besonders der östlichen Ostsee.

6. Familie *Ancylidae.*

Den Planorbiden ähnliche Tiere, jedoch mit napf- oder kappenartiger Schale und einigen teilweise durch die Verkürzung des Eingeweidesackes hervorgerufenen inneren Abweichungen. Geschlechtsöffnungen und After meist auf der linken Seite des Tieres gelegen, bei wenigen Arten auch rechts. Mantel fast schildförmig, Mantelhöhle meist vollständig rückgebildet; Kiemenlamelle wie bei manchen Planorbiden vorhanden, meist links, bei den Arten mit rechtsseitigen Geschlechtsöffnungen rechts gelegen; Atmung durch diese Kiemenlamelle und durch den von einem Blutsinus durchzogenen Mantelrand. Weibliche Geschlechtsöffnung unter der Kieme, männliche hinter dem Fühler. Fühler drehrund, meist dünn, verschieden lang, bei einigen Arten sehr kurz; innen an ihrem Grund die Augen gelegen. Fuß verschieden breit. Kiefer besteht aus einem Band, das aus Stäbchen zusammengesetzt ist. Radula bei vielen Gruppen planorbidenähnlich, oft in einzelnen Teilen abgeändert. Geschlechtsorgane bei vielen Arten noch nicht untersucht; Eileiter ziemlich kurz, mit starken Anhangsdrüsen und einer flaschenförmigen Bursa copulatrix; Samenleiter lang; Penis mit langem, dünnem Flagellum versehen; Penisendstück oft durch Chondroidelemente versteift.

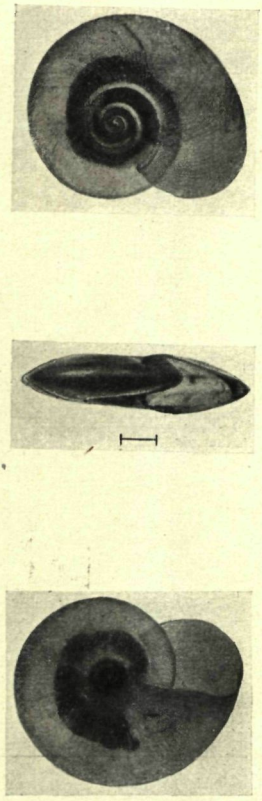


Fig. 40. *Segmentina* (*Hippeutis*) *complanata* Drap. Schale. a von oben. b Seitenansicht. c von unten. Vergr. 6 : 1. — Original.

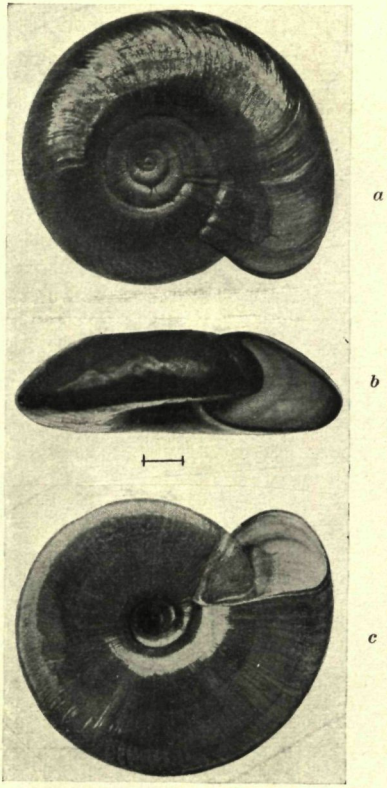


Fig. 41. *Segmentina* (*Segmentina*) *nitida* Müll. Schale. a von oben. b Seitenansicht. c von unten. Vergr. 8 : 1. — Original.

Die *Ancylidae* sind zweifellos keine einheitliche Gruppe, in ihr vielmehr recht unterschiedliche Schnecken mit napf- oder kappenartiger Schale zusammengefaßt worden, die sich aus verschiedenen Gruppen planorbidenartiger Vorfahren konvergent entwickelt haben. Solange eine natürliche Systematik dieser Tiere im Zusammenhang mit den entsprechenden Planorbidengruppen auf Grund anatomischer Unter-

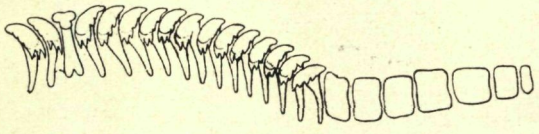


Fig. 42. *Ancylus lacustris* L. Zähne aus einem Radulaglied. Vergr. Nach J. Uličný.

suchungen noch nicht sichergestellt ist, mag der Einfachheit halber ihre Zusammenfassung als *Ancylidae* aufrecht erhalten bleiben.

Die meist sehr trägen Tiere sind ausgesprochene Süßwasserbewohner; einige Arten wagen sich am Rand der Meere in schwach salzhaltiges Wasser.

Gattung *Ancylus* Müller 1774.

Schalenmündung schmal eiförmig, etwa doppelt so lang als breit; Apex nach hinten und links gerichtet. Geschlechtsöffnungen, After und Kieme an der rechten Körperseite. Fühler borstenförmig, sehr kurz. Mittelzahn der Radula (Fig. 42) nach hinten verbreitert, mit kurzer, etwas zackiger Schneide; Seitenzähne mit mehreren äußeren Seitenzacken; Randzähne ohne Schneiden.

Ancylus lacustris Linné 1758. — Merkmale der Gattung. Länge der Schale 6 bis 7 *mm* (Fig. 43). — In den Ländern um Nord- und Ostsee im Süßwasser weit verbreitet, hauptsächlich in stehenden Gewässern an Pflanzenstengeln nach Art einer Schildlaus sitzend; reicht in Skandinavien und Finnland nordwärts bis etwa 61°, auf den britischen Inseln bis Nordschottland; wagt sich in der Küstenzone in schwach salzhaltige Gewässer.

Die ebenfalls in den Ländern um die Nord- und Ostsee vorkommende Gattung *Ancylastrum* Moquin-Tandon 1853 mit rundlich-eiförmiger Schalenmündung und

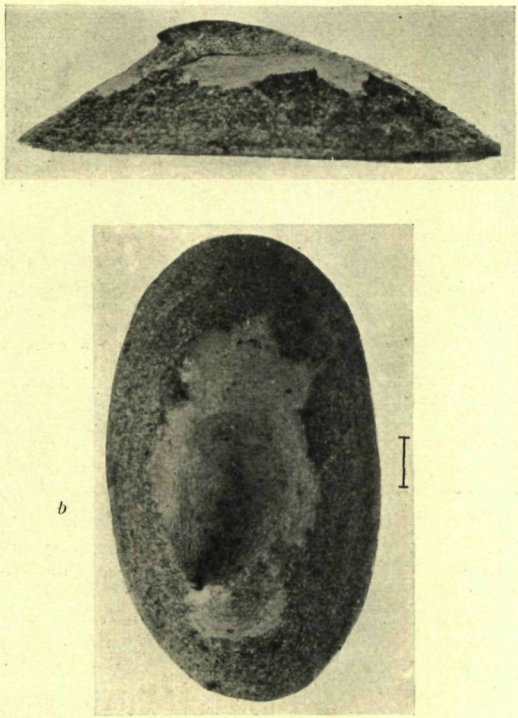


Fig. 43. *Ancylus lacustris* L. Schale. a Seitenansicht. b von oben. Vergr. 10 : 1. — Original.

linker Lage von Geschlechtsöffnungen, After und Kieme, lebt dort in der Art *Ancylastrum fluviatile* Müller 1774; diese findet sich meist an Steinen sitzend in fließendem oder wellenbewegtem Süßwasser, ist bisher aber noch nicht in salzhaltigem Wasser der Küstenzone gefunden worden. *Ancylastrum fluviatile* Müll. ist nordwärts nur aus Südnorwegen und aus Schweden bis etwa 61° bekannt, kommt aber in Finnland bis zum 65° nördl. Br. vor; auf den britischen Inseln bis Nordschottland.

Verwandtschaftsbeziehungen Die den natürlichen Verhältnissen wohl am nächsten kommende Einteilung der Klasse der *Gastropoda* ist die von J. W. SPENGEL vorgeschlagene Gliederung in *Streptoneura* (= *Prosobranchia*) und *Euthyneura*, welche Einteilung allerdings wohl noch durch Abtrennung der primitiven Formen von den streptoneuren Gastropoden zu ergänzen ist. Diese Gruppen werden am besten als Unterklassen der Gastropoden behandelt, da sie sich immerhin in ihrer Organisation bereits erheblich voneinander differenziert haben. Trotzdem gehen die *Euthyneura* zweifellos auf streptoneure Vorfahren zurück. Unter den lebenden Formen stehen letzteren die Vertreter der Cephalaspideenfamilie *Actaeonidae* noch am nächsten; sie sind deshalb als ursprüngliche euthyneure Gastropoden anzusehen, bei denen sich im Nervensystem die Kreuzung der Visceralkette auch erst im Beginn der Detorsion befindet.

Die *Basommatophora* gehören zu den *Euthyneura* und stehen innerhalb dieser Unterklasse der Ordnung der *Cephalaspidea* am nächsten, von denen sie wohl abzuleiten sind. In der Gegenwart fortlebende Seitenzweige primitiver Basommatophoren stellen die *Amphibolidae*, die als einzige Basommatophoren wie die Actaeoniden unter den Cephalaspideen und die Spiratelliden und Peracliden unter den ebenfalls von den Cephalaspideen abzuleitenden Thecosomaten noch einen Deckel (Operculum) besitzen, ferner die *Siphonariidae* und die *Gadiniidae* dar, die aber sicher alle bereits in verschiedene Richtungen hin spezialisiert sind. Der Ausgangspunkt für die meisten Basommatophoren ist nahe der Wurzel der zweifellos auch recht ursprünglichen *Ellobiidae* zu vermuten, von denen sich einige Familien, wie die *Carychiidae* und die *Otinidae*, noch nicht sehr weit in ihrer Organisation entfernt haben. Von den höher entwickelten Basommatophoren weisen die *Chilinidae* mit ihren beiden Unterfamilien, den südamerikanischen *Chilininae* und den *Latiinae* auf Neu-Seeland, noch manche ursprüngliche Merkmale auf, wie vor allem die noch nicht völlig vollzogene Aufhebung der Kreuzung der Visceralkette im Nervensystem; auch die Spindelfalten der Schale bei den *Chilina*-Arten erinnern an die der Ellobiiden und gar mancher Cephalaspideen.

Aus *Chilina*-ähnlichen Formen haben sich dann wohl die übrigen höheren Basommatophoren entwickelt. Unabhängig voneinander sind wohl die *Lymnaeidae* und die *Physidae* entstanden. An die Physiden können wahrscheinlich die *Planorbidae* angeschlossen werden, vielleicht in *Bulinus*-ähnlichen Formen der letzteren Familie. Ob die im Bau der Weichteile wie auch in der Gestalt der Schale recht mannigfaltigen Planorbiden womöglich in getrennte Familien unterzuteilen sind, bedarf weiterer Untersuchungen. Von verschiedenen Planorbiden-artigen Formen sind die zur Zeit allgemein als *Ancylidae* zusammengefaßten Schnecken mit napf- oder mützenförmiger Schale abzuleiten; eine größere, natürliche Gruppe eng verwandter Formen stellt unter derartigen

Schnecken die als *Ferrissiidae* vereinigten Arten dar. Schnecken mit napfartiger Schale sind von vielen Basommatophorenfamilien konvergent ausgebildet worden; außer an die *Siphonariidae* und *Gadiniidae* sei auch an die Gattung *Latia* Gray der *Chilinidae* und die nordamerikanische Gattung *Lanx* Cless. der *Lymnaeidae* erinnert.

Während die *Basommatophora* gleitend aus den *Cephalaspidea* abzuleiten sind, ist der Schnitt zwischen den *Basommatophora* und den *Stylommatophora* scharf, obwohl meist die beiden letzteren Gruppen als eine besondere Unterklasse der *Pulmonata* zusammengefaßt werden und zwar wegen der meist in der Mantelhöhle erfolgten Atmung atmosphärischer Luft, was allerdings auch bei anderen Gastropoden vorkommt (z. B. landbewohnende Prosobranchier). Wenn sich die Stylommatophoren von basommatophoren Ahnen ableiten, was nach unserer derzeitigen Kenntnis immerhin am wahrscheinlichsten ist, so sind die Verbindungen innerhalb der Stylommatophoren am ehesten bei den primitiven *Orthurethra* zu suchen, vor allem den *Tornatellinidae* und auch den *Amastridae*, und diese mit den *Ellobiidae* zu vergleichen. Recht isoliert ist dann zwar die Stellung der in mancher Beziehung aberranten, doch sicher primitiven ditrematen Stylommatophoren, der *Oncidiidae, Veronicellidae* und *Rathouisiidae*. Sie haben sich wahrscheinlich von den Wurzeln der Stylommatophoren an verschiedenen Stellen und in verschiedener Richtung abgezweigt, noch bevor die Stylommatophoren den monotrematen Geschlechtsapparat ausbildeten. Man faßt die *Ditremata* zweckmäßig in einer besonderen Untergruppe der Stylommatophoren zusammen; sie etwa ganz von diesen abzutrennen und als gesonderte Gruppe zu betrachten, dürfte wohl für die Darstellung des phyletischen Zusammenhanges dieser Formen untereinander keine Verbesserung bedeuten. Den natürlichen Verhältnissen kommt man wohl am nächsten, wenn man sowohl die *Basommatophora* als auch die *Stylommatophora* als getrennte Ordnungen den *Euthyneura* unmittelbar eingliedert. Dadurch wird vor allem der Zusammenhang der Basommatophoren mit den Cephalaspideen betont. Auch der zweifellos nahen Verwandtschaft der Stylommatophoren mit den Basommatophoren würde bei der noch nicht restlos geklärten Abstammung der Stylommatophoren durch eine solche Nebeneinanderstellung als Ordnungen innerhalb der *Euthyneura* Rechnung getragen. Auf alle Fälle dürfte aber eine systematische Trennung der *Basommatophora* und der *Stylommatophora* von den übrigen *Euthyneura* und ihre Zusammenfassung als besondere Unterklasse der *Pulmonata* neben den Unterklassen der *Prosobranchia* und *Opisthobranchia* (den *Cephalaspidea* stehen die *Basommatophora* wohl noch näher als die *Nudibranchia*) kaum aufrecht erhalten werden können. Innerhalb der Unterklasse der *Euthyneura* stehen dann die *Basommatophora* wie auch die *Stylommatophora* neben den sonst noch zu unterscheidenden Ordnungen der *Cephalaspidea, Thecosomata*[1]),

[1]) Auch die *Pteropoda* sind keine natürliche Gruppe, sondern nur eine Zusammenfassung pelagisch lebender Formen euthyneurer Gastropoden, von denen die *Thecosomata* von den *Cephalaspidea*, die *Gymnosomata* dagegen von den *Anaspidea* abzuleiten sind. Will man durchaus eine weitere Zusammenfassung innerhalb der genannten Ordnungen der *Euthyneura* vornehmen, so könnte man an eine Eingliederung der immerhin jeweils gut umrissenen *Cephalaspidea, Thecosomata, Anaspidea, Gym-*

Anaspidea, Gymnosomata, Acochlidiacea, Sacoglossa, Notaspidea und *Nudibranchia.*

Zeitlich sind die *Basommatophora* zuerst aus dem Karbon bekannt, und zwar dürften karbonische Fossilien den *Ellobiidae,* eine aus dem Unterkarbon bekannte Art möglicherweise schon den *Physidae* (*Physa prisca* Walcott) zuzurechnen sein. Obwohl auch die *Cephalaspidea* erst seit dem Karbon bekannt sind, muß man die Entstehung der bereits im Karbon differenzierten Basommatophoren daher mindestens im Devon annehmen. Weitere *Physidae* kennt man erst aus dem Jura, während welcher Zeit auch *Lymnaeidae* und *Planorbidae* auftreten. Sichere *Stylommatophora* erscheinen als Fossilien erst in der oberen Kreide (die primitiven Stylommatophorenfamilien der *Oncidiidae, Veronicellidae* und *Rathouisiidae* sind Nacktschnecken), dort allerdings bereits in nicht unbeträchtlicher Differenzierung; aus älteren Schichten stammende Schalen, die man als Stylommatophoren angesprochen hat, haben sich jedoch bei eingehender Untersuchung noch stets als landbewohnende Prosobranchier oder Basommatophoren erwiesen, soweit die Reste überhaupt zu definieren waren.

Vorkommen Die südliche Nordsee und die Ostsee sind geologisch sehr junge Bildungen und stellen infolgedessen keine markanten Grenzen für die Molluskenfaunen des Landes und des Süßwassers der angrenzenden Landgebiete dar. Was das Verhältnis der hier zu behandelnden Basommatophoren zum Meer anbelangt, lassen sie sich nach ihrem Vorkommen in zwei durchaus verschiedene ökologische Gruppen aufteilen. Es sind das strandbewohnende Arten und ins Brackwasser vordringende Süßwasserschnecken.

Strandbewohnende Arten. Die in Betracht kommenden Arten gehören zu den Familien der *Ellobiidae* und der diesen nahe verwandten *Otinidae.* Derartige Schnecken kommen vor allem in den Tropen und Subtropen in großer Formenmannigfaltigkeit vor, nehmen aber polwärts stark ab. Auch der Schwerpunkt in der Verbreitung der für das zu behandelnde Gebiet zu besprechenden drei Arten liegt weiter westwärts oder südwärts. Alle sind noch am Kanal gut vertreten. *Otina otis* Turt. berührt das Gebiet der Nordsee gerade noch im Südwesten und fehlt den Küsten der eigentlichen Nordsee. Etwas weiter geht *Ovatella bidentata* Mont. Sie findet sich an der englischen Nordseeküste nordwärts bis etwa zum Wash-Busen, auf dem Kontinent an der belgischen und niederländischen Küste; das deutsche Küstengebiet wird von der Schnecke in der Gegenwart nicht mehr besiedelt. Am weitesten reicht *Phytia myosotis* Drap. in das zu behandelnde Gebiet. Sie erreicht an der britischen Nordseeküste nordwärts den Firth of Forth. Auch auf dem Kontinent erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Art nach O über die Niederlande hinaus, löst sich aber immer mehr in einzelne Posten auf. An der deutschen Nordseeküste wurde sie auf den ostfriesischen Inseln, sowie an der Nordküste der Halbinsel Eiderstedt und auf der Hallig Süderoog

nosomata und wohl auch der *Acochlidiacea* als Unterordnungen in eine gemeinsame Ordnung *Tectibranchia* denken; die *Notaspidea* wären dann folgerichtig mit den von ihnen abzuleitenden *Nudibranchia* als Unterordnungen in eine Ordnung zusammenzufassen.

gesammelt. Als einziger Vertreter der strandbewohnenden Basommatophoren findet sich *Phytia myosotis* Drap. noch an der Ostsee, wo sie auf die Küsten des westlichen Abschnittes beschränkt ist. Sie wurde dort bisher an der Flensburger Föhrde, an der Südküste der Insel Fünen und bei Heiligenhafen am Fehmarn-Sund festgestellt[1]).

Bei den strandbewohnenden Basommatophoren scheint eine erhebliche Abhängigkeit von den Einflüssen eines ozeanischen Klimas zu bestehen. Das geht daraus hervor, daß zu Zeiten, in denen die Einwirkungen eines atlantischen Klimas sich stärker in Mitteleuropa bemerkbar machten, die strandbewohnenden Basommatophoren auch weiter nach O reichten. So erstreckte sich während der Littorina-Zeit der Ostsee das Verbreitungsgebiet von *Ovatella bidentata* Mont. bis zum Limfjord in Dänemark (vgl. S. IX. b 279).

Ovatella bidentata Mont., *Phytia myosotis* Drap. und *Otina otis* Turt. sind Landschnecken, die vollständig an die Strandzone gebunden sind. Sie finden sich unmittelbar oberhalb der oberen Flutgrenze, sowie am Rand von Salz- und Brackwasserseen und -tümpeln. Im Binnenlande kommen sie nicht vor. Von landbewohnenden Basommatophoren haben sich allein die *Carychiidae* aus der Abhängigkeit von der Meeresküste gelöst und sind im Binnenlande heimisch geworden, wo bei der großen Abhängigkeit der Basommatophoren von der Feuchtigkeit die winzigen Tierchen sich im Bedarfsfalle leicht in zusagende Verstecke zurückziehen können; so sind Vertreter dieser Familie in der Gattung *Zospeum* Bourg. gar zu augenlosen Höhlenbewohnern geworden. Das in den Ländern um die Nord- und Ostsee vorkommende *Carychium minimum* Müll. kann wie andere Glieder der Landschneckenfauna des Binnenlandes auch nahe der Meeresküste vorkommen, ohne allerdings den Strand zu besiedeln.

Im Brackwasser vorkommende Süßwasserschnekken. Von Süßwasser bewohnenden Basommatophoren kommen in dem zu behandelnden Gebiet Vertreter aller vier in Europa vorhandenen und weit verbreiteten Familien vor, der *Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae* und *Ancylidae*. Das Auftreten solcher Süßwasserschnecken in Brackwasseransammlungen des Küstengebietes oder gar in brackigen Meeresteilen hängt eng mit dem Vorkommen der betreffenden Arten in dem benachbarten Binnenland zusammen. Es gibt in keinem brackigen Gewässer im Gebiet der Nord- und Ostsee Vertreter der Basommatophoren, die nicht auch im Süßwasser des betreffenden Küstenabschnitts vorkämen[2]). Diese Süßwasserschnecken haben also vom Süßwasser aller Küstenländer aus ihr Verbreitungsgebiet soweit ins Meer vorgeschoben, als sie den zunehmenden Salzgehalt ertragen, falls nicht Hemmnisse anderer Art hinzukommen.

[1]) Neuerdings auch auf der Insel Poel bei Wismar an der mecklenburgischen Küste.

[2]) Anders verhält sich beispielsweise in der Ostsee die zu den Prosobranchiern gehörige Art *Theodoxus* (*Theodoxus*) *fluviatilis* L., die im Binnenland in Flüssen und Seen lebt. Das Tier kommt in der Ostsee auch in Abschnitten vor, wo es in den benachbarten Landgebieten nicht verbreitet ist. So fehlt es in Finnland, findet sich aber als Brackwasserschnecke der Ostsee in Teilen der finnischen Küstenzone. In den politisch zu Finnland gehörigen Ålands-Inseln besiedelt die Schnecke aber auch das Süßwasser ebenso wie im benachbarten schwedischen Gebiet.

Über den Salzgehalt des Wassers, in dem die verschiedenen Basommatophoren vorkommen können, macht A. C. JOHANSEN für den Randers Fjord in Jütland eingehende Angaben. Nach den Verhältnissen in der östlichen Ostsee zu schließen, können manche Arten jedoch eine noch etwas höhere Salzkonzentration dauernd ertragen; das entspricht auch etwa dem, was man über das Vorkommen der Schnecken in binnenländischen salzhaltigen Gewässern weiß. Folgende Zusammenstellung dürfte den ungefähren Grad der Salzkonzentration wiedergeben, in dem die einzelnen Arten noch zu leben vermögen.

Salzgehalt in ‰	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8
Galba (Galba) truncatula Müll.	+	+					
Galba (Galba) palustris Müll.	+	+	+	+	+		
Galba (Omphiscola) glabra Müll.	+	+					
Lymnaea stagnalis L.	+	+	+	+	?		
Radix auricularia L.	+	+					
Radix limosa L.	+	+	+	+	+	+	+
Radix neglecta C. Bttg.	+	+	+	+	+	+	+
Physa (Physa) fontinalis L.	+	+	+				
Planorbarius corneus L.	+						
Planorbis planorbis L.	+	+	+	?			
Planorbis carinatus Müll.	+	+					
Anisus (Anisus) spirorbis L.	+						
Anisus (Anisus) leucostomus Mill.	+						
Anisus (Disculifer) vortex L.	+	+					
Bathyomphalus contortus L.	+	+					
Gyraulus (Armiger) crista L.	+	+					
Gyraulus (Gyraulus) albus Müll.	+	+					
Gyraulus (Gyraulus) laevis Ald.	+	+					
Segmentina (Hippeutis) complanata Drap.	+						
Segmentina (Segmentina) nitida Müll.	+						
Ancylus lacustris L.	+	+					

Ob das Fehlen einiger Süßwasserschnecken der benachbarten Küstenländer in schwach salzigem Wasser auf den Salzgehalt zurückzuführen ist oder andere Gründe hat, kann einstweilen nicht in allen Fällen entschieden werden. Auffallend ist das Fehlen von *Ancylastrum fluviatile* Müll., das einst in der sogenannten Ancylus-Zeit die Ufergürtel der damals ausgesüßten Ostsee in Mengen bevölkerte, so daß nach ihm das Zeitalter benannt wurde (vgl. S. IX. b 278). Daß die in fließendem Wasser und in wellenbewegten Küstenzonen größerer Seen lebende Schnecke auch schwach salzige Küstenstreifen im Ostseegebiet meidet, kann zurzeit nur mit dem Salzgehalt des Wassers erklärt werden[1]).

Auch die beiden Arten *Myxas glutinosa* Müll. und *Aplexa hypnorum* L. sind bisher noch nicht in brackigem Wasser aufgefunden worden, während die anderen *Lymnaeidae* und *Physa (Physa) fontinalis* L. einen gewissen Salzgehalt vertragen. Aber hier liegen die Verhältnisse anders als bei *Ancylastrum fluviatile* Müll., da beide Arten meist

[1]) Von der Meeresküste ist *Ancylastrum fluviatile* Müll. allein durch A. G. STUBBS von Waterwynch in S-Wales angegeben worden. Dort saßen die Tiere an Felsen, nicht weit oberhalb der Gezeitengrenze. Doch rieselte auch Süßwasser an der Stelle den Felsen herab. Da im Gebirge die Schnecke gelegentlich auch am Gestein, das vom Wasser benetzt wird, leben kann, so dürfte es sich bei dem Fundort in Wales um eine derartige Stelle handeln, die nur auffallend weit gegen das Meer hin vorgeschoben ist.

nur in kleineren Wasseransammlungen, wie Wiesengräben und Tümpeln, vorkommen, *Myxas* allerdings zuweilen auch das Pflanzengewirr seichter Buchten besiedelt. Ob also das Fehlen dieser Schnecken auf Empfindlichkeit gegen Salz zurückzuführen ist oder einen anderen Grund hat, kann zur Zeit nicht festgestellt werden. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß allein die Beschränkung auf Gewässer geringer Ausdehnung das Entscheidende ist. Vielleicht finden sich die beiden Arten noch in brackigen Wiesengräben des Küstengebietes; das gilt vor allem für die Lymnaeide *Myxas glutinosa* Müll.

Einige Planorbiden sind ebenfalls noch nicht in brackigem Wasser angetroffen worden; in dem zu besprechenden Gebiet handelt es sich um die im allgemeinen selteneren Arten *Anisus* (*Anisus*) *septemgyratus* Bielz, *Anisus* (*Disculifer*) *vorticulus* Trosch., *Gyraulus* (*Gyraulus*) *rossmaessleri* A. Schm. und *Gyraulus* (*Gyraulus*) *riparius* West. Da ihre Verwandten in schwach salzhaltigem Wasser leben können und in ihrer Lebensweise sich nicht wesentlich von ihnen unterscheiden, kann vielleicht mit dem gelegentlichen Auffinden der genannten Arten in brackigen Tümpeln gerechnet werden.

Mehrere der in Betracht kommenden Basommatophoren des Süßwassers können nach der oben gegebenen Zusammenstellung also nur einen sehr schwachen Salzgehalt des Wassers ertragen, der nicht über 2‰ liegt. Es handelt sich dabei ausnahmslos um Planorbiden, und zwar um *Planorbarius corneus* L., *Anisus* (*Anisus*) *spirorbis* L., *Anisus* (*Anisus*) *leucostomus* Mill., *Segmentina* (*Hippeutis*) *complanata* Drap. und *Segmentina* (*Segmentina*) *nitida* Müll.

Auch die übrigen Planorbiden des Gebietes wagen sich meist nicht allzuweit in salzhaltiges Wasser vor. Bei einem Salzgehalt über 3‰ fehlen *Planorbis carinatus* Müll., *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L., *Bathyomphalus contortus* L., *Gyraulus* (*Armiger*) *crista* L., *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. und *Gyraulus* (*Gyraulus*) *laevis* Ald.; bei etwa 3‰ Salzgehalt dürfte auch die Grenze für *Ancylus lacustris* L. liegen. Von den in Betracht kommenden Planorbiden ist *Planorbis planorbis* L. am widerstandsfähigsten gegen salzhaltiges Wasser; er allein hält sicher noch einen Salzgehalt von 4‰ aus[1]). *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. verhält sich ähnlich wie *Planorbis planorbis* L.

Am leichtesten ertragen zweifellos von den genannten Familien die *Lymnaeidae* brackiges Wasser. Von ihnen sind *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll., *Galba* (*Omphiscola*) *glabra* Müll. und *Radix auricularia* L. noch am empfindlichsten; immerhin können sie in Wasser mit einem Salzgehalt bis 3‰ bestehen. Die beiden Arten *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und *Galba* (*Omphiscola*) *glabra* Müll. meiden allerdings als Bewohner kleiner und kleinster Wasseransammlungen die eigentliche Ostsee wie auch größere mit dem Meere in Verbindung stehende Gewässer. Aber in Tümpeln, Gräben und Tränken auf Viehweiden können sie noch fortkommen, auch wenn ein Salzgehalt bis 3‰ im Wasser enthalten ist. Dagegen dringt *Radix auricularia* L. an geeigneten Stellen

[1]) J. Gresens fand *Planorbis planorbis* L. in einem parallel zum Ryck bei Greifswald verlaufenden Graben sogar noch in Wasser von 5‰ Salzgehalt.

in Teile der östlichen Ostsee selbst ein. Letzteres gilt in noch höherem Maße für *Lymnaea stagnalis* L., die sich aber stellenweise noch in Wasser von einem Salzgehalt bis 5‰, vielleicht sogar bis 6‰ findet[1]).

Noch höheren Salzgehalt ertragen *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. Es sind das auch allgemein diejenigen Arten, die die geringsten Ansprüche an ihre Wohngewässer stellen und oft noch an Stellen leben, wo die Daseinsbedingungen für Süßwasserschnecken wenig günstig sind. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. erträgt einen Salzgehalt des Wassers, der etwa bei 6‰ liegt. Den höchsten Salzgehalt unter den in Frage kommenden Basommatophoren des Süßwassers halten die beiden Arten *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. aus; sie können noch in Gewässern mit einem Salzgehalt von 8‰ leben. Die 3 genannten Arten sind vor allem an der Besiedlung der brackigen Teile der östlichen und nördlichen Ostsee beteiligt. Die geographische Verbreitung von *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. in der Ostsee ist noch nicht endgültig geklärt, da beide Arten bisher nicht unterschieden wurden. In den östlichen Teilen des deutschen Ostseegebietes ist nur *Radix neglecta* C. Bttg. beheimatet, während im Bottnischen Meerbusen an der schwedischen Küste beispielsweise *Radix limosa* L. lebt, die auch in den brackigen Wasseransammlungen der Küstenzone an der Nordsee die allein vorkommende ist.

Da somit die in Betracht kommenden Basommatophoren den normalen Salzgehalt des offenen Meeres nicht vertragen, fehlen sie in der eigentlichen Nordsee vollkommen und sind hier auf die Mündungsgebiete der Flüsse sowie die brackigen Wasseransammlungen der Küstenzone beschränkt, wohin bei Flut gelegentlich Salzwasser gelangt. Anders liegen die Verhältnisse in der Ostsee, diesem großen Brackwassermeer, das durch seine Verbindung mit der Nordsee ein breites Mischgebiet von Meer- und Süßwasser enthält, wobei der Salzgehalt vom Kattegatt über Sund und Belt bis in den Finnischen und Bottnischen Meerbusen allmählich abnimmt. Vor allem fängt die westlich von Rügen quer durch die Ostsee verlaufende Darsser Schwelle das einströmende schwere Salzwasser am Boden ab, und hier verläuft ungefähr die 10‰-Isohaline; um die Insel Bornholm beträgt der Salzgehalt des Wassers nur noch etwa 7,4‰, so daß hier schon die Gattung *Radix* Montf. im freien Meer leben kann. Weiter nach O und N erscheinen dann mit abnehmender Salzkonzentration wasserbewohnende Basommatophoren in zunehmender Zahl, sowohl im Rigaer und im Finnischen als auch im Bottnischen Meerbusen. An den in der Ostsee vorkommenden Basommatophoren ist daher allgemein festzustellen, daß die Lebensbedingungen für sie von O nach W fortschreitend entsprechend der Zunahme des Salzgehalts ungünstiger werden, bis sie sich in der westlichen Ostsee aus dem eigentlichen Meer vollkommen zurückziehen und dort nur noch in brackigen Küstengewässern bestehen können. Je stärker der Salzgehalt

[1]) Nach K. M. Knipowitsch soll *Lymnaea stagnalis* L. bei den Ålands-Inseln noch in einer Salzkonzentration von 6,13‰ vorkommen.

ist, desto schwieriger ist das Fortkommen für diese Schnecken, was sich in der Ausbildung von Zwergformen ausdrückt (vgl. S. IX. b 434 bis 435). Es liegen hier die umgekehrten Verhältnisse vor wie bei den marinen Prosobranchiern und Muscheln, für die die Daseinsbedingungen in der Ostsee von W nach O infolge der Abnahme des Salzgehaltes ungünstiger werden, was sich ebenfalls an der Ausbildung von Zwergformen erkennen läßt.

Was die vertikale Verbreitung der sich meist am Boden und an der Bodenbewachsung aufhaltenden Basommatophoren des Wassers anbelangt, so sind diese im Sommer vorwiegend Bewohner der oberen Abschnitte des Litorals, da die Tiere dann infolge ihrer Abhängigkeit vom atmosphärischen Sauerstoff zur Atmung an die Nähe des Wasserspiegels gebunden sind, den sie in Richtung auf die Tiefe normal nur kriechend verlassen. Doch auch der zur Wasseratmung zurückgekehrte *Ancylus lacustris* L. mit rückgebildeter Mantelhöhle ist ein Tier der obersten Wasserschichten.

Wenn im Winter die wasserbewohnenden Basommatophoren nicht mehr auf den atmosphärischen Sauerstoff zur Atmung angewiesen sind, so weichen sie vor der Kälte in tieferes Wasser zurück, falls nicht die Seichtheit der Gewässer dieser Bewegung bald ein Ziel setzt. Die Wassererwärmung im Frühjahr macht wieder eine Atmung atmosphärischer Luft notwendig und treibt die Schnecken zur Wasseroberfläche.

Wenn jedoch infolge niedriger Temperaturen in gewissen Tiefen größerer Gewässer der respiratorische Wert des Wassers den Basommatophoren zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses genügt, so entfällt für die Tiere der Anreiz zum Aufsuchen höherer Wasserschichten, und sie bleiben ständig unten. Von welcher Tiefe ab die wasserbewohnenden Basommatophoren nicht mehr zur Wasseroberfläche aufsteigen, ist in den verschiedenen Gewässern sehr ungleich; sie richtet sich nach der Wassertemperatur, dem Gehalt an gelöstem Sauerstoff im Wasser und etwaigen Strömungen. Im Sommer aber pflegt häufig in demselben Gewässer bei einer Art die Population des Litorals deutlich von einer etwaigen Tiefenpopulation durch eine unbewohnte horizontale Wasserschicht geschieden zu sein. Über die Tiefe, bis zu der die Basommatophoren in der Ostsee vorkommen können, liegen noch keine endgültigen Beobachtungen vor. Nach Untersuchungen an den Tiefenfaunen der Alpenseen, bei denen es sich zum Teil um dieselben Basommatophorenarten handelt, scheinen von den Tieren nicht selten erhebliche Tiefen erreicht zu werden. So werden Basommatophoren (Lymnaeiden) aus dem Genfer See noch aus Tiefen von annähernd 300 *m* angegeben. Das Vorkommen von Basommatophoren aus einer Tiefe von 25—30 *m* ist aus verschiedenen Gegenden bekannt.

An einer Besiedlung des Bodens der Ostsee in größeren Tiefen werden die Basommatophoren wie viele andere Tiere oft dadurch behindert, daß durch Fäulnisvorgänge die tieferen Wasserschichten vielerorts recht sauerstoffarm sind. Hierin mag wohl hauptsächlich der Grund zu suchen sein, wenn Basommatophoren sicher oft auf weite Strecken hin den Tiefen der Ostsee fehlen und wohl auch nicht bis in solche Tiefen hinab

vorkommen, wie in manchen Alpenseen. In den Grenzgebieten des Vorkommens von Süßwassertieren in der Ostsee ist ferner zu beachten, daß infolge des größeren Gewichtes von Wasser mit höherer Salzkonzentration der Salzgehalt des Wassers nach der Tiefe stellenweise eine nicht unerhebliche Zunahme aufweist und dadurch die Bildung von Basommatophorenpopulationen in der Tiefe ausgeschlossen ist. Nahrungsmangel dürfte für die Basommatophoren in den Tiefen der Ostsee ebensowenig bestehen wie in den Tiefen der großen Binnenseen im Ostseegebiet. Es ist das ein wesentlicher Unterschied von den Verhältnissen in den meisten Alpenseen, wo in der Mehrzahl der Untersuchungen auf die Nahrungsknappheit für die Bewohner der Tiefe hingewiesen wird, während wohl eine Beschränkung der Populationen durch Sauerstoffmangel infolge geringerer Fäulnisvorgänge und Flußdurchströmungen dort weniger in Betracht kommt.

In welchem Ausmaß die einzelnen Gruppen der Basommatophoren an der Besiedlung von tieferen Wasserschichten beteiligt sind, richtet sich danach, wie die einzelnen ökologischen Faktoren hemmend auf die vertikale Ausbreitung einwirken. Stets handelt es sich um Arten, die auch das Litoral bevölkern; besondere Arten gibt es in der Tiefe nicht. Es ist beispielsweise durchaus irrig, die Tiefenlymnaeiden der schweizer Seen als besondere Arten anzusehen, wie das teilweise geschehen ist; die anatomische Untersuchung des Weichkörpers erweist sie ausnahmslos als Angehörige von Arten, die auch allgemein im Litoral verbreitet sind. Nur sind dort die Basommatophoren aus der Tiefe oft Zwergformen, die unter ungünstigen Verhältnissen herangewachsen sind (vgl. S. IX. b 434—435).

Von den Lymnaeiden sind *Radix neglecta* C. Bttg. und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. in der östlichen Ostsee aus Tiefen von 10—15 *m* nachgewiesen. *Radix limosa* L. dürfte nach dem, was über das Vorkommen dieser Schnecke in den Tiefen der großen Alpenseen (Genfer See, Bodensee, Vierwaldstätter See, Neuenburger See) bekannt ist, dieselben Tiefen erreichen können wie die beiden genannten Arten. Wie weit sie jedoch tatsächlich an der Besiedlung tieferer Gebiete der Ostsee beteiligt ist, bedarf noch der Klärung; in den für diese Schnecken in bezug auf den geringen Salzgehalt günstigen östlichen Teilen der Ostsee dürfte größtenteils *Radix neglecta* C. Bttg. in der Tiefe vorkommen.

Lymnaea stagnalis L. ist weniger als die genannten Arten an der Besiedlung größerer Tiefen beteiligt. Immerhin erhielt sie S. EKMAN im Wetter-See in Schweden aus einer Tiefe bis 50 *m*. Aus der Ostsee kenne ich sie bisher bloß aus Tiefen bis 7 *m*. *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und *Galba* (*Omphiscola*) *glabra* Müll. fehlen als Bewohner kleiner Wasseransammlungen sowohl der Ostsee als auch sonst den Tiefen von Binnenseen.

Während die Lymnaeiden infolge ihrer geringen Abhängigkeit von vegetabilischer Nahrung in den nahrungsarmen Tiefen der schweizer Seen nicht selten die einzigen dort vertretenen Basommatophoren sind, liegen in der nahrungsreicheren Ostsee die Verhältnisse an solchen Stellen anders, wo die Salzarmut auch andere Arten zuläßt. Hier wagen sich gelegentlich auch Planorbiden als Bodenformen in die Ostsee. So

lebt mancherorts *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. in der östlichen Ostsee als Tiefenform; aus dem Finnischen Meerbusen ist die Art aus 5—6 *m* Tiefe bekannt. Stellenweise beteiligt sich auch *Planorbis planorbis* L. und *Bathyomphalus contortus* L. an der Besiedlung solcher Tiefen. Die *Anisus*-Arten gehen im allgemeinen nicht in die Tiefe; bei ihrer extrem scheibenförmigen Schale sprechen vielleicht Beschränkungen hydrostatischer Art mit. *Planorbarius corneus* L. und die *Segmentina*-Arten sind ausgesprochene Seichtwasserformen.

Physa (*Physa*) *fontinalis* L. ist im allgemeinen als ein Bewohner des Litorals anzusprechen. Doch scheint die Art stellenweise auch an der Besiedlung des Bodens der Gewässer in gewissen Tiefen teilzuhaben. G. LINDSTRÖM stellte die Art im Küstengebiet der Ostsee bei Stockholm in 5—11 *m* Tiefe fest. S. EKMAN fand *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. im Wetter-See in Schweden gar in einer Tiefe von 22—24 *m*.

Ancylus lacustris L. bewohnt ausschließlich die obersten Wasserschichten und beteiligt sich nie an der Besiedlung des Bodens tieferer Gewässer.

Geologisches Die Schalen der Mollusken bleiben nach dem Tod der Tiere nicht selten erhalten und legen in den verschiedenen Erdschichten Zeugnis ab von der einstigen Anwesenheit der Tiere. Seit jeher sind die Weichtierschalen als wichtige paläontologische Dokumente gewertet worden. Daß man sie auch zur Festlegung der sehr wechselvollen Geschichte des Ostseebeckens herangezogen hat, ist verständlich. Auch die Basommatophoren, die ja stets eine wohl ausgebildete Schale besitzen und unter denen Nacktschnecken nicht vertreten sind, hat man dabei berücksichtigt. Es ist sogar eine Periode in der Geschichte der Ostsee, die sogenannte Ancylus-Zeit, nach einem Vertreter der Basommatophoren benannt worden.

Bei dem im Verlauf der geologischen Entwicklung der Ostsee sehr wechselnden Salzgehalt des Wassers war der Anteil der Basommatophoren an der Zusammensetzung der Fauna in den einzelnen Zeiten durchaus verschieden. Unterschieden werden folgende Stufen:

Gegenwart	*Mya*-Zeit	Heutige Verhältnisse
Altalluviale Zeit	*Littorina*-Zeit	Meer mit höherem Salzgehalt als in der Gegenwart
Postglaziale Zeit	*Ancylus*-Zeit	Süßwassersee
Letzte Phase der Eiszeit	*Yoldia*-Zeit	Verbindung mit dem nordischen Eismeer und der Nordsee

Nachdem die in dem Ostseebecken sich sammelnden Schmelzwasser der sich zurückziehenden skandinavischen Gletscher mit dem durch Abschmelzen der diluvialen Vereisung des Barentseeschelfes vordringenden nordischen Eismeer und außerdem über das heutige mittelschwedische Seengebiet auch mit der Nordsee in Verbindung getreten waren, wurde in der Ostsee eine arktische, marine Tierwelt heimisch, als deren Leitfossil die zu den *Ledidae* gehörige Muschel *Portlandia* (*Portlandia*) *arctica* Gray gilt, die früher nicht von der verwandten Gattung *Yoldia* Möller unterschieden wurde und als Yoldia-Zeit dieser Periode den Namen gab. Damals war die Ostsee wohl nicht von Basommatophoren besiedelt.

Das wurde anders, als durch die Hebung der Ländermassen bei weiterem Abschmelzen des Inlandeises die Ostsee beiderseits vom Meere abgeschnürt und ausgesüßt wurde. Es ist das die Ancylus-Zeit. Der entstehende Süßwassersee wurde von einer entsprechenden Tierwelt bevölkert. Charakteristisch für die Küstenzone dieses Beckens ist das zu den Basommatophoren gehörige *Ancylastrum fluviatile* Müll., das früher in die Gattung *Ancylus* Müll. gestellt wurde. Die an bewegtes Wasser gebundene Art lebt sowohl in fließenden Gewässern aller Art als auch in der Uferzone von Seen. Es handelt sich um eine ausgesprochene Süßwasserschnecke, die brackiges Wasser vollständig meidet. In der heutigen Ostsee kommt sie deshalb auch nicht mehr vor, findet sich jedoch noch in den großen abgetrennten und zurückgebliebenen Süßwasserseen, wie beispielsweise dem Ladoga-See und dem Wetter-See. Zusammen mit *Ancylastrum fluviatile* Müll. haben weitere Basommatophoren des Süßwassers damals das Ostseebecken besiedeln können.

Die weiteren Bewegungen des skandinavischen Blockes erfolgten im Sinne einer Kippung (Hebung im Norden, Senkung im Süden), wobei sich das dänische Inselgebiet bildete; es kam die Süßwasserostsee abermals mit der Nordsee in Verbindung und wurde dadurch in das salzige Littorina-Meer umgewandelt. Benannt wurde diese Periode nach dem Prosobranchier *Littorina* (*Algaroda*) *littorea* L. In jener Zeit muß die Ostsee salziger gewesen sein als in der Gegenwart, denn *Littorina* (*Algaroda*) *littorea* L., *die heute in der Ostsee ostwärts bis Rügen und* Bornholm reicht, besiedelte damals fast die gesamte Ostsee und erreichte ebenso wie andere marine Mollusken dort die Größe von Nordseetieren, während sie in der heutigen Ostsee oft kleiner bleiben, sofern sie überhaupt noch vorkommen können. Daß damals die Basommatophoren des Süßwassers nicht in der eigentlichen Ostsee leben konnten, ist einleuchtend. Nur die brackigen Wasseransammlungen der Küstenzone können sie besiedelt haben.

Der größere Einfluß eines ozeanischen Klimas ostwärts während der Littorina-Zeit ermöglichte auch den an die Strandzone gebundenen Schnecken eine größere Ausbreitung nach O als in der Gegenwart. So fand sich unter den strandbewohnenden Basommatophoren die heute ostwärts nur bis zur niederländischen Küste reichende, schon an der deutschen Nordseeküste fehlende *Ovatella bidentata* Mont. in Ablagerungen der Littorina-Zeit des Gebietes nördlich des Limfjordes in Dänemark (zwischen Hundstrup und Kjölbygaard).

Durch erneute Hebungen am Ende der Littorina-Zeit wurde der Wasseraustausch zwischen Nord- und Ostsee erschwert, wodurch die jetzigen Verhältnisse entstanden. Die Fauna der Littorina-Zeit wich nach W zurück, und im östlichen Teil der Ostsee bildeten sich Gebiete mit geringem Salzgehalt, die eine Besiedlung mit einer Reihe im allgemeinen im Süßwasser vorkommender Tiere ermöglichten. So konnten auch einige Basommatophoren des Süßwassers in Teile der Ostsee selbst vordringen.

Die Schalen der Basommatophoren des Süßwassers, vor allem der *Lymnaeidae*, reagieren stark auf Einflüsse der Umwelt. Deshalb ist es oft sehr wohl möglich, aus den Schalen dieser Schnecken auf die ökologischen Verhältnisse des Biotops zu schließen. Damit sind auch dem Geologen Mittel in die Hand gegeben, aus vorgefundenen Abänderungen der Weichtierschalen Schlüsse in bezug auf das Landschaftsbild früherer Zeiten zu ziehen und dadurch die überaus wichtige Pollenanalyse in Einzelheiten zu ergänzen.

Bewegung Die Fortbewegung ist bei den Basommatophoren im allgemeinen recht einheitlich. Durchweg sind die Arten in der Lage, mit der Sohle des Fußes zu kriechen. Das ist die hauptsächliche Fortbewegungsart. Grabende oder mit Flossen versehene und im Wasser treibende Arten sind unter ihnen nicht vertreten. Jedoch können die im Wasser lebenden Arten, soweit sie eine mit Luft gefüllte Mantelhöhle haben, im Wasser aufsteigen und sich durch Ausstoßen von Luft niedersinken lassen. Dazu kommen noch Bewegungen, die mit dem Zurückziehen in die Schale oder dem Hervortreten aus ihr in Zusammenhang stehen. Kleinere Muskelbündel, die sich von dem Hautmuskelschlauch gesondert haben, dienen zur Bewegung des Pharynx und der Begattungsorgane. Mesenterien und Organe sind meist mit diffuser oder oft zu Schichten angeordneter Muskulatur versehen. Allein die Muskulatur des Herzens und des Pharynx ist quergestreift; sonst ist sie glatt. Sie wird von spindel- oder bandförmigen Muskelzellen gebildet, in denen die kontraktile, fibrillär gebaute Rindensubstanz Sarcoplasma und Kern umhüllt.

Zurückziehen des Weichkörpers in die Schale und Hervorkommen aus ihr. Am oberen Ende des Hautmuskelschlauches ist der die Verbindung zwischen Weichkörper und Schale herstellende Spindelmuskel (Columellaris) am Apex innen mit der Schale fest verbunden, und zwar durch ein Haftepithel mit leicht zu färbenden fibrillären Plasmadifferenzierungen in den Zellen (Tonofibrillen). Durch den Spindelmuskel erfolgt das Zurückziehen des Weichkörpers in die Schale. Er strahlt bis in die Muskulatur des Fußes aus, besteht aber bei den Basommatophoren in der Hauptsache aus einer

kolumellaren Verdickung der Hautmuskulatur und ist kein derart auffallendes Muskelbündel wie etwa bei den Stylommatophoren. Auch haben die Basommatophoren höchstens kontraktile, nicht retraktile Fühler. Vor dem Zurückziehen muß der geschwellte Zustand des Fußes aufgehoben werden. Das geschieht durch Entfernung des schwellenden Blutes aus dem Fuß infolge Muskelkontraktion, wobei das Blut in die Leibeshöhle zurücktritt. Erleichtert wird dieser Vorgang durch einen umfangreichen, lockeren, unter den Organen im Vorderteil des Fußes gelegenen zentralen Bindegewebskomplex, der schwammartig zusammenpreßbar ist, vorher jedoch geschwellt war. Der Fuß löst sich nunmehr leicht von der Unterlage und wird von den ansetzenden Fasern des Spindelmuskels in die Schale zurückgezogen. Ob die Ablösung des Fußes von der Unterlage bei angehefteten Schnecken etwa durch eine erhöhte Sekretion der Sohlenschleimzellen erleichtert wird, ist nicht bekannt. Die Basommatophoren ziehen den Kopfteil des Fußes nur teilweise ein, während der übrige Körper je nach der Schalenform mehr oder weniger zurückgezogen wird, so daß die Kriechsohle den Weichkörper nach außen abschließt; eine Einstülpung des Fußes und eine Lageveränderung der Organe wie bei den schalentragenden Stylommatophoren findet bei den Basommatophoren nicht statt. Damit das Tier in der Schale Platz hat, müssen alle Muskelsysteme des vorderen Körpers, vor allem des Kopffußes, kontrahiert sein. Ein längeres Verweilen in diesem Zustand wird dann anscheinend durch den viskosoiden Tonus der Muskulatur erreicht.

Das Hervorkommen des Weichkörpers aus der Schale erfolgt umgekehrt durch Schwellung des vorderen Körpers, indem das Blut in den Kopffuß gepreßt wird, der dadurch aus der Schale herausgetrieben wird.

Eine ausgedehntere Befestigung der Schale am Weichkörper wird von denjenigen Schnecken ausgebildet, bei denen die Schalenwindungen reduziert sind und wo die flache Schale ohne Windungen nur noch einen Rückenschutz des auf der Unterlage festgehefteten Tieres darstellt. Je mehr das Gewinde einer Schale verkürzt ist, desto weniger kann der Weichkörper in die Schale zurückgezogen werden. Dadurch werden die einzelnen Teile des Mantels und der Schale in ihrer Lage zueinander immer weniger veränderlich und noch weitere Muskelzüge des Hautmuskelschlauches können sich an der sich rasch erweiternden Schale befestigen. So entsteht ein symmetrischer, nach vorn offener, hufeisenförmiger Schalenmuskel. Er ist von den im behandelten Gebiet vorkommenden *Ancylidae* sowie auch von anderen Basommatophoren und auch Prosobranchiern mit flachen Schalen ohne Gewinde konvergent ausgebildet. Diese Schalenmuskel leiten sich also wie der Spindelmuskel aus dem allgemeinen Hautmuskelschlauch ab. Von dem sich kurz vor der Insertion an die Schale in feine Fibrillen aufspaltenden Schalenmuskel gehen radiär angeordnete Muskelbündel ab. Die inneren kreuzen sich nach den Untersuchungen von M. ROTARIDES an Ancyliden unter dem Eingeweidesack in der Sohle, während die äußeren unmittelbar zum Sohlenepithel verlaufen. Da die Achse des Tieres verkürzt ist und ein Zurückziehen des Kopffußes in eine spiralig gewundene

Schale fortfällt, ist bezeichnenderweise bei diesen Schnecken der zentrale Bindegewebskomplex im Fuß weniger stark ausgebildet und tritt gegenüber der Dorsoventralmuskulatur etwas zurück.

Daß bei denjenigen Basommatophoren, die die inneren Teile der oberen Schalenwindungen bei weiterem Wachstum der Schale wieder resorbieren, nach Art mancher Prosobranchier außer am Apex noch weitere Haftstellen des Hautmuskelschlauches an der Schale sekundär auftreten, ist anzunehmen, jedoch noch nicht untersucht.

Bau und Funktion des Fußes. Seine stärkste Ausbildung zeigt der Hautmuskelschlauch der Basommatophoren an seinem ventralen Teil, dem Fuß. Seine Höhe ist im allgemeinen größer als die Sohlenbreite; nur bei den seßhaften Arten, wie in dem zu behandelnden Gebiet bei den *Ancylidae*, ist die Fußhöhe geringer als die Sohlenbreite. Anatomisch setzt sich der Fuß aus zahlreichen Muskelfasern zusammen, die in verschiedener Richtung miteinander verflochten sind und zwischen denen sich Blutlakunen befinden. Nach ihrer Funktion besteht die Muskulatur aus drei Gruppen. Die umfangreichsten Muskelmassen gehören zu der an der Sohle befindlichen lokomotorischen Muskulatur. Am Fuß setzen ferner Muskelfasern an, die zu dem System des Spindelmuskels gehören und als Retraktoren wirken. Die Muskulatur der Körperwände bewirkt die plastischen Veränderungen des Fußes. Von dem am Aufbau des Fußes beteiligten Bindegewebe ist außer dem bereits erwähnten zentralen Bindegewebskomplex noch eine Bindegewebslage mit nur wenig Muskulatur hinter und zwischen den subepithelialen Hautdrüsen zu erwähnen, die der Außenwand des Fußes eine gewisse Plastizität und Festigkeit verleiht. Eine Versteifung des Fußes wird durch Füllung der Zwischenräume zwischen den Muskeln mit Blutflüssigkeit und durch bestimmte tonische Eigenschaften der Muskulatur gewährleistet.

Die Schnecken sind in der Lage, selbst an sehr glatten Gegenständen, wie an Glasscheiben, sich mit der Fußsohle festzuheften und zu kriechen. Das Anheften der Tiere erfolgt durch eine sehr vollkommene Adhäsion zwischen der Kriechsohle und der Unterlage; ihre Wirkung ist in hohem Maße von den Leistungen der Muskulatur abhängig. Verstärkt wird das Haften durch den ausgeschiedenen Schleim, der durch Ausfüllen der Zwischenräume die Adhäsion unterstützt; vor allem bei längerem Festsitzen des Tieres ist wohl das Haftenbleiben durch den Schleim von Bedeutung.

Die Fortbewegung ist bei den meisten Basommatophoren, darunter allen wasserbewohnenden Gruppen, ein gleichmäßiges Gleiten auf einer einheitlichen Kriechsohle, die nicht von der Unterlage gelöst wird und sich bei der Bewegung im allgemeinen Umriß nicht verändert. Es dürfte heute feststehen, daß die Kriechbewegung allein auf der Arbeit der kontraktilen Lokomotionsmuskulatur beruht, während der Blutdruck zum Schwellen des Organs nur die notwendige Voraussetzung ist. Die lokomotorische Muskulatur besteht aus einem Geflecht verschieden gerichteter Muskelfasern, die als Längsfasern, Querfasern und Diagonalfasern verlaufen, welch letztere als zwei sich senkrecht kreuzende Sy-

steme mit den Querfasern einen Winkel von annähernd 45° bilden. Durch rhythmisch erfolgende Kontraktionen der Längsmuskulatur entstehen wellenförmige Bewegungen auf einzelnen Sohlenabschnitten von geringer Breite und Länge, die auf der Kriechsohle von hinten nach vorn fortschreiten; in ihrem Bereich ist die Sohlenfläche konvex. Diese Kontraktionen können aber allein noch keine Vorwärtsbewegung des Tieres hervorrufen, denn sie ziehen zwar die einzelnen Teilchen nach vorn, bewirken aber keine Verlängerung des betreffenden Sohlenabschnittes. Diese wird erst durch Kontraktionen der übrigen lokomotorischen Muskulatur bedingt, die mit den Wellen der Längsmuskulatur derartig übereinstimmen, daß bei jeder derartigen Welle eine gewisse Verbreiterung, nach ihrem Vorübergleiten eine Verschmälerung des betreffenden Sohlenabschnittes eintritt. Durch die Summierung dieser einzelnen kleinen Komponenten der Vorwärtsbewegung kommt das gleichmäßige Vorwärtsgleiten der Sohle zustande. Zwar sind bei einer an einer Glaswand kriechenden Wasserschnecke keinerlei lokomotorische Wellen festzustellen, wie solche beispielsweise an Vertretern der Stylommatophoren so deutlich zu sehen sind. Wenn aber die Basommatophoren an der Wasseroberfläche hängend kriechen, kann die Muskelarbeit auf der Sohlenfläche leicht beobachtet werden. Bei den Basommatophoren ist jedoch bei weitem kein derartig regelmäßiges Wellenspiel vorhanden, wie das bei den landbewohnenden Stylommatophoren der Fall ist; bei den hauptsächlich im Wasser vorkommenden Basommatophoren ist der Bewegungsapparat wohl im Prinzip derselbe, doch ist er entsprechend der größeren Tragfähigkeit des Mediums weniger vollkommen ausgebildet und seine Muskulatur schwächer. Die Wellen sind bei den Basommatophoren im allgemeinen auch weit weniger ausgeprägt als bei den Stylommatophoren und nur diffus verteilt bemerkbar.

Beim Kriechen gleitet nun die Sohle niemals unmittelbar auf der Unterlage, sondern stets auf einem Schleimband, das am Vorderende des Tieres erzeugt, beim Kriechen auf die Unterlage gedrückt und von der Schnecke hinter sich als Kriechspur zurückgelassen wird. Der zum Kriechen notwendige Schleim wird zum großen Teil von der Fußdrüse geliefert, die vorn oberhalb des Sohlenrandes zwischen ihm und dem Mund gelegen ist (vgl. IX. b 348). Diese Fußdrüse ist nicht so stark ausgebildet wie bei den landbewohnenden Stylommatophoren; doch läßt die Lage und Funktion der von P. SARASIN bei verschiedenen Basommatophoren des Süßwassers beschriebenen Drüsenpakete am Vorderende des Fußes keinen Zweifel über die Homologie mit der Fußdrüse der Stylommatophoren zu. Neben der Fußdrüse sondern auch die in der Sohle, vor allem an ihrem vorderen Rand, reichlich vorhandenen Schleimdrüsenzellen das Material ab, um die Schleimbahn für die Kriechbewegung sicherzustellen. Abgeschieden wird der Schleim infolge Kontraktion der Muskulatur oder Druckveränderungen bei den Körperbewegungen.

Die Kriechsohle der Basommatophoren trägt ein Flimmerepithel, das sich über ihren ganzen Querschnitt erstreckt; seitlich reicht es so weit über den Sohlenrand hinauf, als Sohlenschleimzellen

vorhanden sind. Es ist ein weitverbreiteter Irrtum, daß im Gegensatz zu den Stylommatophoren bei den Süßwasserbasommatophoren die gesamte Körperoberfläche mit Flimmerepithel bedeckt sei. Ein solches findet sich bei den Basommatophoren außer auf der Kriechsohle und ihren Seitenrändern nur noch in der Region um das Atemloch (vgl. S. IX. b 316), an den Fühlern und den Mundlappen (vgl. S. IX. b 367). Nach A. HERFS besitzt das Sohlenepithel der Basommatophoren des Süßwassers eine gut entwickelte Kutikula, die aus feinen Stäbchen besteht (Fig. 44). Bei *Lymnaea stagnalis* L. kann diese Stäbchenkutikula eine Höhe bis 2,5 μ erreichen. Eine Stäbchenkutikula bleibt nicht auf die Kriechsohle beschränkt, sondern findet sich auch auf dem Seiten- und Rückenepithel des Kopffußes. Die auf der Kriechsohle vorhandenen Wimpern sind bei den Basommatophoren recht stark entwickelt und haben nach A. HERFS bei *Lymnaea stagnalis* L. und *Planorbarius corneus* L. eine Länge von 7—9 μ (Fig. 44). M. ROTARIDES hat die Länge der Wimpern auf der Kriechsohle für weitere Arten ermittelt; er fand bei einem Exemplar von *Planorbarius corneus* L. mit 5 *mm* Sohlenbreite eine Länge der Wimpern von nur 6—7 μ, bei einem mittelgroßen Tier von *Planorbis planorbis* L. eine Wimpernlänge von 4—6 μ, bei *Gyraulus* (*Armiger*) *crista* L. mit einer Kriechsohle schmäler als 1 *mm* eine Wimpernlänge von 4 μ, bei *Radix* sp. (als *Radix ovata* Drap.) mit 2 *mm* Sohlenbreite eine Wimpernlänge von 4 μ, bei *Ancylus lacustris* L. mit einer Sohlenbreite von 2 *mm* eine Wimpernlänge von 5 μ und bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. mit einer Sohlenbreite von 2 *mm* eine Wimpernlänge bis 5 μ. Ein proportionales Verhältnis zwischen Körpergröße und Länge der Wimpern ist also nicht festzustellen. Gegen das Hinterende der Kriechsohle nehmen die Wimpern an Zahl und Länge meist ab; auch sind sie auf der Sohle selbst kürzer als an den Seitenrändern und den übrigen bewimperten Körperstellen. Die Wimpern schlagen kräftig nach hinten und dienen zweifellos zur Verteilung und Ausbreitung des von der Fußdrüse und den Sohlenschleimzellen gelieferten Schleimes für das zum Kriechen der Schnecke unentbehrliche Schleimband. Das über den Sohlenrand seitlich hinaufreichende Flimmerepithel besorgt die Beseitigung kleiner Fremdkörper, die während des Kriechens dort kleben bleiben könnten; sie werden durch die Wimpern nach hinten befördert und mit dem Schleim am Hinterende des Kopffußes abgesetzt, gelangen also nicht etwa seit-

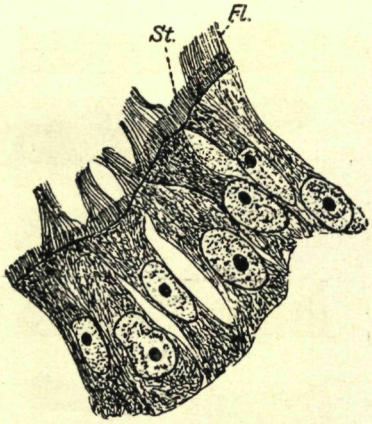


Fig. 44. *Planorbarius corneus* L. Seitenrandepithel des Fußrückens. Fl Flimmern. St Stäbchenkutikula. (Sublimat-Osmiumsäure, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain). Vergr. 1044 : 1. — Nach A. HERFS.

lich unter die Kriechsohle. Der Ansicht von A. HERFS, wonach bei den Süßwasserschnecken das Vorwärtskriechen auf der Sohle nach Art der Turbellarien allein durch das Schlagen der Wimpern erfolgt, ist nicht beizupflichten. Es wurde bereits erwähnt, daß bei einer an der Wasseroberfläche kriechenden Schnecke deutlich die Muskelarbeit der Sohle zu sehen ist (vgl. S. IX. b 282); ferner dürfte die Flimmerbewegung schwerlich genügen, um einer über die Unterlage doch erheblich herausragenden größeren Wasserschnecke das Kriechen gegen eine Wasserströmung zu ermöglichen. Jedoch unterstützt die Tätigkeit des Flimmerepithels zweifellos das Kriechen der Schnecken, und ihr Anteil an der Kriechleistung wird vor allem bei kleineren Arten und bei Jungtieren relativ groß sein.

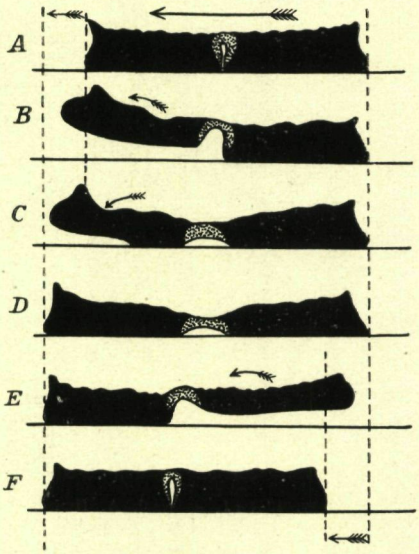


Fig. 45. *Otina otis* Turt. Schema der Vorwärtsbewegung eines Tieres in Richtung der Pfeile. —Nach F. VLÈS.

Anders als bei den Arten mit einheitlicher Kriechsohle, unter denen sich die wasserbewohnenden und ein Teil der landbewohnenden Basommatophoren befinden, erfolgt die Fortbewegung bei mehreren landbewohnenden Gruppen, bei denen die Kriechsohle mit einer Querfurche versehen ist; das ist bei vielen Ellobiiden (z. B. *Ovatella* Biv.) und bei *Otina* Gray der Fall. Eine eingehende Darstellung für *Otina otis* Turt. hat F. VLÈS gegeben (Fig. 45). Während der Ruhe ist die Querfurche kaum zu erkennen und die beiden Sohlenhälften bilden fast eine einheitliche Fläche. Deutlich ist aber die Querfurche bemerkbar, sobald das Tier zu kriechen beginnt. Es wird dann die vordere Sohlenhälfte von der Unterlage gelöst und stark in die Länge gezogen, worauf sie in gestrecktem Zustand wieder auf die Unterlage gebracht wird, wobei das Substrat zuerst mit dem an die Furche grenzenden Teil, also dem hinteren Abschnitt der vorderen Sohlenhälfte, berührt wird. Sobald die vordere Sohlenhälfte wieder vollständig auf der Unterlage festgeheftet ist, wird die hintere Sohlenhälfte von dem Substrat gelöst und infolge Kontraktion nach vorn gezogen, bis die Ausgangsstellung wieder erreicht ist. Bei diesen Schnecken ist also an Stelle des gleichmäßigen Gleitens eine Art Schreiten getreten. Der Grund der Ausbildung dieser Fortbewegungsart bei vielen landbewohnenden Basommatophoren mag

vielleicht mit dem im Vergleich zu den Stylommatophoren unvollkommeneren Funktionieren der Fußdrüse zusammenhängen, denn ein Gleiten setzt auf dem Land eine größere Produktion von Schleim voraus als im Wasser. Unter den landbewohnenden Basommatophoren können vor allem solche Arten, die meist im Mulm und an feuchten Orten leben, mitunter mit einfacher Gleitsohle ohne Querfurche bestehen, wie das beispielsweise die Gattung *Carychium* Müll. zeigt.

Eine Änderung der Kriechrichtung wird bei den Basommatophoren dadurch erreicht, daß die Fortbewegung vom Vorderende aus in eine andere Richtung geleitet wird, mitunter unter teilweiser Loslösung des Vorderendes der Kriechsohle von der Unterlage. Eine Umkehr während des Kriechens ist dem Tier nur durch Beschreibung eines Kreises möglich. Ein Rückwärtskriechen auf der Sohle ist für die Schnecke ausgeschlossen. Auch die Wellenbewegungen auf der Sohle laufen stets in einer Richtung, nämlich von hinten nach vorn. Die gelegentlich bei Schnecken beschriebenen Wellenbewegungen in entgegengesetzter Richtung beruhen auf einer optischen Täuschung. Es gelingt auch nicht, durch irgendwelche Reizung eine Umkehr der Richtung des Wellenzuges bei den Basommatophoren zu erreichen.

Kriechbewegungen. Die Kriechbewegungen der Basommatophoren können nun je nach der Gestalt der Kriechsohle verschieden sein. Arten mit langer schmaler Kriechsohle sind im allgemeinen weit beweglicher als solche mit kurzer breiter Sohle, die jedoch ein weit besseres Haftorgan darstellt. So sind die *Physidae* mit langer, schmaler Kriechsohle im allgemeinen sehr beweglich. Auch die meisten Planorbiden besitzen eine recht schmale Sohle, die sich gut zum Umherklettern im Gewirr der Wasserpflanzen eignet. Unter unseren im allgemeinen breitsohligen Lymnaeiden haben die *Galba*-Arten noch die schmalste Sohle, und die Art *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. findet sich auch vorzugsweise an Orten mit reichlichem Pflanzenwuchs. Eine breite Sohle mit großer Haftfläche ermöglicht aber den Schnecken ein Dasein in fließendem Wasser und in der Brandungszone. Dort führen die im ruhigen Wasser oft sehr beweglichen Tiere mitunter nur wenige Kriechbewegungen aus, und die Kriechsohle wird in erster Linie zu einem Haftorgan. So kriechen die *Radix-Arten* mit ihrer besonders vorn sehr breiten, fast dreieckigen Sohle in der Brandungszone nur verhältnismäßig wenig umher. Auch die *Ancylidae* sind recht seßhaft.

Was die Schnelligkeit der Kriechbewegungen der Basommatophoren anbelangt, so ist sie sowohl von der Intensität und Geschwindigkeit der Wellenbewegungen auf der Sohle als auch von der Sohlengestalt abhängig. Auch kann mitunter die gewöhnliche Kriechgeschwindigkeit durch äußere Anlässe gesteigert werden. Unter verwandten Arten sind oft die kleineren beweglicher als die großen, und auch innerhalb einer Art trifft das für die jungen Tiere im Vergleich mit den älteren Schnecken zu. Im allgemeinen legt ein Exemplar von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. mit einer Sohlenlänge von 1 *cm* eine Strecke von 4 bis 6 *cm* in der Mi-

nute zurück: Tiere der großen Arten *Lymnaea stagnalis* L. und *Planorbarius corneus* L. mit Sohlenlängen von 2 bis 2.3 *cm* kriechen in der Minute durchschnittlich 4 bis 8 *cm*.

Die Lebhaftigkeit der Bewegungen ist in hohem Maße von der Umwelt abhängig. Die landbewohnenden Arten kriechen hauptsächlich bei feuchtem, windstillem Wetter umher. Die Bewegungen der im Wasser lebenden Schnecken sind vor allem nach der jeweiligen Wassertemperatur recht verschieden. Während sich die Tiere bei wenigen Temperaturgraden über dem Gefrierpunkt kaum bewegen, kriechen unsere einheimischen Arten bei Zimmertemperatur je nach der Arteigentümlichkeit lebhaft umher. Steigt die Wassertemperatur gar zu sehr, werden die Bewegungen wieder weniger lebhaft.

Von Wichtigkeit für die Kriechbewegungen einer Reihe wasserbewohnender Basommatophoren ist ferner die Luftfüllung der Mantelhöhle, der eine hydrostatische Bedeutung zukommen kann. Meist sind die Tiere durch die Luftfüllung der Mantelhöhle leichter als Wasser. Doch das ist nicht immer der Fall. So bleiben beispielsweise in einem Teich durch vorsichtiges Schütteln von Wasserpflanzen abgelöste Lymnaeiden manchmal in derselben Wasserschicht schweben, sind also anscheinend nicht ohne weiteres leichter als Wasser; sie können trotzdem kriechen, wie das auch bei den Tieren im Winter und während des ganzen Jahres bei den Tiefenlymnaeiden ohne Luftfüllung in der Mantelhöhle der Fall ist. Zahlreichen Planorbiden mit scheibenförmiger Schale, so vor allem den Vertretern der Gattung *Anisus* Stud., scheint aber das oft sehr bedeutende Luftquantum in der Mantelhöhle das Kriechen und Tragen der Schale wesentlich zu erleichtern und ihnen vielleicht erst ein Leben an dem von ihnen bevorzugten Biotop, dem Wasserpflanzengewirr im Gebiet der Wasseroberfläche, zu ermöglichen. So muß beispielsweise *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. auf seiner schmalen und verhältnismäßig kurzen Kriechsohle eine Schale bewegen und in die Höhe halten, deren Durchmesser über dreimal so groß und deren Inhalt, der Eingeweidesack, etwa zehnmal so lang als die Kriechsohle ist. Tatsächlich tragen auch *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. und seine Verwandten die die Luftfüllung der Mantelhöhle enthaltende Schale beim Kriechen auf dem Boden senkrecht über dem Kopffuß, beim Kriechen in die Höhe aber etwas nach vorn über dem Kopf vorragend; läßt die haftende Kriechsohle los, so steigt die Schnecke nach oben, falls sie nicht durch Ausstoßen von Luft schwerer als Wasser wird. Während der kalten Jahreszeit enthält allerdings auch bei den *Anisus*-Arten, wie bei allen wasserbewohnenden Basommatophoren, die Mantelhöhle Wasser; dann sind aber allgemein die Bewegungen der sich weiter unten aufhaltenden Tiere geringer. Vielleicht hängt es neben anderen Faktoren auch mit der Wichtigkeit einer Luftfüllung in der Mantelhöhle für die Bewegung der Planorbiden mit scheibenförmiger Schale zusammen, daß diese Tiere in den tieferen Wasserregionen kaum vertreten sind, wo doch bei allen Basommatophoren die Mantelhöhle mit Wasser gefüllt ist. Nur Planorbiden mit nicht derart extrem gestalteten Schalen, wie manche *Gyraulus*-

Arten, wagen sich häufiger in die tieferen Wasserregionen. Bei der Gattung *Gyraulus* Charp. kommen schon in den oberen Wasserschichten Vertreter vor, die ihre Mantelhöhle mit Wasser gefüllt haben (Untergattung *Armiger* Hartm.); auch nimmt bei den Arten der Untergattung *Gyraulus* sens. strict. die mit Luft gefüllte Mantelhöhle nur etwa die halbe letzte Windung ein, während bei den Gattungen *Anisus* Stud., *Bathyomphalus* Charp. und auch *Planorbis* Müll. die luftgefüllte Mantelhöhle ungefähr eine ganze Schalenwindung ausmacht.

Außer auf festen Unterlagen vermögen die wasserbewohnenden Basommatophoren auch mit der Kriechsohle nach oben und der Schale nach unten an der Wasseroberfläche hängend zu kriechen. Auch hier ist die Fortbewegungsart die gleiche wie auf einem festen Substrat. Die Tiere bewegen sich auf einem am Vorderende des Fußes erzeugten Schleimband entlang, das unterhalb des Oberflächenhäutchens des Wassers liegt. Die Wellenbewegungen der Sohle sind deutlich auf dem der Wasseroberfläche zugekehrten Fuß der Schnecke zu sehen. Bei günstig einfallendem Licht kann man auch das im allgemeinen nicht sichtbare Schleimband hinter der Schnecke erkennen; durch Zusatz von etwas Farbstoff (z. B. Hämatoxylin) zum Wasser kann man es besser sichtbar machen. Entsprechend der Gestalt der Kriechsohle ist das Schleimband bei den Planorbiden schmal, bei den Lymnaeiden recht breit. Es ist nicht glatt, sondern hat eine schmale, transversale Felderung, hervorgerufen durch die wellenförmige Vorwärtsbewegung der Kriechsohle (Fig. 46). Etwa an der Oberfläche des Wassers befindliche Staubkörnchen werden über die Kriechsohle nach hinten geschoben, was im Versuch deutlich zu erkennen ist. Mitunter gerät ein Wassertropfen am Kopf der Schnecke auf die Sohle; auch er wandert über die Sohle von vorn nach hinten. Letzteres läßt sich besonders bei großen Lymnaeiden mit breiter Sohle leicht beobachten.

Ermöglicht wird das Kriechen von Tieren an der Wasseroberfläche durch die kapillare Oberflächenspannung des Wassers. Während aber von anderen Weichtieren, wie Prosobranchiern, kiemenatmenden Vertretern der marinen Euthyneuren und selbst manchen Muscheln, nur kleine Exemplare von geringem Gewicht die Möglichkeit eines Kriechens an der Oberfläche des Wassers haben, bewegen sich bei den Basommatophoren auch die größten Tiere infolge der Luftfüllung der Mantelhöhle mit Leichtigkeit, nach unten hängend, an der Wasseroberfläche entlang. Bei schwereren Tieren wölbt sich dabei die Kriechsohle oft schüsselförmig ein. Wird eine solche an der Wasseroberfläche kriechende Schnecke, etwa eine *Lymnaea stagnalis* L., gestört, so stößt sie Luft aus und sinkt dann infolge der Schwere augenblicklich in die Tiefe. Bei niedrigen Temperaturen, etwa unter $+ 5^\circ$ *C*, wenn die Mantelhöhle der im Wasser lebenden Basommatophoren im allgemeinen keine Luft mehr enthält, fällt für die größeren Tiere jedoch infolge ihres dann höheren Gewichtes die Möglichkeit des Kriechens an der Wasseroberfläche fort. Man sieht deshalb im Spätherbst und im Winter im allgemeinen auch keine Schnecken mehr an der Wasseroberfläche kriechen.

Alle im Gebiet der Nord- und Ostsee beheimateten wasserbewohnenden Basommatophorenarten können gelegentlich an der Oberfläche

des Wassers kriechend angetroffen werden. Bei *Lymnaeidae, Physidae* und *Planorbidae* sind solche Fälle leicht zu beobachten und kommen bei ruhiger Wasseroberfläche oft vor. Zu bemerken ist, daß bei den Planorbiden mit scheibenförmiger Schale, vor allem den *Anisus*-Arten, die Schale durch das in ihr enthaltene bedeutende Luftquantum dann oft fast horizontal zur Wasseroberfläche gedrückt und in Abständen von der Schnecke wieder ruckartig in die vertikale Lage gezogen wird, während welcher Bewegung das Vorwärtsgleiten des Tieres gehemmt ist. Vertreter der *Ancylidae* kriechen nur ausnahmsweise an der Wasseroberfläche; mitunter gelingt die Beobachtung eines solchen

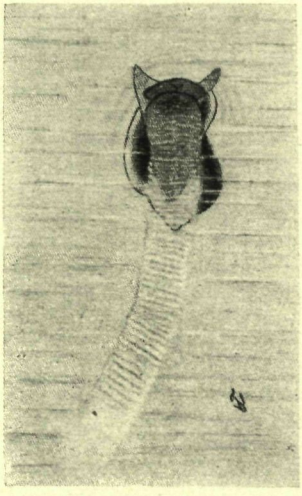


Fig. 46. *Radix auricularia* L. Kriechspur der Schnecke an der Wasseroberfläche (von oben gesehen). — Nach J. W. Taylor.

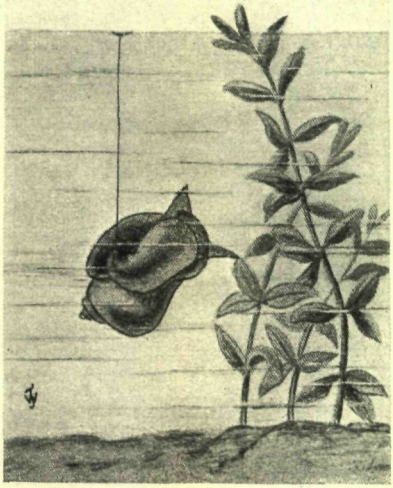


Fig. 47. *Radix auricularia* L. Tier an einem an der Oberfläche des Wassers haftenden Schleimfaden hängend. — Nach J. W. Taylor.

Tieres im Aquarium. Dadurch wird bewiesen, daß auch kleine Basommatophoren ohne luftgefüllte Mantelhöhle infolge ihres geringen Gewichtes an der Wasseroberfläche kriechen können.

Wenn die kriechende Schnecke einen Gegenstand, etwa eine Wasserpflanze oder auch die Wasseroberfläche, nicht plötzlich, sondern allmählich kriechend verläßt, so wird die Schleimspur durch den Zug der Schnecke zu einem Schleimfaden, den das Tier dann hinter sich läßt und an dem es hängt (Fig. 47). Gewöhnlich ist dieser Schleimfaden im Wasser nicht zu sehen; man bemerkt jedoch sein Vorhandensein, wenn man mit einer Pinzette oberhalb der Schnecke durch das Wasser streicht, wodurch der Schleimfaden mit der daranhängenden Schnecke seitlich verschoben wird. Beginnt der Schleimfaden an der Wasseroberfläche, so sieht man bei großen Tieren an seinem Aufhängepunkt meist eine durch das Gewicht der daranhängenden Schnecke

hervorgerufene flache Einbuchtung der Wasseroberfläche (Fig. 47). An diesem Schleimfaden hängt die Schnecke dann zunächst mit dem Hinterende und kriecht langsam nach unten. Das Tier ist aber auch in der Lage, umzukehren und an dem Schleimfaden, mit dem Kopf nach vorn, wieder in die Höhe zu kriechen. Wenn die Schnecke, die einen Schleimfaden gebildet hat, mit einer Wasserpflanze oder einem sonstigen Gegenstand im Wasser in Berührung kommt, so bleibt der Schleimfaden nicht selten daran kleben, wodurch Schleimfäden zwischen verschiedenen Gegenständen und auch solche von der Wasseroberfläche zu ihnen entstehen können, die nun von den Schnecken als Kriechbahnen benutzt werden. Durch eine schwache Wasserbewegung können die Schnecken abgetrieben werden und die Schleimfäden dadurch auch eine schräge Richtung erhalten. Gelegentlich kann es sogar vorkommen, daß eine an einem Schleimfaden hängende Schnecke plötzlich im Wasser in die Höhe steigt und der Schleimfaden sich darauf weiter oberhalb an einem Gegenstand befestigt, so daß sich also in diesem Falle die zuletzt gebildeten Teile des Schleimfadens oben befinden. Man findet ein Auf- und Abkriechen an Schleimfäden unter den wasserbewohnenden Basommatophoren meist bei kleinen Arten und jungen Tieren größerer, deren Masse noch nicht allzu groß ist und bei denen der Faden deshalb nicht reißt. Am häufigsten ist das Kriechen an Schleimfäden wohl bei den *Physidae* und jungen Exemplaren der *Radix*-Arten zu beobachten. Bei landbewohnenden Basommatophoren ist ein Auf- und Abkriechen an Schleimfäden bisher noch nicht festgestellt worden; theoretisch ist es aber bei ihnen ebenso möglich wie bei anderen Landschnecken.

Aufsteigen und Absinken im Wasser. Die im Wasser lebenden Basommatophoren mit luftgefüllter Mantelhöhle sind im allgemeinen leichter als Wasser und schweben daher zur Wasseroberfläche, wenn sie ihre Kriechunterlage loslassen. Es ist das eine oft zu beobachtende Bewegungsart vieler wasserbewohnender Basommatophoren, die zum Wasserspiegel aufsteigen, um dort die Luftfüllung ihrer Mantelhöhle zu erneuern. Dagegen kommt es normal nie vor, daß nach der Lufterneuerung die Schnecke nach unten sinkt, was ihr infolge des starken Auftriebes ohne weiteres auch nicht möglich ist; stets kriecht die Schnecke nach der Luftaufnahme weiter. Zwar ist das Tier in der Lage, die soeben aufgenommene Luft wieder auszustoßen, dadurch ihren Auftrieb zu verringern und unterzusinken. Da durch ein Absinken aber die zur Atmung aufgenommene Luft verloren geht, führt die Schnecke diese Bewegung nur aus, wenn sie durch eine Gefahr hierzu gereizt wird. Die schwerer als Wasser gewordene, nach unten sinkende Schnecke kann nun nicht wieder im Wasser aufsteigen, sondern muß den Wasserspiegel durch Kriechen erreichen.

Ist das Gewicht einer Schnecke mit luftgefüllter Mantelhöhle ungefähr gleich dem des Wassers, so daß ein von der Unterlage gelöstes Tier im Wasser schwebt, so kann man es trotzdem mitunter langsam aufwärts steigen sehen, häufig noch seitlich durch eine gewisse Wasserströmung beeinflußt. Das kommt dadurch zustande, daß das Tier durch Bewegungen mit dem Kopffuß sein relatives Gewicht verändert. Es ist anzu-

nehmen, daß die Gewichtsabnahme und das dadurch bewirkte Aufsteigen durch ein vermehrtes Hervortreten des Weichkörpers aus der Schale, verbunden mit einer Ausdehnung der Luft in der Mantelhöhle, hervorgerufen wird. Es läßt sich beobachten, daß die Schnecke sinkt, sobald sie etwa durch eine heftige Berührung zum Zurückziehen in die Schale veranlaßt wird, ohne Luft ausgestoßen zu haben. Im allgemeinen führen diese Schwebebewegungen im Wasser dazu, daß die suchende Kriechsohle der Schnecke eine Unterlage zum Kriechen findet; sonst schwebt sie allmählich zur Wasseroberfläche, wo sie nach Lufterneuerung weiterkriecht.

Da Aufsteigen und Schweben im Wasser bei den Basommatophoren an die Luftfüllung der Mantelhöhle gebunden sind, fehlen diese Bewegungen bei denjenigen Tieren, deren Mantelhöhle mit Wasser gefüllt ist. Das ist bei allen wasserbewohnenden Basommatophoren im Winter der Fall und dauernd bei den Tiefenformen; dasselbe gilt auch für die Arten mit rückgebildeter Mantelhöhle, wie die *Ancylidae*. Nach dem Lösen von der Unterlage sinken solche Tiere infolge der Schwere stets nach unten. Ein Grund dafür, daß die trägen Ancyliden so selten an der Wasseroberfläche kriechend vorkommen, mag bei den Arten des stehenden Wassers oft darin liegen, daß sie die Wasseroberfläche nur kriechend erreichen können, nicht aber im Wasser nach Lösen von der Unterlage aufzusteigen in der Lage sind.

Das Aufsteigen und Absinken der Basommatophoren im Wasser ist für die Tiere von erheblicher Bedeutung. Durch das Aufsteigen können sie auf einfache und rasche Weise zur Wasseroberfläche gelangen, um ihren Vorrat an atmosphärischer Luft zur Atmung zu erneuern. Ferner sind die durch Kriechen sich nur verhältnismäßig langsam fortbewegenden Schnecken durch das Aufsteigen und Absinken oft in der Lage, sich den Verfolgungen von Feinden zu entziehen. Diese Bewegungen der Basommatophoren im Wasser erfolgen je nach dem Gewichtsunterschied zum Wasser mit verschiedener Schnelligkeit, und man kann beim Aufsteigen der Tiere den Weichkörper allerhand Bewegungen ausführen sehen. Auch beim Kriechen führen die Schnecken oft gewisse Drehbewegungen mit der Schale aus, die bei manchen Basommatophoren (z. B. *Physa*) durch stärkere Reize sogar zu Schleuderbewegungen gesteigert werden können. Bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. treten als Abwehrreflex vor Egeln der Gattung *Glossosiphonia* Johns. sogar Purzelbewegungen der Schnecke auf (vgl. S. IX. b 460—461).

Wanderungen. Jahreszeitlich bedingte Wanderungen sind allein bei den wasserbewohnenden Basommatophoren, und zwar gewöhnlich nur bei denen in größeren Wasseransammlungen, in ausgeprägterem Maße zu beobachten, wo wesentliche Unterschiede in den Temperaturen der einzelnen Wasserschichten bestehen. Im allgemeinen suchen die Schnecken im Winter die tieferen Stellen der Gewässer auf; bei dem infolge der niedrigeren Temperaturen geringen Bedürfnis nach atmosphärischem Sauerstoff zur Atmung ist ein Aufsteigen zur Wasseroberfläche dann nicht nötig. Während sich die meisten einheimischen Basommatophoren auch im Winter auf dem Boden oder

der Bodenbewachsung aufhalten, wühlt sich *Planorbarius corneus* L. in den lockeren Schlamm des Bodens ein (vgl. S. IX. b 445—446). Bei Steilküsten verschwinden wegen der kürzeren Wanderwege die Schnecken im Herbst früher als bei Flachküsten und erscheinen ebenso im Frühjahr bereits eher. Mit der beginnenden warmen Jahreszeit müssen nämlich die Tiere den Weg nach oben zunächst ebenfalls kriechend zurücklegen, können infolge des Fehlens einer Luftfüllung der Mantelhöhle (vgl. S. IX. b 319—320) nicht etwa zur Wasseroberfläche emporsteigen.

Für die Ausbreitung der Arten haben aktive Wanderungen bei den Basommatophoren wohl geringere Bedeutung als passive Verschleppung. Immerhin werden die Tiere an den Grenzen einer Population ihr Gebiet mit der Zeit so weit vorzuschieben versuchen, als Daseinsmöglichkeiten für die Art vorhanden sind. So mag vor allem bei den lebhaften wasserbewohnenden Arten eine aktive Ausbreitung neben passiven Verschleppungen für die Art gelegentlich von Bedeutung sein.

Passive Ortsbewegung. Eine passive Ortsveränderung ist bei den Basommatophoren durch sehr verschiedene Möglichkeiten gegeben; sie hat für die Ausbreitung der Tiere oft eine recht wesentliche Bedeutung. Schon durch die Wasserbewegung können Schnecken oder ihr Laich mit Wasserpflanzen leicht verfrachtet werden. Bei Überschwemmungen werden sie durch das strömende Wasser mitgenommen und bilden dann nachher in zurückbleibenden Pfützen und Gräben längere oder kürzere Zeit aushaltende neue Kolonien, soweit die Arten in den kleinen Wasseransammlungen zu leben vermögen. So breitet sich durch das Hochwasser die als Überträgerin der Leberegelseuche wichtige *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. in geeignetem Gelände immer wieder erneut über die Weidegebiete unseres Viehs aus, was stellenweise wirtschaftlich zu Abwehrmaßregeln nötigt (vgl. S. IX. b 464—465).

Die Verschleppung von Wasserschnecken verschiedener Altersstadien und auch von Schneckenlaich erfolgt ferner recht häufig durch Vögel, Amphibien und auch Wasserinsekten. Außerdem ist der Mensch oft an der Verschleppung von Wasserschnecken beteiligt. Es ist auffallend, wie rasch in neu entstandenen Wasseransammlungen verschiedene Basommatophoren auftreten. Auch wird die Vernichtung von Kolonien einer Art durch widrige Umstände, wie im Küstengebiet der Ostsee etwa durch eine unvermittelte Erhöhung des Salzgehaltes im Wasser, meist bald wieder ausgeglichen, wenn die ungünstigen Verhältnisse aufhören.

Ernährung, Stoffwechsel Nahrung. Die Ernährung der in Betracht kommenden Basommatophoren ist oft abwechslungsreicher, als gewöhnlich angenommen wird. Bevorzugt werden von den Tieren verschiedene Algen, von denen die Arten mit zarterem Gewebe hauptsächlich gefressen werden. Jedem Aquarienliebhaber ist bekannt, wie gründlich die wasserbewohnenden Basommatophoren die Glasscheiben der Behälter von dem lästigen Algenüberzug befreien. Außerdem dienen den Schnecken aber auch organische Abfallprodukte recht verschiedener Art, sowohl pflanzlicher als auch tierischer Herkunft, in erheblichem Maße als Nahrung. Auch bei denjenigen Arten, die im erwachsenen Zustand häufig andere Nahrung angehen, wie vor allem den *Lymnaeidae*,

nähren sich die jungen Tiere fast ausschließlich von Algen und organischen Abfallprodukten. Da die Schnecken im allgemeinen kriechend mit solchen Nahrungsstoffen bedeckte Flächen abweiden, ist die Nahrung je nach dem Standort und auch der Jahreszeit nicht selten in ihrer Zusammensetzung recht verschieden. Das gilt besonders für die im Wasser lebenden Arten des Gebietes, in beschränkterem Maße auch für die Strandschnecken. An Stellen mit reicher Nahrung sammeln sich die Tiere oft in erheblichen Mengen an.

Ausgesprochene Nahrungsspezialisten sind bei den Basommatophoren nicht ausgebildet worden, wenn auch die Grenze in der Möglichkeit der Aufnahme verschiedener Nahrungsstoffe bei den einzelnen Arten schwankt. Wenn also manche Dinge von der einen Art gefressen werden, von der anderen aber nicht, so liegt der Grund hierfür häufig in der verschieden wirkungsvollen Ausbildung der Freßwerkzeuge. Höhere Wasserpflanzen werden von den Schnecken hauptsächlich wegen ihres Algenbewuchses aufgesucht, den die Tiere abweiden. Doch werden faulende Pflanzenteile von den Schnecken gern angenommen. Je weiter der Fäulnisprozeß vorgeschritten ist, desto leichter können die Pflanzen gefressen werden und desto mehr sagt den Tieren anscheinend die Nahrung zu. Die kleinen Planorbiden mit ihren meist nicht sehr spitzen Radulazähnen müssen in dieser Richtung wohl am wählerischsten sein; die Physiden stehen ihnen darin nicht viel nach. Der große *Planorbarius corneus* L. frißt mitunter bereits schwach angefaulte Blätter. Am wenigsten anspruchsvoll brauchen in dieser Hinsicht die Lymnaeiden mit ihren spitzen Radulazähnen zu sein, besonders *Lymnaea stagnalis* L., deren Freßspuren man gelegentlich an nur verfärbten oder gar an grünen Blättern von Wasserpflanzen finden kann. Die an der Oberfläche des Wassers entlangkriechenden Wasserschnecken nehmen beim Abweiden der Wasseroberfläche gelegentlich größere Mengen von Blütenstaub, vor allem Gramineen-Pollen, auf. Die großen Exemplare verschlingen dabei nicht selten frische Blätter von *Lemna*. Sonst werden die grünen Teile der höheren Pflanzen von den meisten wasserbewohnenden Basommatophoren wohl im allgemeinen nicht angegriffen; das mag allenfalls bei sonstigem Nahrungsmangel eintreten, der aber bei den verschiedenen möglichen Nahrungsstoffen in der Natur wohl selten eintreten wird. Jedoch bei den Lymnaeiden, vor allem der gefräßigen *Lymnaea stagnalis* L., besteht die Nahrung schon unter normalen Bedingungen trotz Bevorzugung faulender Pflanzenteile zu einem gewissen Teil auch aus grünen Wasserpflanzen. Man kann sich leicht davon überzeugen, in wie kurzer Zeit einige Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. in einem Aquarium die ärgsten Verwüstungen unter dem Wasserpflanzenbestand anrichten können. Doch muß man sich hüten, Fütterungsversuche im Aquarium, wobei die hungrigen Tiere der verschiedenen Arten auch lebende Pflanzenteile in erhöhtem Maße auffressen, zu verallgemeinern und auf die Natur zu übertragen; dort steht den Tieren mehr zusagende und leichter zu bewältigende Nahrung meist in genügender Menge zur Verfügung, so daß sie es gar nicht nötig haben, frische Pflanzenteile anzugreifen.

Tierische Abfallprodukte werden wohl von allen Basommatophoren gefressen, wenn den Schnecken solche Nahrung gelegentlich zur Verfügung steht. Animalische Stoffe, wohl teilweise aus dem Plankton stammend, werden neben Diatomeen und absinkenden pflanzlichen Stoffen bei denjenigen Vertretern der Basommatophoren wahrscheinlich als Nahrung eine gewisse Rolle spielen, die in größeren Tiefen leben. Vor allem den Lymnaeiden scheint eine solche Kost zuzusagen; das mag in vielen Fällen auch dazu beitragen, daß die Vertreter dieser Familie in größeren Wassertiefen unter den Basommatophoren vorherrschen. Daß Kost animalischer Herkunft im allgemeinen gern genommen wird und wohl gewöhnlich auch einen gewissen Bestandteil der Lymnaeidennahrung ausmacht, geht ferner daraus hervor, daß man in Gewässern mit reichlich pflanzlichen Nahrungsstoffen Aas meist dicht besetzt mit Lymnaeiden findet, sowohl mit *Lymnaea* als auch *Radix* und *Galba*. *Lymnaea stagnalis* L. frißt auch Laich anderer Tiere; in welchen Ausmaßen das in der Natur jedoch vorkommt, ist nicht bekannt. Lebende Tiere werden wohl nur ausnahmsweise von den Basommatophoren des Wassers gefressen. Am ehesten kommt das wohl bei der großen *Lymnaea stagnalis* L. vor; bei dieser Art ist gelegentlich das Verschlingen von Süßwasserpolypen, von kleinen Schnecken und Würmern im Aquarium beobachtet worden, die meist aber wohl nur deshalb gefressen wurden, weil sie der Schnecke bei der Nahrungsaufnahme zufällig vor den Mund kamen. Immerhin mögen solche Fälle in der Natur seltener als in der Gefangenschaft vorkommen. Auch in bezug auf animalische Kost darf man Fütterungsversuche in Aquarien nicht ohne weiteres auf natürliche Verhältnisse übertragen. In der Gefangenschaft lassen sich beispielsweise alle Lymnaeiden, *Planorbarius corneus* L. und *Physa* (*Physa*) *acuta* Drap. außer mit Fischfleisch auch mit Säugetierfleisch ernähren; auch zerquetschte Schnecken werden gierig angenommen. Läßt man Lymnaeiden in der Gefangenschaft hungern, so gehen sie zum Kannibalismus über; und zwar fressen sich die Tiere eher gegenseitig auf, als daß sie ihren Kot anrühren, der durchaus verschmäht wird. Bei *Planorbarius corneus* L. vergreifen sich die hungernden Tiere nicht an Artgenossen; die karnivoren Eigenschaften der Planorbiden und auch der Physiden sind sicher weit geringer als die der Lymnaeiden.

Die zahlreichen mit der Nahrung aufgenommenen Bakterien durchlaufen anscheinend in vielen Fällen den Darmkanal der Basommatophoren, ohne als Nahrungsfaktor eine Rolle zu spielen. G. SCHMID hat an *Planorbis planorbis* L. festgestellt, daß die roten Schwefelbakterien *Lamprocystis roseopersicina* Kütz. und *Chromatium okeni* Ehrenb. nach Aufnahme durch die Schnecken unverdaut in deren Fäces zu finden waren.

Bei den hier zu behandelnden wasserbewohnenden Arten ist wohl die Nahrung der recht seßhaften Art *Ancylus lacustris* L. am einheitlichsten; die vorzugsweise an Pflanzenstengeln festsitzenden Tiere weiden im allgemeinen nur die in ihrer Umgebung angesammelten Nahrungsstoffe, meist Algen, ab. Kärglicher wird die Nahrung oft der Ancylide

des fließenden Wassers, *Ancylastrum fluviatile* Müll., zur Verfügung stehen; in Bächen auf Urgestein ist die Art meist auf Wasserflechten angewiesen.

Unter den landbewohnenden Basommatophoren ist das winzige *Carychium minimum* Müll. ein ausgesprochener Moderfresser. Meist nährt sich die Art von pflanzlichem Detritus; bei dem Eindringen in Höhlen sind dagegen auch animalische Abfallprodukte neben Pilzmyzel von Bedeutung für die Ernährung dieser Schnecke.

Nach starker Austrocknung müssen auch die landbewohnenden Schnecken Wasser aufnehmen, um fressen zu können. Sonst sind die Tiere trotz Hungers nicht in der Lage, Nahrung aufzunehmen oder auch zu verdauen, da die Drüsensekrete zu stark eingedickt sind. Die Wasseraufnahme erfolgt durch den Mund und durch die Haut.

Nahrungsaufnahme. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch den Mund. Dieser stellt eine durch zwei seitliche Lippen in einem Längsspalt verschließbare Öffnung dar; er führt in die Pharyngealhöhle, deren vorderer Abschluß die Lippen sind. Von einer besonderen



Fig. 48. *Phytia myosotis* Drap. Kiefer. Vergr. — Nach T. van Benthem-Jutting.



Fig. 49. *Physa (Physa) acuta* Drap. Kiefer. Vergr. Nach T. van Benthem-Jutting.

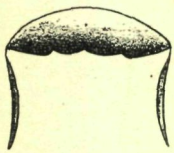


Fig. 50. *Radix limosa* L. Kiefer. Vergr. 20 : 1. Nach J. W. Taylor.

Mundhöhle vor der Pharyngealhöhle kann bei den Basommatophoren nicht gesprochen werden. Bei manchen Basommatophoren bildet aber die Körperhaut am Mund in verschiedenem Ausmaß noch ein weiteres Paar äußerer Lippen aus, die sich über den inneren ebenfalls in einem Längsspalt schließen. Die geschlossenen äußeren Lippen bei den *Physidae* zeichnen sich durch faltige Ränder aus, glätten sich jedoch beim Öffnen des Mundes. Bei *Ancylus* sind die Ränder der äußeren Lippen leicht gezackt; doch werden beim Schließen der Lippen die Vorsprünge der Ränder so nach innen gedrückt, daß nur ein gerader Längsspalt bleibt.

Unmittelbar hinter den inneren Lippen sitzt quergestellt an der Decke der Pharyngealhöhle der Kiefer, der der Radula bei der Nahrungsaufnahme als Widerlager dient. Er ist bei den einzelnen Gruppen der Basommatophoren recht verschiedenartig gestaltet. Er zeigt bei den *Ellobiidae* meist deutlich eine Zusammensetzung aus Stäbchen und erscheint oft faserig; seltener ist er einheitlich, wie bei *Phytia myosotis* Drap. (Fig. 48). Bei den *Physidae* ist er aus einem einheitlichen, geknickten, in der Mitte faserigen Mittelstück und zwei schwachen Seitenstücken zusammengesetzt (Fig. 49). Auch bei den *Lymnaeidae* besteht der Kiefer aus einem Mittelstück und zwei Seitenstücken; das starke Mittelstück ist etwas gebogen und besitzt eine leichtgezackte Schneide;

die dünnen Seitenstücke sind abwärts gerichtet (Fig. 50). Bei den *Planorbidae* ist der Kiefer ebenfalls dreiteilig, mit größerem Mittelstück (Fig. 51). Der Kiefer der *Ancylidae* setzt sich aus vielen kleinen untereinander bogig verbundenen Stückchen zusammen, die bei den einzelnen Arten wieder recht verschieden aussehen können (Fig. 52). Anscheinend hat aber die Gestalt des Kiefers nicht die große systematische Bedeutung, die ihr früher oft beigemessen wurde; entsprechend gleichartiger Beanspruchung haben die kutikularen Verdickungen am Eingang der Pharyngealhöhle bei verschiedenen Gruppen zu ähnlichen Kieferformen geführt. Der Kiefer ist mit der den Mundeingang auskleidenden Kutikula fest verwachsen und stellt nur eine besonders verdickte Differenzierung dieser Kutikula dar, die mehr oder weniger stark das einschichtige Zylinderepithel der Wandung der Pharyngealhöhle überdeckt. Eine Eigenmuskulatur besitzt der Kiefer nicht; seine Bewegungen erfolgen gleichzeitig mit denen der Decke der Pharyngealhöhle.

Für die Nahrungsaufnahme ist die in der Pharyngealhöhle befindliche Radula von besonderer Bedeutung. Sie bildet einen Teil des muskulösen Schlundkopfes oder Pharynx, der oft als „Buccalmasse" bezeichnet wird. Der Pharynx ist eine Differenzierung des Bodens der Pharyngealhöhle, während ihre Decke gleichmäßig und ohne Unterbrechung in den Ösophagus übergeht.



Fig. 51.
Planorbarius corneus L.
Kiefer. Vergr. — Nach
T. van Benthem-Jutting.



Fig. 52.
Ancylus lacustris L.
Kiefer. Vergr.
Nach J. Uličny.

Die Radula der Basommatophoren ist verhältnismäßig breit und kurz. Sie besteht aus einer dünnen, biegsamen, durchsichtigen, chitinösen Membran, die als Radulamembran oder Basalmembran bezeichnet wird und mit einer Menge von kleinen, in Längs- und Querreihen angeordneten und mit der Radulamembran fest verbundenen Hakenzähnchen besetzt ist. Die Zahl der Radulazähne einer Querreihe ist bei den Basommatophoren entsprechend der breiten Radula meist recht hoch. Eine solche Querreihe setzt sich aus einem Mittelzahn (Rhachiszahn), sowie mehreren Seiten- (Lateral-) und mehreren Randzähnen (Marginalzähnen) zusammen. Die Zähne der einzelnen Querreihen stehen auch in Längsreihen symmetrisch angeordnet hintereinander, so daß beiderseits einer Längsreihe von Mittelzähnen sich ein Feld von Seitenzähnen befindet, das allmählich in ein Feld von Randzähnen übergeht. Eine Abweichung weisen die *Physidae* in der Zahnstellung auf der Radula dadurch auf, daß die Querreihen eine in der Mitte gebrochene Linie darstellen. Der am weitesten nach vorn

gerückte Punkt einer Querreihe ist der Mittelzahn; von ihm aus bildet die Querreihe einen nach hinten offenen Winkel, der beispielsweise bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. 100—120° beträgt (Fig. 22).

Jeder Radulazahn besteht aus einer der Radulamembran aufliegenden Basalplatte und der sich aus ihr aufbiegenden, nach rückwärts gerichteten Schneide (Epithem). Die Gestalt der Zähne weist je nach ihrer Stelle auf der Radula gewisse Verschiedenheiten auf. Der Mittelzahn ist durchaus symmetrisch gebaut; nach dem Außenrande der Radula hin ist an den Zähnen eine zunehmende Asymmetrie im Bau des einzelnen Zahnes bemerkbar. An der Schneide des Mittelzahns können bei den einfachen Formen außer einer Haupt- oder Mittelspitze (Mesokon) beiderseits kleinere Nebenspitzen (Ektokone) auftreten. Doch ist die Gestalt der Zähne bei den einzelnen Gruppen oft nicht unerheblich spezialisiert und artlich recht verschieden. So zeichnen sich die in dem zu behandelnden Gebiet vorkommenden *Ellobiidae* durch einen hinten tief eingebuchteten Mittelzahn mit sehr kleiner Schneide aus; auch bei *Otina* hat der Mittelzahn nur eine kleine Schneide. Bei den *Lymnaeidae* ist er schmal und spitz. Die *Physidae* haben einen großen Mittelzahn mit feingezackter Schneide; er ist aus einer Verwachsung mit den beiden ursprünglich ersten Seitenzähnen hervorgegangen (Fig. 22). Bei den *Planorbidae* ist die Schneide des Mittelzahns meist zweispitzig. *Ancylus lacustris* L. hat einen ziemlich kleinen, nach hinten verbreiterten Mittelzahn mit kurzer, etwas zackiger Schneide (Fig. 42).

Die Seitenzähne können ähnlich aussehen wie die Mittelzähne; doch sind dann innere Nebenzacken meist kleiner als äußere (Endokon und Ektokon) und oft ganz zurückgebildet; auch kann sich die Hauptspitze durch Spaltung vermehren. An den Randzähnen kann sich an der Vermehrung der Zacken auch die ursprünglich äußere Nebenzacke durch Spaltung beteiligen. Die Grenze zwischen den verschiedenen Gruppen von Zähnen nach der Seite ist nicht immer scharf. Bei den *Physidae* sind die Seiten- und Randzähne gleich gebaut; sie besitzen am oberen Rand des Zahnes eine blattartige Verbreiterung als Stützfortsatz (Fig. 22).

Die Radula mit ihrer elastisch biegsamen Basalmembran ist auf dem Epithel des Bodens der Pharyngealhöhle durch die Subradularmembran fest verbunden und wird von einem mächtigen, elastischen Stützapparat getragen, dem Radulapolster (vielfach fälschlich als „Radulaknorpel" bezeichnet). Es ist in seiner natürlichen Stellung vom Boden der Pharyngealhöhle schräg nach vorn oben gerichtet, ragt zu etwa einem Drittel zungenartig vor und ist im übrigen im Boden eingebettet. Das Radulapolster wird im Pharynx durch ein kompliziertes Muskelsystem aus quergestreiften Muskelzellen in Bewegung gesetzt. Die dadurch ausgeführten Bewegungen der Radula können in zwei Einzelbewegungen zerlegt werden. Einmal kann innerhalb der Pharyngealhöhle das Radulapolster mit der Radula von hinten nach vorn und zurück bewegt werden. Damit ist eine Drehbewegung um eine innerhalb des Radulapolsters anzunehmende Achse verbunden, wobei an seiner Oberfläche die Radula nach vorn-unten und zurück in die Mundöffnung hineingedreht wird.

Die Bildung der Radula erfolgt mit dem Wachstum der jungen Schnecke in der Radulatasche, auch als Radulascheide bezeichnet, in die das ventrale Epithel der Pharyngealhöhle an ihrem hinteren Ende eingesenkt ist und in die die bis dahin auf dem Radulapolster sichtbare Radula nach hinten verschwindet (Fig. 53). Im Grunde der rinnenförmigen Radulatasche schließt sich hinter einem aus schmalen Zylinderzellen mit kleinen Kernen bestehenden Basalepithel ein quer gelagerter Komplex von Zellen an, der die Bildungszone der Radula darstellt und aus den sogenannten Odontoblasten besteht. Bei diesen Odontoblasten handelt es sich um mehrere hintereinanderliegende Querreihen von Zellen, die sich von denjenigen ihrer Umgebung durch eigene Größe und die ihres Kerns, sowie durch hellere Färbung des Plasmas unterscheiden. Im Gegensatz zu den Proso-

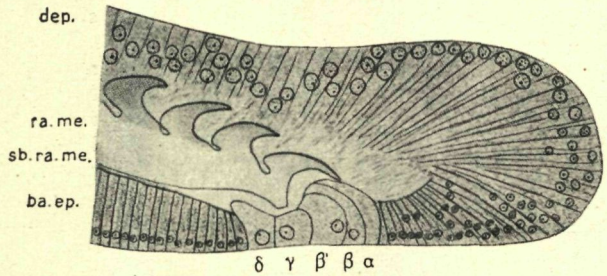


Fig. 53. *Lymnaea stagnalis* L. Sagittalschnitt durch das Hinterende der Radulatasche. ba. ep. Basalepithel. dep. Deckenepithel. ra. me. Radulamembran. sb. ra. me. Subradularmembran. α—δ Odontoblasten. Vergr. 250 : 1. — Nach H. Hoffmann.

branchiern mit ihren vielen, schmalen Odontoblasten haben die Basommatophoren wie alle Euthyneuren eine geringere Zahl großer Odontoblasten, und zwar sind diejenigen der vorderen Querreihen im allgemeinen am größten. Hinter diesen Odontoblasten schließen sich bis in den Grund der Radulatasche wieder schmale, hohe, kleinkernige Zylinderzellen an. Gegen die hintere Wand, das Deckenepithel der Radulatasche, nehmen die Zellen und deren Kerne allmählich an Größe zu, bis über dem Odontoblastenbezirk die Zellkerne des Deckenepithels die gleiche Größe wie die der Odontoblasten erreichen; am hinteren Rand der Radulatasche geht das Deckenepithel oben in das einfache Zylinderepithel der Wandung über. Zwischen dem Basal- und Deckenepithel der Radulatasche ist ein größerer Hohlraum nicht vorhanden, und die gelegentliche Beobachtung eines solchen hängt wohl sicher mit einer ungünstigen Fixierung zusammen.

Auf der Oberfläche des aus den Odontoblasten zusammengesetzten, stets gleichbleibenden und bei den einzelnen Arten charakteristisch gestalteten Bezirkes werden sowohl die Radulazähne als auch die Radulamembran gebildet. Die Odontoblasten stellen kein Syncytium dar; stets sind die Zellgrenzen erkennbar. Die Radulazähne werden durch Sekretion abgeschieden, und zwar bilden mehrere Odontoblasten einen solchen Zahn; die vordersten großen Odontoblasten scheiden die Radula-

membran ab. Nach H. HOFFMANN lassen sich bei der unter den Basommatophoren am meisten untersuchten *Lymnaea stagnalis* L. am Sagittalschnitt durch den Odontoblastenbezirk fünf Odontoblasten erkennen (Fig. 53); die Zellen α, β und β′ liefern den Zahn, zunächst als dünne Lamelle, einschließlich seiner Basalplatte; die Zelle γ dürfte die tiefste Schicht der Basalplatte und die obersten Lagen der Radulamembran abscheiden, so die innige Verbindung zwischen dieser und den Zähnen gewährleistend, während die Zelle δ nur noch Substanz für die Radulamembran hervorbringt. In der Fläche besteht nach H. HOFFMANN bei *Lymnaea stagnalis* L. der Odontoblastenbezirk für die Bildung des Rhachiszahnes aus 7 Zellen, eines Lateralzahnes aus 11 Zellen und eines Marginalzahnes aus 5 Zellen. An der Bildung der Radula ist auch das Deckenepithel der Radulatasche beteiligt, indem es besondere Stoffe in die Zähne einlagert.

Die Gestaltung der Radula kommt wohl dadurch zustande, daß die kleineren Odontoblasten der hinteren Reihen, die doch die Schneiden der Radulazähne abscheiden, rascher am Ende ihrer Sekretionsphase sind als die großen Odontoblasten des vorderen Randes. Daher werden die Schneiden der Radulazähne von ihren Bildungszellen abgehoben, während die Basalplatte mit der Radulamembran und diese mit ihren Zellen in Verbindung bleibt. So erklärt es sich, daß die Zähne in Abständen voneinander auf der Radula stehen, während die Radulamembran ein einheitliches Gebilde ist. Die Zellen des Odontoblastenbezirkes sind nach vorn geneigt, und am dortigen Rand tritt die Radula bei der jungen Schnecke mit dem Basalepithel in Verbindung. Die Zylinderzellen des Basalepithels scheiden ein klebriges Sekret mit einer zarten, senkrechten Streifung ab, durch das eine feste Verbindug zwischen Radula und Basalepithel hergestellt wird. Beim weiteren Wachstum der Radula verdichtet sich dieses Sekret zur Subradularmembran. Das Wachstum der Radula aus der Radulatasche bei der jungen Schnecke ist durch das von vorn nach hinten erfolgende, allmähliche Auswachsen des gesamten Pharynx bedingt; es handelt sich somit nur um eine relative Verlagerung der Radula, nicht etwa um ein Vorwärtsgleiten auf dem Basalepithel, wie früher meist angenommen wurde. In dem gleichen Maße, wie das Wachstum des Pharynx mit dem des Tieres sich allmählich verlangsamt und schließlich zum Stillstand kommt, verlangsamt sich auch die Bildung neuer Querreihen von Radulazähnen, bis schließlich das Wachstum der Radula wohl ganz aufhört. Es ist H. HOFFMANN beizupflichten, wenn er bei den Basommatophoren einen bisher allgemein vermuteten raschen Zahnersatz und ein ständiges Nachrücken von Zahnreihen für das erwachsene Tier ablehnt. Die festen chitinösen Zähne der Radula scheinen doch leistungsfähiger zu sein, als man früher annahm; immerhin ist bei alten Tieren gelegentlich eine gewisse Abnützung der Zähne festzustellen. Ferner dürfte es jetzt nicht mehr zweifelhaft sein, daß der einmal gebildete Bezirk von Odontoblasten mit der Zeit sämtliche Zähne einer Längsreihe der Radula bildet. Eine bisher meist angenommene Verlagerung der Odontoblasten nach vorn in das Basalepithel nach erfolgter Abscheidung des Radulazahnes und ein Ersatz der Odontoblasten aus dem

Grund der Radulatasche ist nicht zu beobachten und daher abzulehnen. Übrigens treten auch Mißbildungen an den Radulazähnen meist in der gesamten Längsreihe der Zähne auf, woraus auf nicht richtig funktionierende Odontoblasten geschlossen werden darf.

Vor Beginn des Freßaktes werden etwa vorhandene äußere Lippen geöffnet und während des Fressens nicht wieder geschlossen; allein *Ancylus* schließt sie wieder, wenn auch nur unvollkommen. Dann erfolgt die Bewegung der Teile der Pharyngealhöhle bei den einzelnen Bissen in rhythmischer Wiederholung. Durch Vordrücken des Pharynx werden die inneren Lippen auseinandergeschoben, und zwar bis zu einer mehr oder weniger gerundeten Öffnung, die bei den Physiden sogar noch etwas in die Breite gezogen ist, bei den Lymnaeiden aber oben durch den quergestellten markanten Kiefer einen Abschluß findet. Aus dieser Öffnung werden Radula und Kiefer gegen die Nahrung sichtbar vorgeschoben. Die aus der rinnenförmigen Pharyngealhöhle auf dem Radulapolster herausgedrehte Radula mit ihrer biegsamen Radulamembran breitet sich nach vorn blattartig aus. Beim Zurückziehen wird dieser flächenhafte vordere Teil der Radula von vorn-unten wieder in die Pharyngealhöhle zurückgenommen, wobei die nach rückwärts gerichteten Zähne an der sich beim Übergang bildenden Kante mit ihren Spitzen frei vorstehen und in die Nahrung eingreifen können; diese Flächenänderung, bei der die einzelnen Querreihen der Zähne an ihren Enden aufgebogen werden, beginnt an den beiden seitlichen Randzonen der Radula, weshalb diese zuerst in die Nahrung eingreifen und aufeinanderzubewegt werden, was deutlich an den einzelnen Bißstellen unter der Lupe festzustellen ist. Der einzelne Biß währt solange, bis alle herausgeschobenen Zahnreihen des blattartigen vorderen Teils der Radula nach dem Eingreifen in die Nahrung in die Pharyngealhöhle zurückgenommen sind, worauf sich dann in dem Maße der Rücknahme der Radula die inneren Lippen wieder hinter ihr schließen. Beim Freßakt der *Physidae* mit ihrer eigentümlichen Anordnung der Radulazähne in geknickten Querreihen wird die Nahrungsaufnahme durch die beiden Seitenzonen der Radula stark betont; die seitlich in der Mundöffnung hoch hinaufrückenden Seiten- und Randzähne wirken dabei wie zwei Hälften der Radula mehr von außen nach innen.

Bei flächenhaft verteilter Nahrung, wie etwa Algenrasen, wird diese mit den Zähnchen der Radula aufgenommen und der Kiefer dabei kaum wesentlich beansprucht. Bei größeren Nahrungsbrocken dient der Kiefer dagegen als Widerlager. Das ist vor allem der Fall, wenn etwa bei Lymnaeiden die spitzen Lateralzähne an der hinteren Kante der vorgestreckten Radulafläche sich in das Gewebe festerer Nahrung, etwa von lebenden Teilen höherer Pflanzen, einbohren. Durch weiteren Rückzug von Kiefer und Radula wird dann die zwischen ihnen eingeklemmte Nahrung etwas in den Mund gezogen; da die Radula sich durch Drehung auf dem Radulapolster weiter nach hinten bewegen kann als der Kiefer, werden von der Nahrung einzelne Teile abgerissen und weiter in die Pharyngealhöhle gebracht.

Um den Algenbewuchs und sonstige verteilte Nahrung von der Unterlage, wie Steinen, Pflanzen oder den Glaswänden in Aquarien, ab-

zuweiden, führen die Schnecken bei meist langsamem Vorwärtskriechen mit dem Mund oder dem ganzen Kopf, je nach ihrer Beweglichkeit, auffallende pendelnde Seitwärtsbewegungen aus. Während dieser Bewegungen greift die Radula gleichmäßig in die Nahrung ein und erzeugt so durch die einzelnen Bisse charakteristische Freßspuren. Diese lassen sich leicht an algenbewachsenen Glaswänden von Aquarien untersuchen (Fig. 54). Sie stellen im allgemeinen eine Zickzacklinie dar, deren einzelne Abschnitte flache Kreisbögen entsprechend der Seitwärtsbewegung des Kopfes sind. Die Freßspuren weisen gewisse artliche Besonderheiten auf; schon die einzelnen Bisse sind entsprechend der verschiedenen Gestalt der Radula nicht gleich. Innerhalb derselben Art pflegen die Kreisbögen bei Freßspuren größerer Tiere naturgemäß breiter zu sein. Doch auch bei demselben Individuum sind die Freßspuren nicht immer gleichmäßig, scheinen vielmehr nach der Ergiebigkeit der Weidefläche, der Art der Nahrung, sowie dem Grad der Sättigung der Schnecke veränderlich zu sein. Solche Abweichungen können sowohl in dem Abstand der einzelnen Bißstellen von einander als auch in einer Vergrößerung der Winkel zwischen den Kreisbögen der Freßspur bestehen. Die größeren Winkel zwischen den Bögen entstehen durch Zunahme der Kriechbewegung, während bei eng aneinanderliegenden Bögen die Schnecke kaum vorwärtskriecht. Bei der beweglichen *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. kommt es nicht selten vor, daß bei raschem Vorwärtskriechen des Tieres die Freßspur sogar ihre Zickzackform verliert und die Spur ohne Knick durch eine Reihe hintereinanderliegender Bißstellen in der Kriechrichtung weiterläuft, wobei allerdings die einzelne Bißstelle entsprechend der knickförmigen Anordnung der Radulazähne zweiteilig ist. Bei allen Basommatophoren kann man zuweilen auch einzelne Bißstellen beobachten. Bei Beginn des Abweidens einer Fläche werden gewöhnlich zuerst einzelne Bisse oder Kreisbögen in großen Winkeln gelegt, bis die ergiebige Ausnutzung in eng gelegten Kreisbögen bei verlangsamter Kriechbewegung beginnt. Auffallend ist übrigens, daß Basommatophoren, die in einen frisch mit Wasser gefüllten reinen Behälter gebracht werden, beim Kriechen an den Wänden meist sofort mit der Weidebewegung des Mundes beginnen.

Zwischen der Nahrungsaufnahme und der Radulaform bestehen gewisse Beziehungen, wie das C. HEIDERMANNS für die Basommatophoren dargetan hat. Der Algenbewuchs an Wasserpflanzen wird leicht durch eine als Bürste wirkende Radula abgeschabt. Solche Bürstenradula findet sich bei den *Physidae* (Fig. 55), *Ancylus lacustris* L. (Fig. 56) und den kleineren *Planorbidae* (Fig. 57); sie sind hauptsächlich auf Algennahrung angewiesen. *Ancylastrum fluviatile* Müll. hat eine Schaufelradula, um die in strömendem Wasser an Steinen wachsenden Flechten und den dort lagernden Detritus abzukratzen (Fig. 58). *Planorbarius corneus* L. hat eine Radula mit jederseits 10 Seitenzähnen mit großer, stumpfer Mittelspitze, die durch drei weitere Zähne zu den jederseits vorhandenen 25 sechs- bis siebenzackigen Randzähnen überführen; letztere wirken als Algenbürste, während die Seitenzähne als Detritusschaufeln oder als Schneiden zur Aufnahme von absterbendem

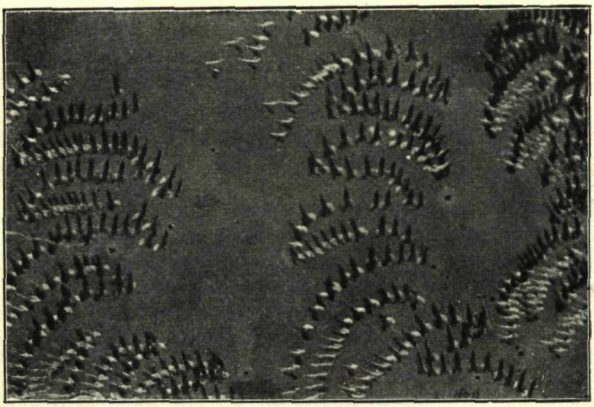


Fig. 54. Freßspuren von *Radix auricularia* L. im Algenbewuchs auf der Glaswand eines Aquariums. Vergr. — Nach E. SCHERMER.

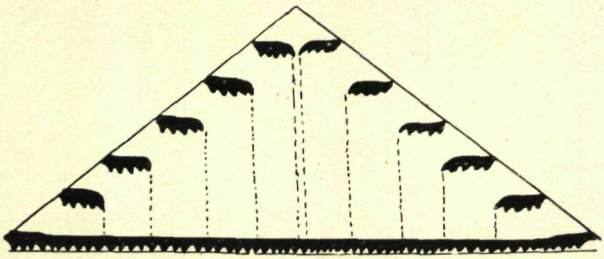


Fig. 55. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Schattenbild einer Querreihe von Zähnen der Radula. Vergr. 1000 : 1. — Nach C. HEIDERMANNS.

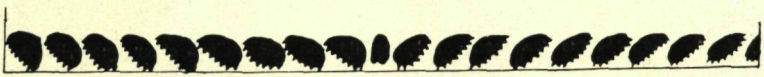


Fig. 56. *Ancylus lacustris* L. Schattenbild einer Querreihe von Zähnen der Radula. Vergr. 1000 : 1. — Nach C. HEIDERMANNS.

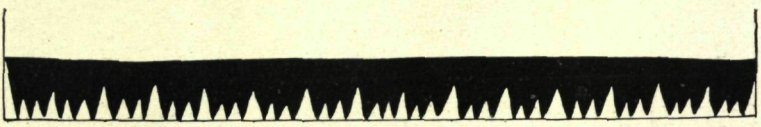


Fig. 57. *Planorbis planorbis* L. Schattenbild einer Querreihe von Zähnen der Radula. Vergr. 1000 : 1. — Nach C. HEIDERMANNS.

Pflanzengewebe benutzt werden können (Fig. 59). Bei den *Lymnaeidae* ist dieser Unterschied in einer verschiedenen Verwendungsmöglichkeit der einzelnen Radulateile noch ausgeprägter (Fig. 60). Die Randzähne mit drei bis vier fast gleich langen Zacken weisen auf die ursprüngliche Benutzung der Radula als Algenbürste hin, während die dolchartig ausgebildeten Seitenzähne auch zum Einschneiden in festere Gewebe zu gebrauchen sind. Die Lymnaeiden sind daher diejenigen Basommatophoren, die wohl am besten lebende Blätter von Wasserpflanzen fressen können und sich wohl nicht selten an ihnen vergreifen.

Verarbeitung der Nahrung. Die Verarbeitung der Nahrung erfolgt während des Durchganges durch den Darmkanal (Fig. 61). Dieser ist bei den Basommatophoren verhältnismäßig kurz; beispielsweise hat er bei einem Exemplar von *Lymnaea stagnalis* L. mit normal ausgebildeter Schale etwa die doppelte Länge der Schale. Der Darm läßt sich in Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm gliedern. Am Vorderdarm sind Mund, Pharyngealhöhle und Ösophagus zu unterscheiden. Mit Hilfe von Radula und Kiefer gelangt die

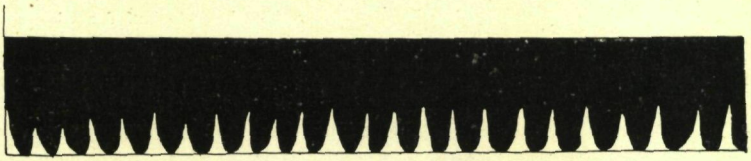
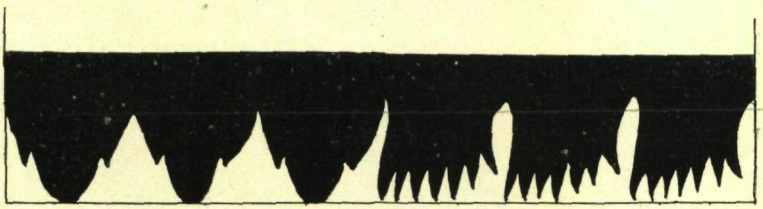
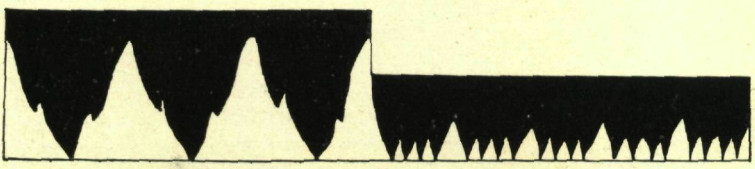


Fig. 58. *Ancylastrum fluviatile* Müll. Schattenbild einer Querreihe von Zähnen der Radula. Vergr. 1000 : 1. — Nach C. Heidermanns.



a b

Fig. 59. *Planorbarius corneus* L. Schattenbild von Zähnen aus einer Querreihe der Radula. a Seitenzähne. b Randzähne. Vergr. 1000 : 1. — Nach C. Heidermanns.



a b

Fig. 60. *Lymnaea stagnalis* L. Schattenbild von Zähnen aus einer Querreihe der Radula eines jungen Exemplars. a Seitenzähne. b Randzähne. Vergr. 500 : 1. Nach C. Heidermanns.

Nahrung durch den Mund in die Pharyngealhöhle und wird auf den Zähnen der Radula ziemlich weit nach hinten gebracht. Bereits in der Pharyngealhöhle werden der Nahrung Drüsensekrete zugeführt, die von den Pharyngealdrüsen, auch als Buccal- oder Speicheldrüsen bezeichnet, geliefert werden. Bei den Basommatophoren ist im allgemeinen ein Paar Pharyngealdrüsen vorhanden, langgestreckte, schmale, seltener lappige, bei den Lymnaeiden oft unsymmetrisch gestaltete Gebilde, die beiderseits des Ösophagus liegen; ihre Ausführungsgänge münden in den hinteren Abschnitt der Pharyngealhöhle, rechts und links von der Austrittsstelle des Ösophagus. Histologisch bestehen diese Pharyngealdrüsen aus recht verschieden aussehenden Zelltypen mit großen oder kleinen Kernen, die jedoch nur verschiedene Entwicklungsstadien aufeinander folgender Sekretionstätigkeit darstellen, die die einzelnen Zellen bei ihrem Arbeitszyklus durchlaufen. Eines der Sekrete der Pharyngealdrüsen ist Schleim (Mucin), der die aufgenommene Nahrung einhüllt und ihre Gleitfähigkeit erhöht. Ferner sondern die genannten Drüsen noch Fermente ab, die auf Kohlehydrate einwirken. Somit besteht die physiologische Wirkung des Sekretes der Pharyngealdrüsen einmal im Erleichtern der mechanischen Beförderung der Nahrung und dann in einer vorbereitenden chemischen Erschließung gewisser Nährstoffe.

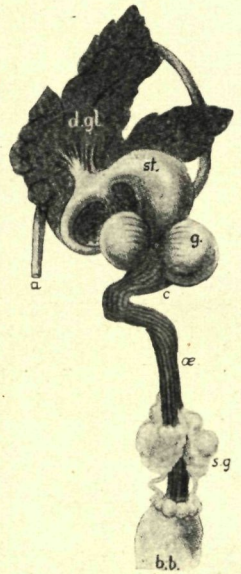


Fig. 61. *Lymnaea stagnalis* L. Verdauungskanal. bb Pharynx. sg Pharyngealdrüsen. oe Ösophagus. c Vormagen. g Muskelmagen. st Hintermagen. dgl Mitteldarmsack. a Anus. Vergr. 2 : 1. Nach J. W. Taylor.

Neben diesem Paar Pharyngealdrüsen konnte O. Buchner für die Planorbiden ein weiteres Paar kleinerer Speicheldrüsen nachweisen, Drüsenmassen, die weit vorn in die Muskelwände der Pharyngealhöhle eingelagert sind; es handelt sich um zahlreiche große Drüsenzellen, die beiderseits zu je einer Gruppe vereinigt sind und mit ziemlich langen Ausführungsgängen in das Lumen der Pharyngealhöhle einmünden. Nach entsprechenden, bei einigen Stylommatophoren festgestellten Drüsen können sie vielleicht als Nalepasche Drüsen bezeichnet werden.

Der Ösophagus, in dem die beginnende Nahrungsverarbeitung vor sich geht, ist bei den Basommatophoren im allgemeinen eng und recht lang. Bei manchen strandbewohnenden Arten, wie *Phytia myosotis* Drap., hat er vorn eine kropfartige Erweiterung (Fig. 62), die jedoch bei *Otina otis* Turt. nicht vorhanden ist. Der Ösophagus besitzt relativ dünne Wandungen und ist innen mit Flimmerepithel ausgeklei-

det. Er leitet die Nahrung weiter zum Mitteldarm, in den er ohne scharfe Grenze einmündet.

Der Mitteldarm stellt ursprünglich eine Erweiterung des Darmtraktus dar, die meist als Magen bezeichnet wird; ihm sind die sehr umfangreichen Mitteldarmsäcke angegliedert, durch die eine wesentliche Vergrößerung der Darmoberfläche erreicht wird.

Bei den Basommatophoren ist der Magen durch Anlagerung von Längs- und Ringmuskelschichten mehr oder weniger deutlich in Vormagen, Muskelmagen und Hintermagen gegliedert. Vor- und Hintermagen werden bei den meisten Formen dadurch gebildet, daß sich der Muskelmagen als tonnenförmige Verdickung zwischen sie nach innen vorspringend einschiebt und so das Lumen verschieden stark verengt.

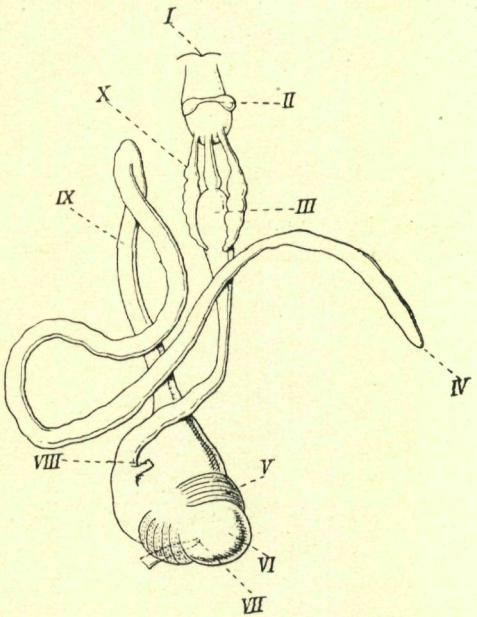


Fig. 62. *Phytia myosotis* Drap. Verdauungskanal. I Mund. II Cerebralganglien. III kropfartige Erweiterung des Ösophagus. IV After. V Muskelmagen. VI dessen Blindsack. VII und VIII Gänge der Mitteldarmsäcke. IX Enddarm. X Pharyngealdrüsen. Vergr. Nach P. PELSENEER.

Bei den *Physidae* ist der Muskelmagen sehr schwach ausgebildet; er ist nur als eine geringe Verdickung des Darmes kenntlich, so daß bei diesen Schnecken keine deutliche Gliederung des Magens möglich ist. Die Muskulatur, die noch nicht einmal an Mächtigkeit die Höhe des Epithels erreicht, besteht nach C. HEIDERMANNS bei *Physa*

(*Physa*) *fontinalis* L. aus bis zu je 4 dünnen Längs- und Ringmuskelschichten; sie beginnt allmählich und unregelmäßig und verläuft ebenso (Fig. 63).

Von den im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden *Planorbidae* weisen wohl alle Arten, mit Ausnahme von *Planorbarius corneus* L., ähnliche Verhältnisse im Bau des Magens auf wie die *Physidae;* nur ist

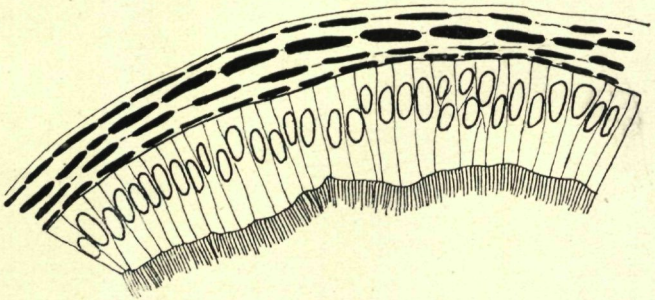


Fig. 63. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Querschnitt durch die Wandung des Muskelmagens. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Leitz Obj. $^1/_{16}$, Ok. 3. Nach C. HEIDERMANNS.

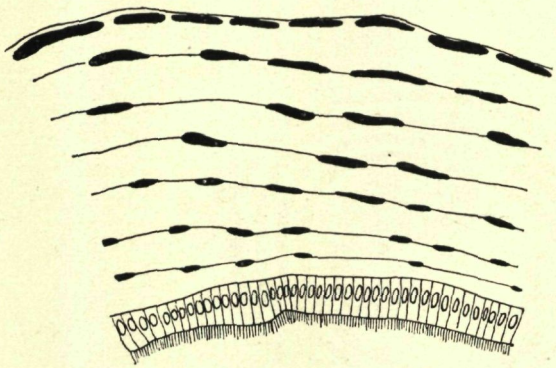


Fig. 64. *Planorbis planorbis* L. Querschnitt durch die Wandung des Muskelmagens. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Zeiss Obj. D, Ok. 3. Nach C. HEIDERMANNS.

die Muskulatur des Magens bei mehreren Arten in verschiedenem Ausmaß mächtiger ausgebildet. So setzt sich beispielsweise bei *Planorbis. planorbis* L. der Muskelmagen deutlich von Vor- und Hintermagen ab, und die Muskelmasse zieht in gleichbleibender Stärke um das Lumen des Muskelmagens herum (Fig. 64). Nach C. HEIDERMANNS bilden die Längs- und Ringmuskelschichten je 8 aus einer einzigen Zellschicht bestehende Lagen; am Vorder- und Hinterrand verflechten sich vielfach die Längsmuskeln mit den Ringmuskeln; gegen das Epithel hin treten geringe Spuren faserigen Bindegewebes auf.

Auch die beiden Ancyliden *Ancylus lacustris* L. und *Ancylastrum fluviatile* Müll. zeigen ähnliche Verhältnisse im Bau des Muskelmagens. Bei *Ancylus lacustris* L. ist die Muskulatur jedoch schwächer ausge-

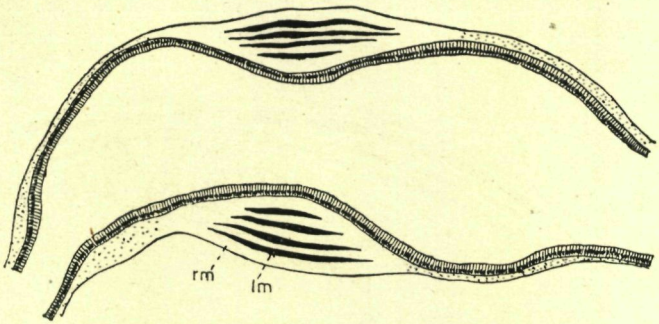


Fig. 65. *Ancylastrum fluviatile* Müll. Längsschnitt durch den Muskelmagen. Von links Eingang in den Magen. Längsmuskulatur (lm) schwarz, Ringmuskulatur (rm) weiß. Leitz Obj. 4, Ok. 0. Nach C. HEIDERMANNS.

bildet als bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. Nach C. HEIDERMANNS besteht der Muskelmagen bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. aus 4 Längs- und 5 Ringmuskelschichten, die sämtlich nur wenige Zellagen stark sind (Fig. 65, 66); zwischen Epithel und innerster Ringmuskellage fehlt jedoch jegliches Bindegewebe.

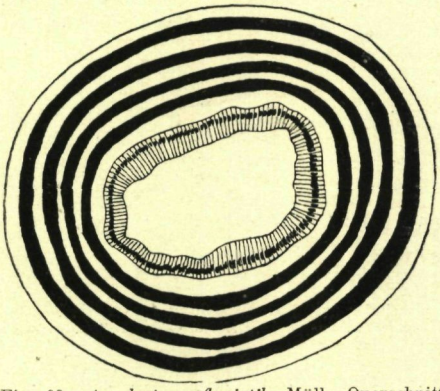


Fig. 66. *Ancylastrum fluviatile* Müll. Querschnitt durch den Muskelmagen. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Leitz Obj. 4, Ok. 0. Nach C. HEIDERMANNS.

Die verschieden starke Ausbildung eines Muskelmagens hängt mit der Ernährung der Tiere zusammen. Die primitivste Funktion des Muskelmagens der Basommatophoren ist zweifellos die Weiterleitung der Nahrung als Unterstützung der Darmperistaltik. Er liegt vor der ersten Umbiegung des Darmes und ist wohl als Reaktion auf die sich im Magen stauenden Nahrungsmassen entstanden, deren Fortschaffung aus dem erweiterten Mitteldarmrohr durch die dahinter befindliche Biegung des Darmes eine Verstärkung der Muskelmasse erklärlich macht. Die unterschiedliche Stärke in der Ausbildung des Muskelmagens steht nun sicher mit der Verschiedenheit der Nahrung in Beziehung. Weiche Algennahrung wird durch geringere Muskelmassen weitergeleitet werden können als grobe Kost, der mehr oder weniger

Steinchen beigemengt sind, wie sie viele Basommatophoren mit der Nahrung verschlucken. Tatsächlich weidet *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. mit schwachem Muskelmagen hauptsächlich Algen und weiches Material ab und hat kaum Gelegenheit zur Aufnahme von Steinchen, die man im Darmkanal vieler Planorbiden und von *Ancylus lacustris* L. gelegentlich findet. Bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. mit starkem Muskelmagen, das die mitunter spärliche Nahrung von den Steinen in fließendem Wasser abweidet, ist das gleichzeitige Verschlingen von oft erheblichen Mengen von Steinchen die Regel.

Eine stärkere Differenzierung im Bau des Muskelmagens, die sich auch auf gewisse Veränderungen im Vormagen erstreckt, haben un-

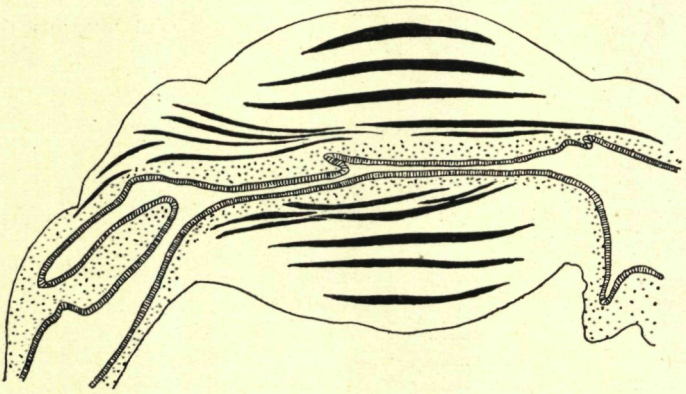


Fig. 67. *Planorbarius corneus* L. Längsschnitt durch den Muskelmagen. Von links Eingang in den Magen. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Leitz Obj. 2, Ok. 0. — Nach C. Heidermanns.

abhängig voneinander gewisse *Planorbidae,* zu denen der in dem zu behandelnden Gebiet vorkommende *Planorbarius corneus* L. gehört, sowie die *Lymnaeidae* ausgebildet.

Bei *Planorbarius corneus* L. bildet der Muskelmagen sowohl mit dem verhältnismäßig großen, durch eine Anzahl seitlicher Ausbuchtungen erweiterten Vormagen als auch mit dem Hintermagen einen Winkel von ungefähr 120°, so daß der Muskelmagen an der Spitze der ersten Darmumbiegung liegt (Fig. 67). Gegenüber der Einmündung in den Muskelmagen ragt von der nach der Darmumbiegung äußeren Wandung des Vormagens ein mächtiger Bindegewebswulst nach hinten in das Lumen des Vormagens; bei einer Kontraktion der Muskulatur wird dieser Bindegewebswulst gegen die gegenüberliegende Seite gedrückt, wodurch ein Abschluß erzielt und ein Zurückfließen der Nahrung verhindert wird. Beim Abklingen der Kontraktion wird der Verschluß aufgehoben und neue Nahrung kann durch die Peristaltik des Darms gegen den Muskelmagen geschoben werden. Der mittlere Teil des Muskelmagens besteht bei *Planorbarius corneus* L. aus je 4 miteinander abwechselnden Längs- und Ringmuskelschichten, die alle aus vielen Zell-

lagen bestehen (Fig. 68). Von den Längsmuskelschichten läuft nur noch die äußere rings um den Muskelmagen herum, ist jedoch nicht von gleichmäßiger Stärke wie die Längsmuskelschichten bei den kleineren Planorbiden, sondern an zwei gegenüberliegenden Seiten erheblich verstärkt; die übrigen Längsmuskelschichten haben an denselben Seiten ihre größte Dicke, die aber allmählich derart abnimmt, daß sie sich nicht mehr um das Magenlumen schließen. So entstehen zwei aus Längs- und Ringmuskelzügen zusammengesetzte Polster, deren Verbindung jederseits eine immerhin noch dicke, aber fast nur aus Ringmuskeln bestehende Muskelmasse ist; über der äußeren Ringmuskelschicht befindet sich außen noch eine schwache Längsmuskellage, die nach den Seiten gegen die Muskelpolster hin allmählich schwindet. Zwischen innerster Muskelschicht und Epithel ist Bindegewebe eingelagert, das von richtungslos verlaufenden Muskelzügen durchsetzt wird.

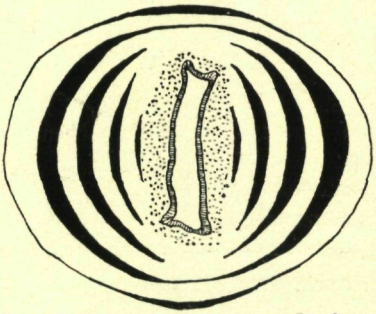


Fig. 68. *Planorbarius corneus* L. Querschnitt durch den Muskelmagen. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Leitz Obj. 2, Ok. 0. Nach C. Heidermanns.

Auch bei den *Lymnaeidae* enthält der Muskelmagen zwei Muskelpolster. Sie sind besonders mächtig und enthalten meist 3 bis 4 Längsmuskelschichten, bei *Lymnaea stagnalis* L. beispielsweise 3 (Fig. 69). Die Trennung der Muskulatur in zwei Polster ist im Muskelmagen der Lymnaeiden ausgeprägter als bei *Planorbarius corneus* L. Bei keiner der Längsmuskelschichten stehen die entsprechenden seitlichen Teile mehr miteinander in Verbindung; sie sind vielmehr in eine dicke Ringmuskulatur eingebettet, die den verschiedenen Ringmuskelschichten der Planorbiden entspricht. Innerhalb der beiden Polster sind bei den Lymnaeiden die isolierten Längsmuskelzüge durch feine Verästelungen in der

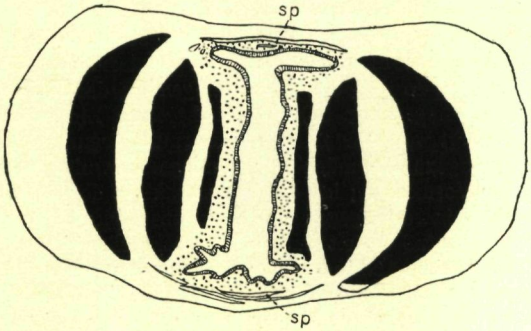


Fig. 69. *Lymnaea stagnalis* L. Querschnitt durch den Muskelmagen. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. sp lakunäre Spalträume. Leitz Obj. 2, Ok. 0. Nach C. Heidermanns.

Ringmuskulatur befestigt (Fig. 70). Auch die kontraktile Ringmuskulatur umgreift den Magen nicht mehr; sie geht dorsal und ventral der beiden Muskelpolster in nicht kontraktile Fibrillenplatten über. Zwischen dem Epithel und der Muskulatur ist bei den Lymnaeiden eine starke Bindegewebslage ausgebildet. In ihr befinden sich unter den Fibrillenplatten große lakunäre Spalträume (Fig. 69 sp), die für die Blutdurchströmung wichtig sind.

Durch diese Ausbildung eines Muskelmagens mit zwei seitlichen Muskelpostern wird bei den *Lymnaeidae* auch die Gestalt des Vormagens beeinflußt, der ebenso wie bei den übrigen Basommatophoren eine Erweiterung des Vorderdarmes darstellt. Dadurch, daß bei den Lym-

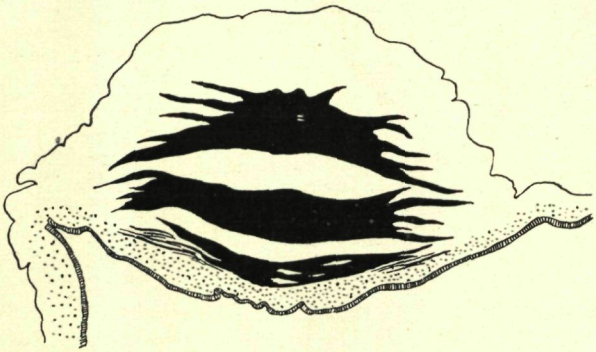


Fig. 70. *Lymnaea stagnalis* L. Längsschnitt durch ein Muskelmagenpolster. Längsmuskulatur schwarz, Ringmuskulatur weiß. Leitz Obj. 2, Ok. 0. Nach C. Heidermanns.

naeiden die beiden Polster des Muskelmagens sich erheblich gegen den Vormagen ausdehnen und die Fibrillenplatten zurückgezogen sind, erhält der Vormagen eine stark eingebuchtete Form. In seinem Innern befinden sich zwei Bindegewebswülste, die wie der Bindegewebswulst im Vormagen von *Planorbarius corneus* L. das Zurückfließen der Nahrung aus dem Muskelmagen verhindern.

Durch die Anordnung der Muskulatur des Muskelmagens in zwei gegeneinander wirkende Polster ist zu der ursprünglichen Funktion des Muskelmagens, der Weiterleitung der Nahrung, eine zweite getreten, die der Zerkleinerung der Nahrung, wodurch der Muskelmagen zu einem Kaumagen wird. Die mit einem solchen Kaumagen ausgestatteten Basommatophoren sind mehr als andere Vertreter der Gruppe in der Lage, nötigenfalls frische Wasserpflanzen zu fressen und zu verdauen. Die Differenzierung des Muskelmagens zu einem Kaumagen ist bei den Lymnaeiden weiter vorgeschritten als bei *Planorbarius corneus* L. Bei letzterer Art werden durch Anordnung der Muskulatur auf zwei gegenüberliegenden Seiten zwei breite Flächen gebildet, an denen die Nahrung vorbei muß; eine größere Beweglichkeit dieser Flächen gegeneinander ist jedoch nicht vorhanden. Eine solche reibende Bewegung der beiden Muskelpolster entsteht bei den Lymnaeiden dadurch, daß die beiden Fibrillen-

platten ein leicht verschiebbares Band darstellen; da die Fibrillenplatten nicht ganz symmetrisch liegen, schieben sich die Muskelpolster in entgegengesetzter Richtung aneinander vorbei.

Die Wirkung des Muskelmagens als Kaumagen wird noch dadurch erhöht, daß die Tiere mit der Nahrung kleine Steinchen verschlucken, die vor allem bei den Lymnaeiden oft in großen Mengen in der aufgenommenen Nahrung festzustellen sind. Daß diese Steinchen bei der Tätigkeit des Muskelmagens als Kaumagen von Bedeutung sind, geht aus Versuchen von C. HEIDERMANNS hervor, nach denen bei Anwesenheit von Steinchen in der Nahrung diese weit besser ausgewertet wurde. Diese Steinchen verstärken auch den mechanischen Reiz der Nahrung auf den Muskelmagen. C. HEIDERMANNS konnte durch Fütterungsversuche an *Lymnaea stagnalis* L. feststellen, daß bei Tieren, die mit steinchenfreier Nahrung aufgezogen wurden, die Muskulatur des Magens sich nicht zu der ihr normalerweise zukommenden Organisationsstufe entwickelte und daß auch das Epithel des Muskelmagens schwächer ausgebildet war als bei Exemplaren mit steinchenreicher Nahrung.

Die mit der Nahrung von der Schnecke aufgenommenen Steinchen werden normalerweise nicht im Magen zurückbehalten, sondern im allgemeinen mit der Nahrung weitergeleitet. Erst wenn die Zufuhr von Steinchen mit neuer Nahrung aufhört, bleiben die im Magen befindlichen Steinchen dort zurück; das geschieht jedoch nicht willkürlich, sondern beruht auf einer automatisch wirkenden Sperrvorrichtung des Hintermagens (vgl. S. IX. b 313—314).

Der Hintermagen ist entsprechend der Ausbildung des Muskelmagens in verschiedenem Grad scharf von diesem abgesetzt. Bei den *Physidae* ist unter den Basommatophoren des zu behandelnden Gebietes der Hintermagen am wenigsten deutlich von dem Muskelmagen getrennt; am meisten ist das bei *Planorbarius corneus* L. und den *Lymnaeidae* der Fall. Das Lumen des Hintermagens ist stets größer als das des Muskelmagens und verjüngt sich nach hinten in den Enddarm. Seine Begrenzung gegen diesen ist bei den um Nord- und Ostsee vorkommenden wasserbewohnenden Basommatophoren durch die Einmündung der Mitteldarmsäcke gegeben.

Diese Mitteldarmsäcke, die oft noch irreführend als „Leber" bezeichnet werden, nehmen meist den größten Teil des Eingeweidesackes der Schnecken ein und erstrecken sich gewöhnlich (mit Ausnahme der meisten Planorbiden) längs der Spiralwindungen bis in die Schalenspitze. Sie können paarig oder in der Einzahl vorhanden sein; die Lage ihrer Öffnung in den Mitteldarm ist verschieden. Bei den im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden strandbewohnenden Basommatophoren zerfallen die Mitteldarmsäcke in zwei Hauptlappen; bei *Phytia myosotis* Drap. ist der hintere Lappen der größere, während für *Otina otis* Turt. der vordere Lappen als der mächtigere angegeben wird. Der vordere Lappen mündet bereits in den hinteren Teil des Vormagens und erst der hintere Lappen in den Fundus des Magens. Bei den *Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae* und einem Teil der *Ancylidae* (darunter *Ancylastrum*

fluviatile Müll.) ist nur ein Mitteldarmsack vorhanden, der am Ende des Hintermagens einmündet. Bei anderen Ancyliden, beispielsweise bei *Ancylus lacustris L.*, sollen jedoch zwei Mitteldarmsäcke ausgebildet sein, die hintereinander am Ende des Hintermagens münden (Fig. 72).

Die Mitteldarmsäcke bestehen aus zahlreichen größeren und kleineren Schläuchen, die meist miteinander durch mächtige Züge lockeren Bindegewebes zu einem massigen Organ verbunden sind. Doch können die Mitteldarmsäcke bei den einzelnen Arten immerhin morphologisch recht verschieden gestaltet sein. So sind beispielsweise unter den im Gebiet vorkommenden Vertretern der Planorbiden die Gattungen *Planorbarius* Fror. und *Planorbis* Müll. mit einem massigen, schlauchförmigen Mitteldarmsack versehen, während er bei den übrigen Arten mehr flächenhaft gezackt oder gefiedert erscheint und deutlich einzelne Verästelungen erkennen läßt (Fig. 71).

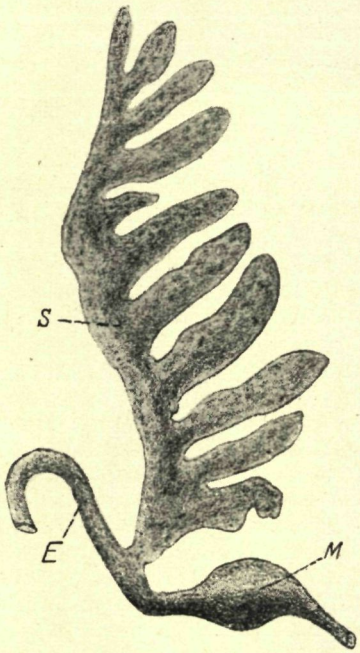


Fig. 71. *Anisus* (*Anisus*) *leucostomus* Mill. Mitteldarmsack. S Mitteldarmsack. M Magen. E Enddarm. Vergr. Nach O. Buchner.

Die einzelnen Schläuche der Mitteldarmsäcke sind mit einem einschichtigen Epithel hoher, dichtgedrängter Zellen ausgekleidet, die recht verschiedenartig aussehen können. Es sind bisher für die Basommatophoren meist zwei Zellarten angenommen worden: Sekretions- und Resorptionszellen. Dann hat jedoch O. Peczenik nach Untersuchungen an *Lymnaea stagnalis* L. die Ansicht vertreten, daß die Zelleinschlüsse phagozytierte Nahrungsbrocken auf verschiedenen Stadien der Verdauung sind, weshalb er alle Zellen für stoffaufnehmend hält. Zwar dürfte es tatsächlich zutreffen, daß bei den Basommatophoren nicht verschiedene Arten von Zellen im Epithel der Mitteldarmsäcke vorkommen, aber es scheint, daß die einzelnen Zellen zeitlich hintereinander die beiden Funktionen ausüben. Zwischen den extremen Zelltypen, solchen, die durch normal große, basale Kerne und oft viele kleine, einzelne große Vakuolen oder auch eine einzige riesige Vakuole mit festen Einschlüssen gekennzeichnet sind, und anderen, die durch auffallend große, ebenfalls basal liegende Kerne, durch einen oder mehrere in ihrer Nähe befindliche, konzentrisch geschichtete Körper mit stark lichtbrechenden kri-

stallartigen Konkrementen, ferner ein stark vakuolisiertes Plasma mit scholligen Einschlüssen charakterisiert sind, sind nämlich allerlei Zwischenformen in bezug auf die Größe der Kerne sowie auf das Vorhandensein von Vakuolen und Einschlüssen vorhanden. Auch die Verteilung der einzelnen Zelltypen auf die Schläuche der Mitteldarmsäcke ist regellos; manchmal stehen die Zellen eines Typs vereinzelt, häufiger in kleineren oder größeren Gruppen vereinigt oder setzen sogar ganze Abschnitte der Schläuche zusammen.

Da die Mitteldarmsäcke nicht nur Sekrete erzeugen, sondern auch Nahrungsstoffe aufnehmen, sind sie keine reinen Drüsen, sondern lediglich als Vergrößerungen der Darmoberfläche durch Ausstülpung anzusehen. In physiologischer Hinsicht ist die Rolle der Mitteldarmsäcke recht mannigfaltig. Zunächst dürften sie als Sekretionsorgan für die Verdauung wichtige Fermente liefern. Die im Stadium der Sekretion stehenden Epithelzellen der Mitteldarmsäcke bilden in ihrem Plasma körnige Vorstufen der Fermente aus, die auf den Reiz einer Nahrungsaufnahme hin in das Lumen der Mitteldarmsäcke ausgestoßen werden, sich dort zu flüssigen Fermenten auflösen und als Verdauungssaft sich von den Mitteldarmsäcken auch in den Magen ergießen. Die von den Mitteldarmsäcken abgesonderten Fermente vermögen sowohl Kohlehydrate und Zellulose zu lösen, als auch Fett und Eiweiß zu spalten.

Die zweite Funktion der Mitteldarmsäcke besteht in einer Stoffaufnahme sowohl durch Resorption, wobei die gelösten und kolloiden Substanzen durch die Zellwand aufgenommen werden, als auch durch Phagozytose, wobei die Nahrungsprodukte oberhalb der kolloiden Größenordnung unmittelbar in die Zelle aufgenommen und durch intraplasmatische Resorption verarbeitet werden. Hierzu dringt die mechanisch und chemisch vorbearbeitete Nahrung in Form eines feinen Breies vom Magen her in die Mitteldarmsäcke ein und kehrt nach Auswertung wieder in den Magen zurück. Diese Bewegung wird teils durch das Flimmerepithel der Gänge der Mitteldarmsäcke erzeugt, teils kommt sie wohl auch durch rhythmische Kontraktionen der die einzelnen Schläuche der Mitteldarmsäcke umgebenden Muskulatur sowie des Magens zustande, was ein Anschwellen und Zusammensinken der Schläuche zur Folge hat. Der Nahrungsbrei wird durch die erzeugte Bewegung bis in die feinsten Verzweigungen der Mitteldarmsäcke gebracht.

Weiterhin sind die Mitteldarmsäcke ein Speicherorgan für aufgenommene Nahrung, wie Kohlehydrate, Fette, vielleicht auch Eiweißstoffe. Die dort aufgehäuften Stoffe können von den Epithelien an die verschiedenen Gewebe des Schneckenkörpers weitergegeben werden. Ein bevorzugter Ort für die sekundäre Speicherung von Nahrungsstoffen im Körper sind dann im Bindegewebe die Leydigschen Zellen, blasig-rundliche Zellen mit wandständigem Kern, die gelöste Stoffe durch Osmose aufnehmen und aus denen der Inhalt im Bedarfsfall verbraucht wird.

Aber nicht allein verarbeitete Nahrungsbestandteile können in den Mitteldarmsäcken zurückbehalten werden, sondern auch manche andere mit der Nahrung aufgenommenen Stoffe. Das geschieht beispielsweise

bei wasserbewohnenden Basommatophoren, wenn in deren Behälter ein Farbstoff gebracht wird; nach wenigen Tagen findet sich dieser in den Mitteldarmsäcken gestapelt, nicht aber in anderen Geweben oder im Blut. Diese Eigenschaft der Mitteldarmsäcke mag unter Umständen eine Schutzwirkung für die Schnecken haben, indem gewisse mit der Nahrung aufgenommene Giftstoffe, vor allem Pflanzenalkaloide, in den Mitteldarmsäcken zurückgehalten werden.

Bei sämtlichen im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden wasserbewohnenden Basommatophoren entspringt am Hintermagen gegenüber der Einmündung des Mitteldarmsackes ein oft ziemlich langer, darmartiger Blindsack (Coecum) (Fig. 72). Bei *Planorbarius corneus* L. zieht er sich bis zur Mitte der Ventralseite des Muskelmagens hin; bei den *Lymnaeidae* ist er in das Gewebe des Mitteldarmsackes eingelagert. Die Angabe von E. ANDRÉ, daß, im Gegensatz zu *Ancylus lacustris* L. mit einem Blindsack, bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. zwei solcher Blindsäcke vorhanden seien, trifft nach C. HEIDERMANNS nicht zu; auch *Ancylastrum* besitzt nur einen Blindsack. Der Blindsack ist phylogenetisch den Ausstülpungen des Darmes gleichwertig, die zu den Mitteldarmsäcken wurden. In ihm treten die gleichen Zellelemente wie in den Mitteldarmsäcken auf; er hat bewimperte Epithelzellen und dazwischengelegene basophile Drüsenzellen. Das Coecum entspricht dem bei zahlreichen anderen Mollusken vorhandenen und bei ihnen jeweils in einer Parallelentwicklung auf gleichen morphologischen Voraussetzungen entstandenen Kristallstielsack. Sein Inhalt ist jedoch bei den Basommatophoren kein durchsichtiges Gebilde, sondern eine weiche, weißliche, undurchsichtige Masse. Sie dient wohl, wie etwa bei den mit einem Kristallstiel ausgestatteten Prosobranchiern und den Muscheln, zum fermentativen Abbau von Kohlehydraten.

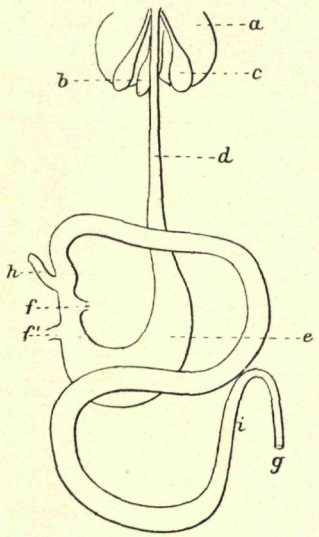


Fig. 72. *Ancylus lacustris* L. Verdauungskanal. a Pharynx. b Radulatasche. c Pharyngealdrüsen. d Ösophagus. e Mitteldarm. f und f' Einmündungen der Mitteldarmsäcke. h Coecum. i Enddarm. g After. Vergr. — Nach E. André.

Mit der Einleitung der Verdauungsprodukte aus dem Magen in die Mitteldarmsäcke dringen größere geformte Bestandteile und vor allem die von zahlreichen Basommatophoren mit der Nahrung aufgenommenen Steinchen nicht mit in die Mitteldarmsäcke ein. Das Eindringen dieser Gegenstände wird bei den Basommatophoren meist durch Bindegewebswülste verhindert. Bei den zu behandelnden wasserbewohnenden Arten verlaufen im Innern des Hintermagens in der Längsrichtung drei

solcher Bindegewebswülste. Einer von ihnen liegt so vor der Einmündung des Mitteldarmsackes, daß größere Brocken nicht vorbei gelangen können. Andrerseits bildet dieser Bindegewebswulst aber auch einen Verschluß gegen den Enddarm und versperrt den Steinchen im allgemeinen auch dorthin den Weg; sie werden dann im Hintermagen zurückgehalten. Nur wenn der Hintermagen prall gefüllt ist, wird der Bindegewebswulst beiseite gedrückt und gibt den Steinchen den Weg frei, um automatisch wieder zu sperren, sobald die Spannung nachgelassen hat. Diese Sperrvorrichtung ist von den Basommatophoren erst mit zunehmender Differenzierung des Muskelmagens ausgebildet worden. Im übrigen stellen die Bindegewebswülste eine Vergrößerung der Oberfläche des Hintermagens dar. Sein Flimmerepithel resorbiert wie andere Teile des Mitteldarmes; eine weitere besondere Funktion hat der Hintermagen trotz seiner verhältnismäßig dicken, aus Bindegewebe bestehenden und mit lockeren Muskelzügen durchsetzten Wandung nicht; letztere kann vielleicht als eine günstige Stelle für Stapelung der resorbierten Nahrung (Kohlehydrate) angesehen werden.

Somit ist der Mitteldarm der Teil des Verdauungstraktus, in dem die Verarbeitung der Nahrung hauptsächlich stattfindet, nachdem eine Vorverdauung bereits im Vorderdarm stattgefunden hat. Die verdauenden Fermente werden im Gebiet des Mitteldarms vor allem durch die Mitteldarmsäcke geliefert. In dem kein Ferment liefernden Magen wird wie auch in den Mitteldarmsäcken die verdaute Nahrung aufgenommen, daneben bei manchen Basommatophoren (*Planorbarius, Lymnaeidae*) mechanisch verarbeitet. Wie weit sich bei den Basommatophoren die Möglichkeit einer Resorption der Nahrung bei dem allmählichen Übergang vom Vorderdarm zum Mitteldarm noch nach vorn in den Vorderdarm erstreckt, bedarf weiterer Untersuchung; C. HEIDERMANNS stellte bei *Lymnaea stagnalis* L. die Resorption von Fetten im Vorderdarm fest und vermutet auch eine solche von Kohlehydraten.

An den Hintermagen schließt sich der Enddarm an. Eine Unterscheidung von zwei verschiedenartigen Abschnitten, die am besten als Dünndarm und Afterdarm (Rectum) bezeichnet werden, stößt in morphologischer Hinsicht auf Schwierigkeiten, da eine deutliche Grenze zwischen beiden nicht anzugeben ist. Der bei den Basommatophoren im allgemeinen recht lange Dünndarm führt in mehreren, zum Teil in die Mitteldarmsäcke eingelagerten Schlingen nach vorn zur Mantelhöhle. Von hier ab zieht er als Afterdarm in der Decke der Mantelhöhle nach vorn zum After (Anus) (vgl. S. IX. b 246—247).

Im Dünndarm der Basommatophoren findet noch eine Ausnutzung der aufgenommenen Nahrung statt. Da seine Wandung eine Diffusionsmembran ohne echte Resorption darstellt, können im Dünndarm immerhin gelöste Nahrungsstoffe durch Diffusion in das Blut kommen und so der Nahrung bis zuletzt einige verwertbare Stoffe entzogen werden.

Der Afterdarm dient der Kotbereitung und der Verfrachtung zum After. In ihm werden die Überreste der Nahrung durch Muskeltätigkeit der Darmwand zusammengepreßt und durch Wasserentzug eingedickt. Dadurch entstehen bei den Basommatophoren im allgemeinen längliche

Kotballen, an denen häufig die mit der Nahrung aufgenommenen Steinchen und Sandkörner deutlich zu erkennen sind.

Der gesamte Verdauungstraktus der Basommatophoren ist dicht bewimpert, mit Ausnahme des Muskelmagenepithels derjenigen Arten, bei denen dieser Teil des Magens zu einem Kaumagen modifiziert ist und seine Wandungen infolge stärkerer mechanischer Beanspruchung die Wimperung verloren haben, was also vor allem bei den *Lymnaeidae* und bei *Planorbarius* der Fall ist. Bei den *Physidae* und den kleinen *Planorbidae*, deren Muskelmagen allein zur Weiterleitung der Nahrung dient, ist beispielsweise auch das Epithel dieses Magenabschnittes bewimpert. Die Zellen des Wimperepithels sind im allgemeinen wenig gestreckt; doch ist ihre Gestalt entsprechend der auf sie wirkenden mechanischen Kräfte veränderlich.

Der Aufenthalt der Nahrung im Darmkanal schwankt nicht allein nach den äußeren Bedingungen, sondern ist auch bei den einzelnen Basommatophoren recht verschieden. So behalten die Lymnaeiden die Nahrung verhältnismäßig lange bei sich, während beispielsweise bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. die Nahrung mit großer Geschwindigkeit durch den Verdauungskanal hindurchgeht. Nach Untersuchungen von C. HEIDERMANNS an Exemplaren von *Ancylastrum fluviatile* Müll. wurden Nahrungsbrocken in 12 Minuten durch das Darmsystem hindurchgeleitet und in noch nicht einer Stunde (58′ 35″) von dem Versuchstier fast das 9 fache seiner eigenen Körperlänge oder das 5 fache seiner Darmlänge an Kot abgegeben. Das bei dieser Art erstaunlich schnelle Hindurchgleiten der Nahrung durch den Verdauungskanal erklärt sich aus ihrem geringen Nährwert; es müssen deshalb sehr große Mengen den Darm passieren, um eine hinreichende Ernährung sicherzustellen. Die dabei nötige Peristaltik des Darmes wird durch den als Druckpumpe wirkenden Muskelmagen wirksam unterstützt.

Atmung. Die auf dem Land lebenden Basommatophoren sind auf den Luftsauerstoff zur Atmung angewiesen. Die Mehrzahl der wasserbewohnenden Basommatophoren atmet während des warmen Teils des Jahres ebenfalls in der Hauptsache atmosphärische Luft, die die Tiere an der Wasseroberfläche in ihre Mantelhöhle aufnehmen; daneben atmen sie aber je nach der Art und den Umweltsbedingungen zusätzlich gewisse Mengen des im Wasser gelösten Sauerstoffes durch Hautatmung, manchmal auch durch besondere Kiemenbildungen. Bei ihrem herabgesetzten Stoffwechsel im Winter entnehmen die wasserbewohnenden Basommatophoren den zum Leben notwendigen Sauerstoff allein dem Wasser und sind dann von dem atmosphärischen Sauerstoff unabhängig. In besonders sauerstoffreichem Wasser sowie an Biotopen mit niedriger Temperatur können auch während des Sommers die meist atmosphärischen Sauerstoff atmenden Arten allein mit Hautatmung auskommen (z. B. die Tiefenformen von *Lymnaeidae* und *Planorbidae*). Einzelne Arten (*Gyraulus* [*Armiger*] *crista* L.) und ganze Gruppen (*Ancylidae*) sind ferner zu ausschließlicher Wasseratmung übergegangen.

Das bei den meisten Basommatophoren hauptsächlich respiratorisch tätige Gewebe liegt auf der Innenfläche der Decke der Mantelhöhle.

Es ist durch stärkere Vaskularisation in verschiedener Ausdehnung gekennzeichnet; seine Bluträume werden nach außen von einem abgeflachten, dünnen Epithel abgegrenzt. Auch die Dichte des Gefäßnetzes ist wechselnd. Die Decke der Mantelhöhle liegt der Schale innen an, so daß zwischen ihr und dem Körper ein Hohlraum gebildet wird. Durch Muskelkontraktion und Organverschiebungen kann jedoch dieser Hohlraum verkleinert oder gar ganz beseitigt werden. Bei mechanischer Reizung stoßen die Tiere auf diese Weise mitunter die Luft- oder Wasserfüllung der Mantelhöhle aus. Unter den *Planorbidae* sind vor allem zahlreiche kleinere Arten durch eine besonders große, weit in die Schale hineinreichende Mantelhöhle ausgezeichnet; ihre Luftfüllung ist bei den betreffenden Arten nicht allein respiratorisch, sondern auch hydrostatisch von Bedeutung (vgl. S. IX. b 286—287).

Bei den im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden Basommatophoren mit Mantelhöhle steht diese mit der Außenwelt durch ein mit einem Schließmuskel (Sphinkter) versehenes Atemloch (Pneumostom) in Verbindung (vgl. S. IX. b 246—247). Die Region um das Atemloch ist mit Flimmerepithel versehen, wie es sich auch auf der Fußsohle findet (vgl. S. IX. b 282—283). Das Flimmern dient zur Reinhaltung des Atemloches, indem Fremdkörper aus seinem Bereich gebracht werden; vielleicht ist bei kleineren Tieren mit ausschließlicher Wasseratmung die erzeugte Strömung auch für die Zufuhr sauerstoffreichen Wassers von Bedeutung. Bei den Ancyliden ist die Mantelhöhle rückgebildet und auch kein Pneumostom vorhanden.

Die Mantelhöhle dient in den meisten Fällen zur Atmung atmosphärischer Luft und ist dann mit solcher gefüllt. Bei den landbewohnenden Arten ist das meist enge Pneumostom beim Kriechen im allgemeinen geöffnet. Bei den wasserbewohnenden Basommatophoren mit verschließbarem Atemloch ist es unter Wasser gewöhnlich geschlossen. Zum Gasaustausch zwischen Mantelhöhle und atmosphärischer Luft muß die Schnecke durch Kriechen oder Aufsteigen an die Oberfläche des Wassers gelangen. Beim Kriechen nach oben wird es der Schnecke im allgemeinen keine Schwierigkeit machen, das Pneumostom an den Wasserspiegel anzulegen. Schwebt jedoch das Tier zur Wasseroberfläche empor, so kommt es dort meist mit der Schalenmündung nach unten an; durch Hervorstrecken des Kopffußes verlagert die Schnecke dann den Schwerpunkt gewöhnlich so lange, bis sie an der Oberfläche haften kann, was bei den Planorbiden mit scheibenförmiger Schale oft schwer ist und erst durch ruckartige Bewegungen erreicht wird. Ist eine günstige Stellung erlangt, so wird dann das Pneumostom gegen die Wasseroberfläche vorgeschoben, wobei vor allem bei den Lymnaeiden die ganze Umrandung als trichterförmiges Rohr der Luft entgegengestreckt werden kann. Das Vorschieben der Pneumostomfalte geschieht durch Verlagerung und Vorpressen der Luft in der Mantelhöhle infolge Kontraktion der Mantelmuskulatur und aktiver Bewegungen des Tieres. Beim Anlegen des Atemloches an den Wasserspiegel wird dann durch die vorgepreßte Luft der Mantelhöhle die Verbindung mit der Außenluft hergestellt; dabei kann gelegentlich bereits unter Wasser

eine Luftblase am Pneumostom sichtbar werden. Bei größeren Basommatophoren ist das Öffnen des Atemloches mit einem deutlich wahrnehmbaren, schmatzenden Geräusch verbunden, der sogenannten „Schneckenstimme". Größere Mengen von Luft werden dabei jedoch nicht aus der Mantelhöhle ausgeblasen.

Zur Mechanik der Atmung atmosphärischer Luft bei den Basommatophoren ist noch zu bemerken, daß ein regelmäßiger Rhythmus im Gaswechsel der Mantelhöhle fehlt. Nachdem das der Wasseroberfläche entgegengestreckte Pneumostom die atmosphärische Luft erreicht hat und eine Verbindung der Luftfüllung der Mantelhöhle mit der Außenluft aktiv hergestellt ist, läßt die Kontraktion der Muskulatur der Mantelhöhle nach, so daß diese weit gedehnt ist; dann findet weiterhin allgemein keine Bewegung der Wände der Mantelhöhle während des Gasaustausches mehr statt. Bei großen Wasserschnecken, beispielsweise *Lymnaea stagnalis* L., kann man beim Gaswechsel durch das Atemloch tief in die Mantelhöhle hineinsehen und beobachten, daß keine Bewegungen der Wände stattfinden. Bei kleineren wasserbewohnenden Basommatophoren mit dünner Schale, etwa *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. oder bei jüngeren Exemplaren größerer Arten, läßt sich die durchschimmernde Luftblase deutlich erkennen; nach dem Anlegen des Pneumostoms an die Wasseroberfläche ist keine Lageveränderung der Luftblase mehr festzustellen.

Der Gasaustausch der Mantelhöhle erfolgt also sowohl bei den landbewohnenden Basommatophoren als auch bei den wasserbewohnenden Arten mit luftgefüllter Mantelhöhle im wesentlichen durch Diffusion. Bei den wasserbewohnenden Basommatophoren wird die Erneuerung der Luft in der Mantelhöhle nach Anlegen des Pneumostoms an die Wasseroberfläche dadurch erleichtert, daß bei diesen Wassertieren die ausgeschiedene Kohlensäure im allgemeinen leicht vom Wasser entsprechend seines p_H-Wertes absorbiert und deshalb durch die Haut an das Wasser und nicht an die Luft abgegeben wird. An den von den meisten wasserbewohnenden Basommatophoren bevorzugten Biotopen ist die CO_2-Abgabe der Tiere besonders erleichtert. Während des Aufenthaltes einer solchen Schnecke unter Wasser verringert sich also die Gasmenge in der Mantelhöhle durch den Sauerstoffverbrauch des Tieres. Diese an sich nicht sehr bedeutende Volumenverringerung der Gasmenge in der Mantelhöhle wird noch dadurch weiter vermindert, daß entsprechend dem Verbrauch von Sauerstoff der prozentuale Wert des Stickstoffes steigt. Da die N_2-Spannung der oberen Wasserschichten im allgemeinen auf die der Atmosphäre eingestellt ist, so wird bei Anreicherung des N_2-Gehaltes in der Mantelhöhle eine Abgabe von N_2 an das Wasser erfolgen und dadurch eine weitere Volumenverringerung der Gasmenge in der Mantelhöhle zustande kommen, die ebenfalls an der Wasseroberfläche durch Luft ersetzt wird. Beim Auftauchen wird also in der Mantelhöhle der Schnecke einmal die O_2-Spannung geringer als in der Luft sein, während die N_2-Spannung wohl immerhin noch größer als in der Atmosphäre ist. Deshalb besteht neben einer Auffüllung der etwas verminderten Gasmenge der Diffusionsvorgang in der Hauptsache in einer Aufnahme von O_2.

Die Zeitdauer des Anlegens des Pneumostoms an die Wasseroberfläche ist bei den einzelnen Arten der Basommatophoren verschieden, richtet sich außerdem aber in noch höherem Maße nach dem Zustand des Wassers. Wenn beispielsweise in einem kleinen Behälter zahlreiche Schnecken gehalten werden, so legen diese das Pneumostom sehr lange an. Diese Erscheinung hängt aber nicht etwa mit dem Sauerstoffbedürfnis der Schnecken zusammen, denn in ausgekochtem Wasser ist die Dauer des Diffusionsvorganges bei dem einzelnen Anlegen des Pneumostoms nicht etwa verlängert; nur findet dann der Vorgang in kürzeren Zeitabständen erneut statt (vgl. S. IX. b 327—330). Es ist wohl als sicher anzunehmen, daß die Länge des Vorganges der Diffusion beim Auftauchen mit dem CO_2-Gehalt des Wassers in Verbindung zu bringen ist. Das läßt sich an einer Schnecke zeigen, die man in mit Kohlensäure angereichertes Wasser einsetzt, wobei allerdings der CO_2-Gehalt wegen der lähmenden Wirkung höherer CO_2-Konzentrationen nicht allzu stark gewählt werden darf. Es ist dann deutlich zu erkennen, daß bei dem Tier der Diffusionsvorgang an der Wasseroberfläche gegenüber Artgenossen in kohlensäurearmem Wasser, einschließlich ausgekochtem Wasser, erheblich verlängert ist. Die Abgabe des aus dem Atmungsprozeß stammenden CO_2, das normal durch die Haut an das Wasser abgegeben wird, ist bei CO_2-Anreicherung des Wassers erschwert und erfolgt dann wohl durch das Gewebe der Mantelhöhle an die Luft.

Nach der Erneuerung des Luftvorrates schließen die Basommatophoren die Öffnung ihrer Mantelhöhle und verteilen sich durch Kriechen wieder in der Umgebung. Letzteres kann durch Kriechen am Wasserspiegel oder aber an hinunter ins Wasser führenden Gegenständen erfolgen, wobei manchmal auch Schleimfäden benutzt werden, an denen die Tiere emporgekrochen sind. Ferner lassen sich mitunter die Schnecken nach Loslösung ihrer Fußsohle an der Wasseroberfläche treiben. Normal sinken jedoch die Tiere nach dem Luftschöpfen nicht einfach nach unten, weil dabei ein Teil der Füllung der Mantelhöhle geopfert werden müßte; das erfolgt im allgemeinen nur bei Gefahr (vgl. S. IX. b 289).

Nicht in allen Fällen braucht übrigens die Gasfüllung der Mantelhöhle bei den wasserbewohnenden Basommatophoren an der Wasseroberfläche aufgenommen zu sein. Gelegentlich können die Tiere auch unter Wasser mit den von den Wasserpflanzen erzeugten Bläschen mit hohem Sauerstoffgehalt oder auch mit anderen Luftbläschen zusammentreffen. Wie bereits A. PAULY beobachtet hat, sind die Tiere in der Lage, solche Luftblasen in die Mantelhöhle aufzunehmen und so zur Atmung auszuwerten. An Lymnaeiden in Aquarien konnte A. PAULY feststellen, daß die Schnecke das Pneumostom vorschob und an die Luftblase ansetzte, worauf diese aufgesogen wurde. Auch sonst kann man mitunter Lymnaeiden beobachten, die beim Kriechen unter Wasser das Pneumostom wie tastend bewegen.

Die Mantelhöhle der wasserbewohnenden Basommatophoren ist im Winter mit Wasser gefüllt. Auch bei den aus dem Ei kriechenden Jungschnecken ist das stets der Fall. An bestimmten Biotopen wird die Wasserfüllung der Mantelhöhle bei Basommatophoren, die sonst meist atmosphärische Luft atmen, sogar während des ganzen Lebens beibe-

halten. Unter den einheimischen Arten ist ferner bei *Gyraulus* (*Armiger*) *crista* L. die Mantelhöhle zu allen Jahreszeiten mit Wasser gefüllt.

Die erste Aufnahme von atmosphärischer Luft in die bisher mit Wasser gefüllte Mantelhöhle erfolgt bei den jungen wasserbewohnenden Basommatophoren derart, daß zunächst durch Kontraktion der Mantelmuskulatur das Pneumostom gegen die Wasseroberfläche vorgeschoben und dabei gleichzeitig ein Teil der Wasserfüllung herausgepreßt wird, worauf beim Nachlassen des Druckes eine kleine Luftblase in die Mantelhöhle eintritt und danach unter Wasser mitgenommen wird. An der an die Wasseroberfläche eines Behälters aufsteigenden Schneckenbrut läßt sich leicht beobachten, daß oft die Versuche einer Luftaufnahme ohne Erfolg verlaufen, daß ferner die Luftfüllung der Mantelhöhle im allgemeinen zunächst gering ist und sich erst nach mehrfachem Luftschöpfen über die ganze Mantelhöhle erstreckt. Auch ist festzustellen, daß anscheinend der Verschluß des Pneumostoms erst allmählich in Funktion tritt, denn bei den Jungschnecken, die erstmals Luft aufgenommen haben, ist das Atemloch unter Wasser noch nicht geschlossen und man kann durch einen Spalt die Luftblase sehen.

Auch im Frühling füllen die an die Wasseroberfläche emporgekrochenen Basommatophoren ihre Mantelhöhle wieder mit Luft, indem sie durch Kontraktion der Mantelmuskulatur und Bewegungen des Weichkörpers die Pneumostomfalte vorschieben und einen Teil des Wassers aus der Mantelhöhle auspressen, worauf mit Nachlassen des Druckes dann eine entsprechende Menge Luft eintritt. In welchem Ausmaß den Tieren die Füllung der Mantelhöhle mit atmosphärischer Luft schon beim ersten Anlegen des Pneumostoms an die Wasseroberfläche gelingt, kann bei den einzelnen Arten recht verschieden sein. Es läßt sich an Schnecken nachprüfen, die man im Winter den Gewässern entnimmt und in Behältern allmählich wärmeren Temperaturen aussetzt, ohne daß sie beim Einbringen aus dem Wasser genommen waren. Anhaltspunkte geben auch Schnecken, die man durch Kneifen zur Ausstoßung der Luftfüllung ihrer Mantelhöhle veranlaßt hat und die dann am Wasserspiegel aufs neue Luft aufnehmen. Besonders auffallend ist die erste Luftaufnahme bei älteren Exemplaren der Planorbidengattungen *Anisus* Stud. und *Planorbis* Müll. mit scheibenförmiger Schale aus zahlreichen Windungen, bei denen die langgestreckte, enge Mantelhöhle tief ins Innere der Schale hineinreicht und von außen durch die Schale oft gut zu sehen ist. Unmittelbar bevor eine solche Schnecke das Atemloch an die Wasseroberfläche anlegt, wird die vordere Mantelmuskulatur stark kontrahiert; dadurch wird nicht allein das Pneumostom vorgewölbt, sondern sicher auch ein großer Teil der Wasserfüllung aus der Mantelhöhlung entfernt. Beim Nachlassen des Druckes sieht man dann deutlich durch die Schale eine langgestreckte Luftblase in die Mantelhöhle eindringen. Infolge der dadurch hervorgerufenen Gewichtsverlagerung verändert meist die Schale ihre Lage, wobei die Luftblase auch in den hinteren, noch mit Wasser gefüllten Abschnitt der Mantelhöhle rutschen kann.

Mit dem Sinken der Temperatur zu Beginn des Winters, wenn die wasserbewohnenden Basommatophoren, bei durchschnittlich etwa + 5 bis

7° *C*, das Atmen atmosphärischer Luft einstellen, pressen die Tiere nicht etwa die Luftfüllung aus ihrer Mantelhöhle aus. Die Luftfüllung wird vielmehr allmählich immer weniger, bis sie ganz verschwunden ist; während die Schnecke den Sauerstoff verbraucht, wird außer der Kohlensäure auch der in der Mantelhöhle verbliebene Stickstoff von dem Wasser aufgenommen. Die Schnecken lassen dann Wasser in ihre Mantelhöhle einströmen.

Außer der Mantelhöhle ist bei den Basommatophoren auch allgemein die Haut an der Atmung beteiligt. Die Tiere atmen mit der gesamten freien Körperoberfläche; die Decke der Mantelhöhle ist nur ein bevorzugter Ort des Gasaustausches. Leiden die Schnecken unter Sauerstoffmangel, was eintritt, wenn man sie künstlich von der Wasseroberfläche fernhält, so suchen sie ihre Körperoberfläche möglichst zu vergrößern. Bei den wasserbewohnenden Arten kommt also zu der Atmung atmosphärischer Luft in verschiedenem Ausmaß noch eine Wasseratmung hinzu. A. RAFFY und P. H. FISCHER haben festgestellt, das solche Tiere, die in Behältern von der Luft abgeschlossen gehalten werden, recht erhebliche Mengen von dem im Wasser gelösten Sauerstoff aufnehmen. So schwankte bei einer Wassertemperatur von 18—21° *C* die Aufnahme von dem im Wasser gelösten Sauerstoff bei *Lymnaea stagnalis* L. in der Stunde zwischen 0,008—0,020 ccm O_2 auf ein Gramm des Tiergewichtes (einschließlich Schale), bei *Planorbarius corneus* L. zwischen 0,006—0,022 ccm O_2, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß die Schale bei *Planorbarius corneus* L. etwa die Hälfte, bei *Lymnaea stagnalis* L. jedoch nur ein Fünftel des Gesamtgewichtes ausmachte.

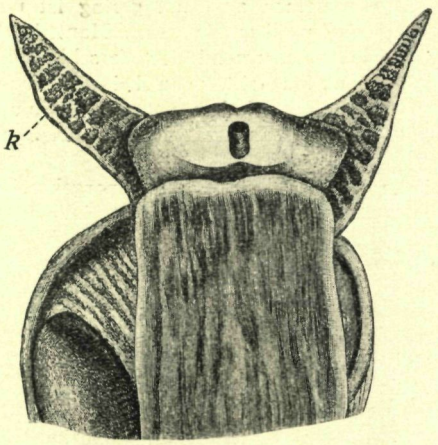


Fig. 73. *Lymnaea stagnalis* L. Vorderende eines kriechenden Tieres von unten. k Fühler, die Vaskularisation zeigend. Vergr. — Nach H. SIMROTH.

Oft sind bei den Basommatophoren des Wassers bestimmte Körperteile durch ihre Vaskularisation zur Wasseratmung besonders ausgebildet, wie beispielsweise bei den *Lymnaeidae* die verbreiterten Fühler (Fig. 73). Auch der mit Blutlakunen oft reichlich versehene Mantelrand ist für den Atmungsvorgang zweifellos von Bedeutung; man kann beispielsweise an den *Radix*-Arten leicht beobachten, wie bei Sauerstoffmangel und bei hohen Temperaturen der Mantelrand weit vorgeschoben wird. Erweiterungen des Mantelrandes, wie die beiden gefransten Mantellappen von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. (Fig. 5) und der breite, die Schale meist zum großen Teil überkleidende Mantel der Lymnaeidengattung *Myxas* Sow. sind wohl mit der Atmung in Verbindung zu bringen. Bei niedrigen

Temperaturen und in gut durchlüfteten Aquarien ist bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. von den Mantellappen nicht viel zu sehen; sie werden aber lang über die Schale ausgestreckt, sobald die respiratorischen Verhältnisse im Wasser ungünstig sind. Daß die große Manteloberfläche *Myxas* weitgehend von der Atmung atmosphärischer Luft unabhängig macht, ist dadurch offensichtlich, daß *Myxas* im allgemeinen nur selten zur Wasseroberfläche aufsteigt.

Bei gewissen *Planorbidae* und den meisten *Ancylidae* sind Mantelanhänge als Kiemen ausgebildet worden. Nach der allgemeinen Ansicht handelt es sich bei diesen Kiemenbildungen um adaptive Erwerbungen, die mit den ursprünglichen Ktenidien der Mollusken, die bei den Basommatophoren nicht mehr vorkommen, nicht in Zusammenhang zu bringen sind. Unter den einheimischen Planorbiden ist eine derartige adaptive Kieme bei der großen Posthornschnecke *Planorbarius corneus* L. ausgebildet. Es handelt sich um einen ohrförmigen, glatten Lappen, der von einem stark verästelten Gefäßnetz durchzogen ist (Fig. 74); bei anderen, hauptsächlich tropischen Planorbiden kann auch eine vielfach gefaltete Kieme vorkommen. *Planorbarius corneus* L. zeichnet sich gleichzeitig durch eine doppelte Faltenbildung innerhalb der Mantelhöhle sowohl an deren ventralen als auch dorsalen Wandung aus (Fig. 75). Die ventralen Falten entstehen durch eine Vorwölbung und Verdickung der Haut beiderseits des Enddarmes; die vordere dorsale Falte ist eine ebensolche Hautfalte am Nephridium, während die hintere dorsale Hautfalte frei vom Mantel gebildet wird. Die vorderen Falten sind dicker als die hinteren und erheben sich bis zur gegenseitigen Berührung, so daß sie in der Mantelhöhle von einem vorderen weiteren einen hinteren, ihm parallel laufenden Raum abteilen, in welch letzteren die hinteren Falten frei hineinragen. Im hinteren Raum ist die Decke der Mantelhöhle nur wenig vaskularisiert, während sie im vorderen ein gut entwickeltes Gefäßnetz aufweist. Die Bedeutung der beiden Faltenpaare ist noch nicht geklärt. Vielleicht stellen sie nur eine Flächenvergrößerung dar; auch eine Bedeutung bei der Lufterneuerung der Mantelhöhle erscheint nicht ausgeschlossen. Sicher jedoch handelt es sich bei dem hinteren Raum nicht um die Abtrennung eines Kiemenraumes, was vermutet worden ist; das kann schon aus dem Grund nicht stimmen, weil normal kein Wasser in diesen Raum eintritt. Auch bei den Arten der Gattung *Planorbis* Müll. sind diese Faltenbildungen angedeutet.

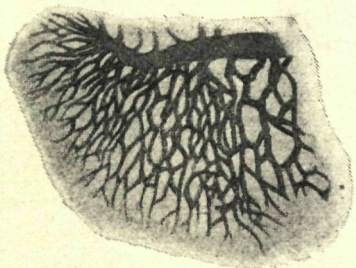


Fig. 74. *Planorbarius corneus* L. Kieme. Vergr. 12 : 1. Nach P. Pelseneer.

Bei den Ancyliden mit reduzierter Mantelhöhle liegen die Kiemen frei unter dem Mantel an der entsprechenden Körperseite. Auch der Mantelrand ist bei den Ancyliden sicher in hohem Maße an der Atmung beteiligt.

Bei denjenigen Basomatophoren des Wassers, die regelmäßig atmosphärische Luft atmen und außerdem besonders vaskularisierte Körperstellen für eine Wasseratmung besitzen, werden letztere bei normalem Gasaustausch in der Hauptsache für die Abgabe von Kohlensäure in Frage kommen. Das dürfte beispielsweise vor allem bei *Planorbarius corneus* L. der Fall sein, der seine Kieme auch unmittelbar nach dem

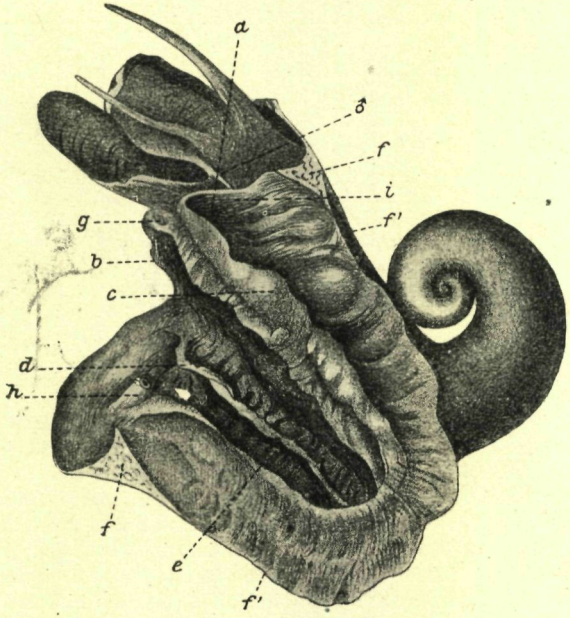


Fig. 75. *Planorbarius corneus* L. Exemplar nach Entfernung der Schale und mit von oben geöffneter Mantelhöhle. a Pneumostom., b Kieme. c doppelte ventrale Faltenbildung am Enddarm. d, e dorsale Falten. f, f′ aufeinanderpassende Schnittränder. g After. h Papille des Nephridiums. i Stelle des Osphradiums. Nach H. Simroth.

Gasaustausch seiner Mantelhöhle ausgestreckt trägt. Daß dann die Kieme eine exspiratorische Funktion hat, wurde dadurch experimentell nachzuweisen versucht, daß in die Nähe der ausgebreiteten Kieme des Tieres mit einer Pipette vorsichtig etwas Calciumhydroxyd [$Ca(OH)_2$] gebracht wurde. In mehreren Fällen ließ sich noch vor dem Zurückziehen des Weichkörpers eine allerdings sehr schwache Trübung bemerken, die mit der Bildung von kohlensaurem Kalk die Anwesenheit von CO_2 vermuten ließ. Ebenso verwendetes Barytwasser (Bariumhydroxyd $Ba(OH)_2$) führte zu keinem Erfolg, da sich die Schnecken dabei zu rasch in die Schale zurückzogen; doch rief umgekehrt ein Wassertropfen, der mit einer der Kieme vorsichtig genäherten Pipette entnommen wurde, in Barytwasser eine leichte Trübung hervor, was bei einem Wassertropfen von einer anderen Stelle des Behälters nicht eintrat. Daß die Kieme von

Planorbarius corneus L. bei unzureichender Sauerstoffversorgung durch die Mantelhöhle aber außerdem auch inspiratorisch tätig sein und zur Aufnahme von O_2 aus dem Wasser dienen kann, läßt sich dadurch zeigen, daß Tiere, die durch ein Gitter im Wasser an einem Schöpfen atmosphärischer Luft gehindert werden, die Kieme zu einer besonderen Größe ausdehnen.

Die im Verbreitungsgebiet vorkommenden landbewohnenden Basommatophoren entnehmen den Sauerstoff zur Atmung stets der Luft. Vom Wasser überflutet, versuchen sie meist, durch Kriechen wieder aus dem Wasser herauszukommen, falls sie nicht durch eine Wasserbewegung daran gehindert werden und kurze Zeit dort ausharren müssen, was in sauerstoffreichem Wasser erleichtert ist. Bei längerem Verweilen im Wasser ersticken aber die Tiere. Auch *Otina otis* Turt. besitzt entgegen früheren Angaben keine Kieme.

Die Abhängigkeit der wasserbewohnenden Basommatophoren vom Luftsauerstoff ist sehr verschieden. Die *Ancylidae*, die keine mit Luft gefüllte Mantelhöhle haben, sind vollständig zur Wasseratmung zurückgekehrt, die sowohl durch die Haut als auch durch die Kieme erfolgt. Bei Sauerstoffmangel in Aquarien kriechen die Tiere an den Wänden in die Höhe und setzen sich am Rand des Wasserspiegels fest, wo noch am ehesten Gewähr zur Erlangung von Sauerstoff gegeben ist. Das geschieht bei *Ancylus lacustris* L. allerdings erst bei erheblichem Sauerstoffmangel des Wassers, während das auf wellenbewegtes Wasser beschränkte *Ancylastrum fluviatile* Müll. in dieser Beziehung empfindlicher ist. Die von den Wasserpflanzen erzeugten Bläschen mit hohem Sauerstoffgehalt werden von den Ancyliden nicht aufgenommen, wie fälschlich angegeben worden ist. *Ancylastrum fluviatile* Müll. vermag aber auch an Steinen außerhalb des Wassers in der Sprühzone zu leben, wo ein hoher Grad von Luftfeuchtigkeit sichergestellt ist; die Tiere dürften dann atmosphärische Luft durch die Haut aufnehmen.

Daß bei den wasserbewohnenden Basommatophoren mit Mantelhöhle diese nach dem Auskriechen aus dem Ei mit Flüssigkeit gefüllt ist, wurde schon erwähnt (S. IX. b 319); die Mantelhöhle ist nicht geschlossen, ihr Inhalt steht vielmehr durch einen breiten Spalt mit dem umgebenden Wasser in Verbindung. Bereits B. C. DUMORTIER konnte an jungen Lymnaeiden einer *Radix*-Art (vermutlich *Radix limosa* L.) feststellen, daß die Schneckchen ihre Mantelhöhle zur Wasseratmung benutzten und deren Wasserfüllung rhythmisch erneuerten, was durch zugesetzte Farbstoffteilchen sichtbar gemacht werden konnte. Nicht immer und nicht bei allen Arten der Basommatophoren scheint jedoch das Wasser in der Mantelhöhle rhythmisch erneuert zu werden, denn man kann oft beobachten, daß die Farbstoffteilchen wohl durch den von den Wimpern der Mantelregion erzeugten Wasserstrom bewegt und meist an der Mantelhöhle vorbei, gelegentlich auch durch diesen Strom in die Mantelhöhle hinein- und wieder herausgetrieben werden, ohne daß es zu rhythmischen Bewegungen der Mantelhöhle selbst kommt. Die in der Gefangenschaft beobachtete aus dem Ei gekrochene Brut hält sich meist

in der Nähe des Laiches auf, kriecht aber zunächst nicht zur Wasseroberfläche.

Der Übergang zur Luftatmung findet nun statt, wenn den Schnecken die Wasseratmung anscheinend nicht mehr zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses genügt; das gilt sowohl für die Brut als auch für die älteren Tiere zu Beginn des Frühjahrs. Die Tiere kriechen dann zur Wasseroberfläche empor und füllen endlich ihre Mantelhöhle mit atmosphärischer Luft, wie bereits auf S. IX. b 319 beschrieben worden ist. Der Zeitpunkt hierzu kann bei den Basommatophoren sowohl durch die Beschaffenheit des Tieres als auch durch die Umwelt, das Wasser, ursächlich bedingt sein.

Ein den Beginn der Atmung atmosphärischer Luft stark beeinflussender Faktor ist innerhalb derselben Schneckenart die Größe des Tieres. Ein Behälter, in dem sich neben annähernd erwachsenen Exemplaren der Lymnaeide *Radix neglecta* C. Bttg. auch im Herbst ausgeschlüpfte Brut befand, stand im Winter kalt, und die Tiere hatten keine Luft mehr in der Mantelhöhle. Nachdem das Glas in einen geheizten Raum in die Nähe der Heizung gebracht worden war, krochen nach der Erwärmung des Wassers zuerst die großen Schnecken zum Lufthohlen an die Wasseroberfläche, und die Jungen folgten erst nach durchschnittlich 7 Stunden. Dieses Verhalten der Schnecken ist verständlich, wenn man bedenkt, daß bei Größenzunahme der Tiere die Masse im Kubus, die Fläche jedoch nur im Quadrat wächst. Je kleiner die Schnecken sind, desto günstiger liegen also die Bedingungen dafür, mit Hautatmung allein auszukommen, und desto geringeres Bedürfnis besteht, zusätzlich atmosphärische Luft zu atmen. Die aus dem Ei geschlüpfte Brut kommt zunächst noch völlig mit der Hautatmung aus. Mit beginnendem Wachstum werden die Jungtiere dann entsprechend dem im Wasser zur Verfügung stehenden Sauerstoff dazu gezwungen, durch Schöpfen atmosphärischer Luft den O_2-Bedarf zu ergänzen.

Der Zeitpunkt für den Beginn der Luftatmung ist ferner nach der Artzugehörigkeit der Tiere verschieden. Allgemein scheinen die Lymnaeiden früher zur Wasseroberfläche aufzusteigen als gleich große Planorbiden. Auch die aus dem Ei geschlüpfte Brut der Lymnaeiden geht durchschnittlich früher zur Luftatmung über als diejenige von Planorbiden. Ferner sind lebhafte Schneckenarten meist sauerstoffbedürftiger als verwandte träge Arten. Von den bei uns einheimischen Planorbidenarten kriecht Brut, die unter denselben Verhältnissen geschlüpft ist, im allgemeinen entsprechend der Größe erstmals zum Lufthohlen an die Wasseroberfläche. Hält man die Tiere im Laboratoriumsversuch in geschlossenen Flaschen unter Luftabschluß, so stirbt die Brut von *Planorbarius corneus* L. nach einiger Zeit ab (unter normalen Bedingungen nach etwa 3 Wochen), wenn die Brut der kleineren Arten, die ja noch erheblich kleiner an Gestalt ist, noch lebt. Eine gewisse Ausnahme unter den einheimischen Arten macht *Segmentina* (*Segmentina*) *nitida* Müll., die früher zur Oberfläche strebt; es handelt sich bei ihr um eine sehr lebhafte Schnecke.

Nach diesen Beobachtungen ist es verständlich, daß die kleinste unserer einheimischen Planorbiden, die Art *Gyraulus* (*Armiger*) *crista* L.,

normal überhaupt nicht zur Atmung atmosphärischer Luft übergeht. Diesem winzigen Tier genügt im allgemeinen die Hautatmung, und seine Mantelhöhle bleibt während des ganzen Lebens mit Wasser gefüllt, wie das bereits V. WILLEM festgestellt hat. Doch kann man *Gyraulus (Armiger) crista* L. auch zwingen, atmosphärische Luft zu atmen. Wenn man Exemplare der Art in gekochtes und wieder erkaltetes Wasser setzt, so kriechen die Tiere an die Wasseroberfläche und füllen ihre Mantelhöhle mit Luft, gehen also aus Sauerstoffmangel zur Luftatmung über. Die Art besitzt demnach durchaus die Fähigkeit, wie die übrigen Planorbiden atmosphärische Luft zu atmen, macht von ihr jedoch keinen Gebrauch, da ihr bei ihrer Kleinheit die Hautatmung genügt.

Die Umwelt der Schnecke, die Beschaffenheit des Wassers, bestimmt in hohem Maße, wann eine Schnecke zur Atmung atmosphärischen Sauerstoffes an der Wasseroberfläche gezwungen ist. Das Wasser wird die Hautatmung der Schnecke erleichtern oder erschweren je nach dem Grad

1. des O_2-Gehaltes,
2. der Temperatur,
3. der Wasserbewegung,
4. des Salzgehaltes.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Hautatmung den Basommatophoren eher in sauerstoffreichem Wasser genügen wird als in sauerstoffarmem und daß die Tiere dann nicht genötigt sind, zusätzlich atmosphärische Luft zu atmen. Daß in sauerstoffarmem Wasser der Übergang zur Luftatmung begünstigt wird, zeigt der oben angegebene Versuch mit *Gyraulus (Armiger) crista* L., dem normal eine Hautatmung genügt, der jedoch in O_2-armem Wasser atmosphärische Luft atmet.

Die Temperatur beeinflußt den respiratorischen Wert des Wassers sehr erheblich. In kaltem Wasser ist die Atmung wesentlich erleichtert, und die Tiere haben es nicht nötig, zur Luftatmung überzugehen. So war bei Zimmertemperatur unter Sonnenbestrahlung aus Laich von *Radix auricularia* L. ausgekommene Brut, die von der Außenluft abgeschlossen wurde, am zweiten Tage abgestorben. Dagegen lebten von einer solchen Brut unter Luftabschluß, die in einer Temperatur gehalten wurde, die sich zwischen + 5 und + 9° *C* bewegte, bei Wassererneuerung noch Exemplare nach 23 Tagen. Allerdings waren diese Tiere kleiner geblieben als solche Schnecken, die aus einem anderen Laich von *Radix auricularia* L. bei Zimmertemperatur ohne Abschluß von der atmosphärischen Luft herangezogen waren; auch war die Sterblichkeit der kalt gehaltenen Schnecken größer. Nach 23 Tagen starben die Tiere, als bei einem Transport die Temperatur nicht niedrig genug gehalten werden konnte.

Ferner ist zu berücksichtigen, daß bei niedrigen Temperaturen die vom Organismus geleistete Arbeit und damit auch das Sauerstoffbedürfnis herabgesetzt zu sein pflegt; so ist beispielsweise das Sauerstoffbedürfnis bei dem herabgesetzten Stoffwechsel während etwaiger winterlicher Ruhepausen am niedrigsten.

Daß bei niedrigen Temperaturen die wasserbewohnenden Basommatophoren mit wohl ausgebildeter Mantelhöhle durchaus als Wasseratmer bestehen können, zeigen die aus größeren Tiefen der Ostsee und der größeren Süßwasserseen entnommenen Tiere, deren Mantelhöhle stets mit Wasser gefüllt ist und die also zeitlebens die Atmungsmethode der aus dem Ei kriechenden Brut beibehalten. Auch das Pneumostom dieser Tiefenformen (Lymnaeiden und *Gyraulus* [*Gyraulus*] *albus* Müll.) ist geöffnet. Den Schnecken genügt also die Hautatmung im Wasser durchaus zur Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses. Werden Lymnaeiden aus der Ostsee bei niedrigen Temperaturen in sauerstoffreichem Wasser gehalten, so behalten sie die Wasserfüllung der Mantelhöhle bei geöffnetem Atemloch bei. Erhöht man jedoch die Temperatur, so kommen die Tiere an die Wasseroberfläche und füllen die Mantelhöhle mit Luft, gehen also zur Atmung atmosphärischer Luft über, welchen Wechsel in der Atmung ihre Artgenossen aus flachem Wasser bereits in den ersten Lebenstagen vollzogen haben.

Die Wasserbewegung erleichtert den Wasserschnecken die Atmung, weil die das Tier umgebende Wasserschicht rasch ersetzt wird. Es ist bekannt, daß Tiere, die normal allein in strömendem Wasser oder der wellenbewegten Zone größerer Wasseransammlungen vorkommen, in stehendem Wasser oft Atemschwierigkeiten haben. In der östlichen Ostsee, sowie auch in größeren Seen, findet man ferner in der Brandungszone gelegentlich Exemplare der *Radix*-Arten und von *Lymnaea stagnalis* L., die keine Luft in ihrer Mantelhöhle haben; auch sieht man dort bei bewegtem Wasser kein Aufsteigen der Schnecken zur Wasseroberfläche. Bei Sauerstoffreichtum infolge der Wasserbewegung und auch des die Wogen aufpeitschenden Windes können die Lymnaeiden auf die Luftatmung verzichten; durch diese Fähigkeit wird nicht selten den Tieren dort ein Fortkommen überhaupt erst ermöglicht, denn bei einem etwaigen Aufsteigen würden sie durch die mechanischen Kräfte des Wassers wohl meist fortgetragen oder gar beschädigt.

Außerdem wird die Hautatmung den Basommatophoren wahrscheinlich bei einem gewissen Salzgehalt des Wassers eher genügen als im Süßwasser. Da Süßwassertiere hypertonisch sind, ist ihre aktive Osmoregulation bei einem von den Tieren ertragbaren Salzgehalt des Wassers herabgemindert und ihre Atmung damit erleichtert. So lebt beispielsweise die zu den Prosobranchiern gehörige Schnecke *Theodoxus (Theodoxus) fluviatilis* L., die in der Ostsee im Brackwasser bis zu einem Salzgehalt von 15‰ vorkommt, dort im Küstengebiet auch in Brackwassertümpeln und an Stellen mit fauligem Wasser; im Süßwasser ist die Art nur in Flüssen und im bewegten Wasser der Uferzone von Seen zu finden, meidet jedoch stagnierendes Süßwasser wegen der unzureichenden Sauerstoffversorgung vollständig. So wird möglicherweise auch den *Radix*-Arten, die von den einheimischen Basommatophoren am widerstandsfähigsten gegen einen Salzgehalt des Wassers sind, die Hautatmung im Brackwasser noch unter Bedingungen genügen, bei denen das im Süßwasser nicht mehr der Fall ist. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß es neben der niedrigen Temperatur vielleicht auch der Salzgehalt des Was-

sers den Tiefenformen der Basommatophoren in der Ostsee ermöglicht, mit der Hautatmung auszukommen. Eingehende Untersuchungen auf diesem Gebiete erscheinen wünschenswert.

Die Intervalle, in denen die Basommatophoren nach Füllung ihrer Mantelhöhle mit atmosphärischer Luft weiterhin an die Wasseroberfläche zur Erneuerung der Luftfüllung aufsteigen, sind sehr verschieden und schwanken von Minuten bis zu Stunden. Die Zeiträume richten sich nicht etwa nach der verschiedenen Länge des Weges zur Oberfläche des Gewässers, sondern allein nach dem Sauerstoffbedürfnis. Es ist also der Sauerstoffmangel, der die Tiere zur Wasseroberfläche treibt.

Dieselben Faktoren, die allgemein die Brut und im Frühjahr die überwinterten Basommatophoren veranlassen, mit der Atmung atmosphärischer Luft an der Wasseroberfläche zu beginnen, beeinflussen auch weiterhin die Intervalle, in denen die Tiere die Luftfüllung ihrer Mantelhöhle erneuern. Sie sind also einmal bei den einzelnen Arten verschieden und ferner auch innerhalb derselben Art entsprechend der Größe der Tiere und der Verhältnisse der Umwelt.

Lebhafte Schnecken, wie beispielsweise die Physide *Aplexa hypnorum* L., erneuern meist in kurzen Zwischenräumen den Luftvorrat der Mantelhöhle. Auch jahreszeitlich bedingte Unterschiede in der Lebhaftigkeit der Exemplare derselben Art können sich in der Länge der Zeit bis zur Lufterneuerung der Mantelhöhle auswirken. Doch auch sonst ist die Abhängigkeit der einzelnen Arten vom Luftsauerstoff recht verschieden. Wenn beispielsweise *Lymnaea stagnalis* L. und *Planorbarius corneus* L. zusammen in demselben Behälter gehalten werden, so steigen die Lymnaeen in demselben Zeitraume mindestens doppelt so häufig zur Lufterneuerung an die Wasseroberfläche wie die Posthornschnecken. Nach H. J. JORDAN kommt *Lymnaea stagnalis* L. an die Wasseroberfläche, wenn der O_2-Gehalt der Hämolymphe im Mittel auf 13,7% gesunken ist, während *Planorbarius corneus* L. die Oberfläche erst aufsucht, wenn dieser Wert im Mittel 4,1% beträgt. Kleine Planorbidenarten steigen meist erst nach mehreren Stunden zur Erneuerung der Luft in ihrer Mantelhöhle auf.

Bei der unterschiedlichen Abhängigkeit der einzelnen Basommatophorenarten vom atmosphärischen Sauerstoff ist es auch recht verschieden, wie lange die Tiere eine Absperrung von der Wasseroberfläche ertragen können. So starben bei etwa + 20° *C* in einem größeren Aquarium gehaltene Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. nach 2—3 Tagen ab, wenn sie vom Wasserspiegel abgesperrt wurden. Gleichzeitig gehaltene Stücke von *Planorbarius corneus* L. hielten dagegen bis 3 Wochen aus. Es war dabei zu beobachten, daß die Posthornschnecken ihre Kieme besonders stark ausbreiteten, zweifellos, um den Gasaustausch mit dem Wasser möglichst auszunutzen. Aus diesem Versuch geht deutlich hervor, daß *Planorbarius corneus* L. von einer Atmung atmosphärischer Luft weniger abhängig ist als *Lymnaea stagnalis* L. Auffallend ist in diesem Zusammenhang, daß trotzdem die *Lymnaeidae* im Tiefenwasser gegenüber den *Planorbidae* meist durchaus überwiegen, was darauf hin-

weist, daß es andere Faktoren, nicht etwa Schwierigkeiten in bezug auf die Atmung sind, die letztere Familie an diesem Biotop zurücktreten lassen (vgl. S. IX. b 286 u. 293).

Daß innerhalb einer Art junge Exemplare weniger oft zur Erneuerung ihres Luftvorrates in der Mantelhöhle zum Wasserspiegel emporsteigen als alte Tiere, ist leicht im Laboratorium nachzuprüfen. Im Freiland hat beispielsweise S. MEHL bei Untersuchungen an der Leberegelschnecke *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. festgestellt, daß an verschiedenen Stellen in sauerstoffreichem Wasser von + 13 bis 17° *C* nur die erwachsenen Schnecken, die Jungen aber überhaupt nicht zum Luftholen an die Wasseroberfläche kamen.

Die Umwelt wird die Intervalle zwischen den einzelnen Erneuerungen der Luftfüllung in der Mantelhöhle soweit beeinflussen, als durch die Beschaffenheit des Wassers den Tieren eine Hautatmung genügt. Ein hoher O_2-Gehalt des Wassers wird beispielsweise oft durch die Assimilation eines reichen Wasserpflanzenbestandes hervorgerufen. Schon ein üppiger Algenwuchs mag bei Sonnenschein den Schnecken soviel Sauerstoff zu liefern, daß sie ziemlich selten an die Oberfläche aufsteigen. Umgekehrt steigen die Basommatophoren in sauerstoffarmem Wasser häufig zur Lufterneuerung ihrer Mantelhöhle an den Wasserspiegel. Wenn im Laboratorium zahlreiche Schnecken in einem kleinen Behälter aufbewahrt werden, so erscheinen sie oft an der Wasseroberfläche. Im Wasser, das durch Kochen vom gelösten Sauerstoff befreit wurde, kamen Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. bei Zimmertemperatur durchschnittlich alle 2—3 Minuten nach oben.

Der durch die Temperatur veränderliche respiratorische Wert des Wassers beeinflußt bei den Basommatophoren die Länge der Zwischenräume zwischen den einzelnen Lufterneuerungen in der Mantelhöhle wesentlich. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß bei + 20° *C Lymnaea stagnalis* L. eine Absperrung von der Wasseroberfläche durchschnittlich 2—3 Tage erträgt. Daß bei niedrigen Temperaturen und häufigem Wasserwechsel Tiere der Art auch bei Abschluß von der atmosphärischen Luft längere Zeit am Leben erhalten werden können, zeigte A. PAULY. Er hatte bei den Schnecken vor Beginn des Versuches die Luft aus der Mantelhöhle entfernt und die Tiere dann bei Temperaturen, die nie unter + 10° *C* sanken, und bei täglich zwei- bis viermaligem Wasserwechsel gehalten. Ein Tier starb nach 22, ein anderes gar erst nach 91 Tagen, und zwar nach Ansicht von A. PAULY infolge Nahrungsmangels. Während der ganzen Zeit hatten die Tiere die leere Mantelhöhle fest verschlossen.

Daß im Freiland *Lymnaea stagnalis* L. auch im Sommer in kühlerem Wasser unter Absperrung von der Wasseroberfläche leben kann, zeigte H. BROCKMEIER, der Schnecken der Art 52 Tage untergetaucht in Drahtkäfigen hielt.

Auch auf beschränktem Raum werden sich Tiere einer Art bei örtlichen Temperaturunterschieden in bezug auf ihre Atmung verschieden verhalten. Das konnte S. MEHL an *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. beobachten. In einem Quelltümpel, dessen Wasserwärme durch das Einfließen einer Quelle von 10° *C* an den einzelnen Stellen zwi-

schen 10° und 22° *C* schwankte, kamen die Tiere in den Teilen mit wärmerem Wasser mit verschiedener Häufigkeit zur Atmung an die Oberfläche, während die am Grunde bei 11° *C* sitzenden Schnecken sogar keine Luft in der Mantelhöhle hatten.

Über die Abhängigkeit der Sauerstoffaufnahme von der Temperatur bei *Lymnaea stagnalis* L. hat H. W. POTONIÉ Angaben gemacht, die von früheren Ergebnissen A. JOELs bei Untersuchungen an derselben Art teilweise abweichen. H. W. POTONIÉ hat folgendes festgestellt:

Versuchsdauer Minuten	mittl. Temperatur ° *C*	O_2-Verbrauch ccm	O_2-Verbrauch für 60 Minuten	*Q* 10	Bemerkungen
60	5	0,72	0,72	—	in der Schale
60	11	2,54	2,54	—	kommen heraus
60	17,5	4,55	4,55	3,08	kommen heraus
30	23	3,02	6,04	1,91	in der Schale
15	26	1,64	6,58	1,61	kommen heraus
15	29,5	1,81	7,24	1,42	ermattet
15	34	1,82	7,28	1,11	hängen heraus
15	38,5	1,53	6,12	0,87	hängen heraus
15	42	1,15	4,60	0,63	hängen heraus

Bis + 34° *C* steigt nach diesen Versuchen der Sauerstoffverbrauch bei *Lymnaea stagnalis* L.; bei dieser Temperatur liegt der Umkehrpunkt in der Atmungsintensität. Doch dürfen die angegebenen Werte zweifellos nur untereinander verglichen werden, sind jedoch nicht als Werte absoluter Abhängigkeit der Art von der Temperatur anzusehen, da die Versuchstiere stets weitgehend davon abhängig sind, aus welcher Umwelt sie gerade stammen, was im vorliegenden Fall in bezug auf die Temperaturverhältnisse als sicher anzunehmen ist. Bei langsamer Gewöhnung verträgt *Lymnaea stagnalis* L. zweifellos Wassertemperaturen, die ihr bei rascher Erhöhung schädlich sind. Es ist daher auch erklärlich, daß A. JOEL einen anderen Wert für den Umkehrpunkt in der Atmungsintensität bei *Lymnaea stagnalis* L., nämlich + 38° *C*, ermittelt hat.

Die Erneuerung des Luftvorrates in der Mantelhöhle der Basommatophoren ist ferner in strömendem und in wellenbewegtem Wasser der Brandungszone meist weniger oft notwendig als in stehendem Wasser. Wegen der Erleichterung der Hautatmung im bewegten, sauerstoffreichen Wasser brauchen die Schnecken vielfach dort überhaupt nicht an der Wasseroberfläche Luft zu schöpfen. Es wurde bereits darauf hingewiesen (S. IX. b 326), daß manchmal Lymnaeiden in der Brandungszone gar keine Luft in der Mantelhöhle haben, also schon eine Zeitlang allein mit der Hautatmung auskommen. Meist aber ist die Mantelhöhle solcher Lymnaeiden doch mit Luft gefüllt; trotzdem ist ein Luftschöpfen an der Wasseroberfläche auch bei stundenlanger Beobachtung nicht zu bemerken. Dieses Verhalten ist wohl damit zu erklären, daß bei ruhigem Wasser die Hautatmung nicht genügt und die Tiere dann zur Atmung atmosphärischer Luft aufsteigen. Wenn darauf das Wasser in Bewegung gerät, ist den Schnecken die Hautatmung erleichtert und sie können auf die Luftatmung verzichten. Die Luftfüllung der Mantelhöhle aber geht dann erst allmählich verloren (vgl. S. IX. b 320).

Dafür, daß die Länge der Intervalle zwischen dem Luftholen an der Oberfläche bei den Basommatophoren auch von dem Salzgehalt des Wassers abhängig sein dürfte, scheint vielleicht folgender Versuch zu sprechen. Aus Wasser mit einem Salzgehalt von 6‰ wurden der Ostsee Exemplare von *Radix neglecta* C. Bttg. entnommen und in einem Behälter mit Wasser derselben Herkunft gehalten; in einem zweiten Behälter befanden sich in Süßwasser Tiere derselben Art aus einem Süßwassertümpel der Umgebung. Während die Brackwassertiere durchschnittlich alle 17 Minuten an die Wasseroberfläche zur Erneuerung der Luftfüllung ihrer Mantelhöhle aufstiegen, war das bei den Süßwasserschnecken alle 13 Minuten der Fall.

Die Abhängigkeit der meisten Basommatophoren von der Atmung atmosphärischer Luft hat zu der Annahme geführt, daß auch die wasserbewohnenden Arten dieser im Meer, im Süßwasser und auf dem Land vorkommenden Ordnung der *Euthyneura* von Landschnecken abstammen müssen. Dem ist nur bedingt beizustimmen. Sicher kommen die Basommatophoren aus dem Meer, wo sie von Cephalaspideen abzuleiten sind (vgl. S. IX. b 269) und wo noch primitive Basommatophoren ihre Heimat haben. Die Fähigkeit der Atmung atmosphärischer Luft dürfte sich bei den Vorfahren der Basommatophoren in der Gezeitenzone des Meeres herausgebildet haben. Während die meisten Meerestiere in der Ebbezeit passiv verharren und die Rückkehr der Flut abwarten müssen, sind diejenigen Arten, die sich in ihrem Stoffwechsel auf den Sauerstoff der atmosphärischen Luft umstellen können, auch bei Ebbe zu einem Leben auf dem trockengelaufenen Strand befähigt. In den verschiedensten Tiergruppen haben sich in der Strandzone Landbewohner herausgebildet. Im Gegensatz zu den Stylommatophoren und zu mehreren Gruppen der Prosobranchier, die die mannigfaltigsten Biotope des Landes besiedelt haben, sind die landbewohnenden Basommatophoren in der Mehrzahl Strandschnecken geblieben (*Ellobiidae, Otinidae*) und nur die winzigen, im Aufsuchen feuchter Schlupfwinkel begünstigten *Carychiidae* sind weiter landeinwärts vorgedrungen. Doch braucht die Eignung zum Strandleben bei den Basommatophoren nicht allgemein so weit vorgeschritten zu sein, daß die Tiere als ausgesprochene Landschnecken anzusehen sind. Schon bei erneuter Überflutung kann eine Luftfüllung der Mantelhöhle den Schnecken der Strandzone von Vorteil sein, da dieser Luftvorrat sie bis zu einem gewissen Grad von dem im Wasser gelösten Sauerstoff unabhängig macht. Das war wohl in der Ahnenreihe der Basommatophoren umsomehr der Fall, als die Tiere dazu übergingen, die Luftfüllung ihrer Mantelhöhle zu erneuern, nachdem sie durch Sauerstoffmangel an die Oberfläche des Wassers getrieben waren (vgl. S. IX. b 364). So konnten solche Tiere auch in Gewässern aushalten, die infolge von Fäulnisvorgängen hochgradig sauerstoffarm waren. Ferner ermöglichte die gegenüber der Wasseratmung wirkungsvollere Atmung atmosphärischer Luft den Schnecken einen erhöhten Energieeinsatz zum Überwinden der osmotischen Schwierigkeiten bei einer Verringerung des Salzgehaltes im Wasser. In der Strandzone, vor allem der tropischen Gebiete, mögen nämlich starke Regengüsse mitunter zu beträchtlicher Aussüßung von Meerwassertümpeln in der Strandzone führen; die Folge

wird eine starke Auslese in der Fauna sein. Manchen Tieren, die dort bestehen konnten, war dann weiterhin die Besiedlung des Süßwassers erleichtert. Die einmal vorhandene Atmung atmosphärischer Luft wurde von den Schnecken beibehalten, wie allgemein dieser Zustand im Tierreich nur selten wieder aufgegeben wird. Es erscheint daher nicht verwunderlich, wenn die Basommatophoren in der Süßwasserfauna so zahlreich vertreten sind. Somit sind also die süßwasserbewohnenden Basommatophoren von Ellobiiden-artigen Vorfahren der Strandzone abzuleiten. Wenn auch ihre Anpassung an das Strandleben noch nicht notwendig ein so hohes Maß erreicht zu haben braucht, wie bei den heutigen Ellobiiden, die im Gegensatz zu ihnen bereits das Osphradium verloren haben (vgl. S. IX. b 368), so ist doch bei ihnen die starke Einsenkung der Hautdrüsenzellen in die Cutis (vgl. S. IX. b 345) als ein Merkmal dafür zu werten, daß ihre Vorfahren einst in der Strandzone gegen Austrocknung geschützt sein mußten. Die Ahnen der süßwasserbewohnenden Familien der Basommatophoren sind also nicht wie die vieler anderer Süßwassertiere unmittelbar vom Meer in das Süßwasser eingedrungen und sind etwa dort erst zur Luftatmung übergegangen. Hingegen ist dies beispielsweise innerhalb der ebenfalls im Süßwasser beheimateten Prosobranchierfamilie *Ampullariidae* der Fall, die außer ihrer Kiemenatmung teilweise zur Atmung atmosphärischer Luft übergegangen ist; die Tiere wurden dadurch befähigt, auch in tropischen Binnengewässern mit starken Fäulnisvorgängen und Sauerstoffmangel auszudauern.

Kreislauf. Das Kreislaufsystem der Basommatophoren besteht aus einem Herzen als Zentralorgan, sowie aus ableitenden und zuführenden Gefäßen. Obwohl sich diese Gefäße in Kapillaren aufspalten, ist der Kreislauf nicht geschlossen, da sich zwischen die Arterien- und Venenkapillaren Hohlräume, als Lakunen oder Sinus bezeichnet, einschalten.

Das Herz befindet sich an der Decke der Mantelhöhle in einem durch den Nephroperikardialgang mit dem Nephridium in Verbindung stehenden, länglich ovalen, sich an beiden Enden etwas verjüngenden und mit Flüssigkeit gefüllten Herzbeutel (Perikard). Bei den Ancyliden mit reduzierter Mantelhöhle liegt das Herz mehr oder weniger weit von der Kieme entfernt. Bei allen Basommatophoren besteht das Herz aus einer Kammer (Ventrikel) und nur einer Vorkammer (Atrium). Die im Körper der Basommatophoren wie bei primitiven Cephalaspideen (*Actaeon*) nach hinten gelegene Herzkammer stellt den umfangreicheren und stärker gebauten Teil des Herzens dar; aus ihrer die Wandung des Perikards erreichenden Spitze entspringt die Körperaorta. Den größten Querdurchmesser hat die Kammer nach dem Atrium hin; dieses nimmt die Lungenvene auf. Deren Einmündung ins Herz liegt an der dem Ansatz der Aorta entgegengesetzten Stelle, wie auch Atrium und Ventrikel im Perikard in der Längsrichtung hintereinander gelegen sind, wodurch die Funktion des Herzens sicher erleichtert wird. Beide Abschnitte des Herzens sind durch eine deutliche Einschnürung schon äußerlich voneinander geschieden. Ihre Innenräume stehen miteinander durch eine trichterartige Atrioventrikularklappe in Verbindung, durch die ein ungehinderter Blutstrom vom Atrium zur

Kammer möglich ist, während ein Zurückfließen des Blutes durch Schließen der Klappenvorrichtung infolge Blutstauung im Ventrikel verhindert wird. Eine Aortenklappe in der Ausmündung der Aorta aus dem Ventrikel ist bei europäischen Basommatophoren bisher noch nicht festgestellt worden.

Die Muskulatur des Herzens besteht aus quergestreiften Muskelfasern. In der Herzkammer verflechten sich die hauptsächlich in longitudinaler Richtung verlaufenden Muskelfasern zu einem dichten zusammenhängenden Netzwerk; im Atrium sind sie weit lockerer gelagert. Das Bindegewebe besteht aus dem Perimysium, der bindegewebigen Hülle der Muskelfasern, und aus einer je nach dem Kontraktionszustand des Herzens verschieden dicken Schicht unter dem den Herzschlauch nach außen begrenzenden Epithel. Die innere Auskleidung des Herzens wird vom Perimysium gebildet und besteht aus dünnen, lose gefügten Bindegewebszellen. Die Oberfläche der Herzkammer ist glatt, die des Atriums bei vielen Basommatophoren ebenfalls, bei den Lymnaeiden dagegen mit kleinen zottenartigen Ausstülpungen besetzt, die sich an den Enden erweitern, von Lakunen durchzogen sind und im Innern Muskelfasern aufweisen. Das die Oberfläche des Herzschlauches nach außen hin begrenzende einschichtige Herzepithel, das in das die Wandung des Perikards auskleidende Plattenepithel übergeht, besteht aus polygonalen, abgeplatteten Zellen; auf dem Atrium ist bei den Lymnaeiden das Epithel in der Tiefe zwischen den Zotten fast kubisch, flacht sich aber über deren Enden auch stark ab. Dieser in ihrem Bau an eine Perikardialdrüse erinnernden Oberfläche der Vorkammer kommt zweifellos eine Bedeutung als Exkretionsorgan zu; durch sie werden wohl Wasser und leicht lösliche Salze besser ausgeschieden werden als durch die übrige Herzoberfläche (vgl. S. IX. b 338).

Die Herzmuskulatur der Planorbiden ist meist reichlich von Pigment durchsetzt. Nach O. BUCHNER ist das vor allem stark bei *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. der Fall, bei welcher Schnecke man dadurch das auch sonst bei vielen kleinen Arten durch die Schale hindurch sichtbare Herz besonders deutlich erkennt und pulsieren sieht; auch die Arterien dieser Schnecke haben vielfach schwarzes Pigment in ihren Wänden.

Die Grenzen des Herzens gegenüber den Gefäßen verlegt man zweckmäßig an die beiden Stellen, wo die Wandung des Perikards an das Herz angewachsen ist. Die Herzkammer reicht somit bis zur Perikardwandung und entsendet außerhalb des Perikards die Körperaorta. Die Abgrenzung des Atriums gegenüber der Lungenvene ist nicht scharf, denn die Muskulatur der Vorkammer setzt sich noch außerhalb des Perikards auf der Lungenvene fort.

Die Funktion des Molluskenherzens hat neuerdings E. v. SKRAMLIK durch seine Untersuchungen an verschiedenen Weichtieren weitgehend geklärt. Nach ihm sind Automatiezentren im Herzen dieser Tiere nicht vorhanden; zur Anregung der Automatie muß erst eine Dehnung der Wandung hinzukommen. Die Pulsationen des Herzens beruhen daher auf der gegenseitigen Einwirkung benachbarter Herzmuskelfasern aufeinander, hervorgerufen durch Lageveränderung oder

durch wechselnden Durchströmungsdruck. Durch den Zustrom von Blut erfolgt eine Dehnung der Wandung, wodurch fortlaufend eine Kontraktion der Muskelfasern automatisch hervorgerufen wird, denen dann wieder durch Zug oder erneute Blutzufuhr allmählich eine Erschlaffung folgt. So strömt das Blut aus der Lungenvene in das Atrium und bewirkt dessen Dehnung (Diastole). Bei der folgenden Systole des Atriums tritt infolge der noch anhaltenden Kontraktion der Lungenvene und ihrer größeren Äste keine Rückstauung des Blutes ein; dieses wird vielmehr weiter in den Ventrikel befördert und bewirkt dessen Füllung mit Blut. Da bei der nunmehr einsetzenden Systole der Kammer durch das Schließen der Atrioventrikularklappe ein Zurückströmen des Blutes in das Atrium vermieden wird, wird es weiter in die Körperaorta gepreßt. Je eine Systole des Atriums geht daher einer solchen des Ventrikels voraus. Das Zusammenwirken der beiden Abschnitte des Herzens beruht allein auf mechanischer Beeinflussung, durch eine Übertragung der Gefäßdehnung, die eine Kontraktion der Herzmuskelfasern bewirkt. Während dieser Tätigkeit des Herzens, das nach außen durch die Perikardialflüssigkeit gestützt wird, verschiebt sich zwischen den beiden Abteilungen des Herzens die Abgrenzung mit der Atrioventrikularklappe fortlaufend; bei einer Systole des Vorhofes wird sie in Richtung gegen die Vena pulmonalis, bei einer solchen der Kammer gegen die Aorta geschoben.

Da somit also die Tätigkeit des Herzens von seiner Wandspannung infolge des in seinem Innern herrschenden hydrostatischen Druckes abhängig ist, stellen exzidierte Herzen bei Blutleere ihre Arbeit ein; sie beginnen aber bei erneuter Durchströmung infolge der Wandspannung wieder zu schlagen. Die Überdehnung der Wandung des Herzens wird außer durch die eingeschlossene Perikardialflüssigkeit auch durch Zunahme der Herzschläge verhindert. Bei ansteigendem Druck nimmt ihre Zahl bis zu einer bestimmten Grenze zu.

Wenn auch für den Kreislauf der Blutflüssigkeit dem Herzen infolge der kontraktilen Leistung seiner Wandung eine hervorragende Bedeutung als Motor zukommt, ist es am Umlauf doch nicht allein beteiligt. Die Bewegung des Blutes wird peripher durch kapillare Saugkräfte und vor allem auch durch Muskeldruck oft recht wesentlich unterstützt. Da die Kontraktion der Körpermuskeln, die somit zweifellos auf den Kreislauf einwirken können und auch den Inhalt der Blutlakunen durch Zusammendrücken weitertreiben, willkürlich sind, ist also auch der Kreislauf dieser Tiere willkürlich beeinflußbar. So bedingt auch eine durch die Bewegung des Tieres verursachte stärkere Blutverschiebung eine Zunahme der Herzschläge. Deshalb besteht ein erheblicher Unterschied in der Pulsfrequenz zwischen ruhenden und lebhaft umherkriechenden Schnecken derselben Art. Dabei scheint die Herzfrequenz entsprechend der Druckverhältnisse im Körper ziemlich rasch wechseln zu können. Durchschnittlich dürften bei Zimmertemperatur die Herzschläge erwachsener Exemplare von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., *Lymnaea stagnalis* L., den *Radix*-Arten und *Planorbarius corneus* L. normal zwischen 25 und 50 Schlägen in der Minute schwanken.

Ferner wird die Zahl der Herzschläge von der Temperatur wesentlich

beeinflußt, und zwar nimmt sie mit sinkender Temperatur ab. Beispielsweise betrug die Zahl der Pulsationen von *Lymnaea stagnalis* L. bei 20° *C* zwischen 28 und 36 Schlägen in der Minute, bei 23° *C* jedoch zwischen 35 und 46 Schlägen. Im Winter sinkt die Herztätigkeit auf 3 bis 4 Schläge in der Minute.

Weiterhin weisen junge Schnecken eine höhere Zahl von Herzschlägen auf als alte Exemplare derselben Art. Junge Lymnaeiden haben eine Herzfrequenz bis zu 100 Schlägen in der Minute. Mit zunehmendem Alter nimmt also die Pulsfrequenz ab. Ob unabhängig von der Temperaturerniedrigung während des Winters die Herzfrequenz bei den Basommatophoren herabgesetzt ist, bedarf neuerer Untersuchungen.

Die Gefäße haben zarte, doch wohlausgebildete eigene Wandungen aus einer durch Bindegewebssubstanz zusammengehaltenen Muskellage. Diese Muskelschichten sind bei den Venen im allgemeinen wesentlich schwächer ausgebildet als bei den Arterien und können dort stellenweise auch fehlen. Die Lakunen dürften eine eigene Wandung entbehren, und ihre Abgrenzung scheint nur durch die Organe bewirkt zu sein.

Vom Ventrikel wird das Blut in die starke Aorta getrieben, die sich jedoch bald in zwei Äste, die Aorta anterior und Aorta posterior, spaltet. Von der Aorta anterior wird der Kopffuß sowie die dort gelegenen Teile der Geschlechtsorgane und des Darmkanals versorgt, von der Aorta posterior dagegen der Eingeweidesack. Alle Arterien teilen sich schließlich in feine Kapillaren auf, aus denen das Blut in die vielfach miteinander kommunizierenden Lakunensysteme der einzelnen Organe übertritt. Aus ihnen wird das Blut über venöse Kapillaren in verschiedenen Venengefäßen gesammelt, die es nach der der Respiration dienenden Decke der Mantelhöhle leiten. Durch die Vereinigung der Venen wird ein fast die ganze Fläche dieses Bezirkes umziehender venöser Gefäßring (Circulus venosus) gebildet. Von ihm aus wird das Blut dem den Gasaustausch vermittelnden Gewebe zugeführt, und zwar durch die zuleitenden Lungengefäße (Vasa afferentia), die sich vielfach verästeln und in ein Netz feiner Lakunen übergehen. Aus ihnen gehen die ableitenden Gefäße (Vasa efferentia) hervor, die schließlich in einem großen Gefäß endigen, das als Lungenvene (Vena pulmonalis) das beim Durchgang durch die Decke der Mantelhöhle inzwischen arteriell gewordene Blut in das Atrium leitet. Mit dem Übertritt in den Ventrikel beginnt der Kreislauf von neuem. Das Nephridium erhält zum Exkretionsvorgang das Blut auf einem besonderen Weg aus den benachbarten Vasa efferentia der Decke der Mantelhöhle; nach Abgabe der Exkretstoffe sammelt es sich in ableitenden Gefäßen, die sich zu einem kurzen Venenstamm zusammenschließen, der nach Austritt aus dem Nephridium in die Vena pulmonalis vor ihrem Eintritt in den Herzvorhof mündet. Außerdem führt aber zum Nephridium noch eine Arterie aus dem allgemeinen Kreislauf, deren Blut das Organgewebe versorgt.

An den zur Wasseratmung besonders ausgebildeten Organen, wie vor allem den Kiemen der *Planorbidae* und *Ancylidae*, sowie den verbreiterten Fühlern der *Lymnaeidae* sind jeweils Gefäßbildungen zu erkennen, durch die der Gasaustausch stattfinden kann.

Abweichungen von dem geschilderten Blutkreislauf finden sich vor allem bei den Ancyliden mit ihrer reduzierten Mantelhöhle. Bei dem hier in Betracht kommenden *Ancylus lacustris* L. (Fig. 76) liegt das Herz erheblich vor der rechts gelegenen Kieme und erstreckt sich von der rechten Körperseite weit nach links, während sich bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. das Herz neben der links liegenden Kieme befindet. Bei beiden Arten gabelt sich die aus dem Ventrikel kommende Aorta nach einer längeren Strecke und hört dann plötzlich auf, so daß ihre beiden Äste sich unmittelbar in die Leibeshöhle ergießen. Bei diesen Schnecken liegen also die Eingeweide frei in einem Sinus. Aus ihm tritt das Blut durch zahlreiche unregelmäßig verteilte und verschieden starke Öffnungen in einen Sinus, der rings im Mantelrand verläuft, oder aber auch zunächst in die Lakunen des Fußes und von dort aus erst in den Circulus venosus des Mantelrandes. Auch die Lakunen der Kieme kommunizieren mit dem Sinus des Mantelrandes. Aus letzterem strömt das Blut in das auch die vom Nephridium kommende Vene aufnehmende Atrium, von wo es wieder in die Herzkammer gelangt.

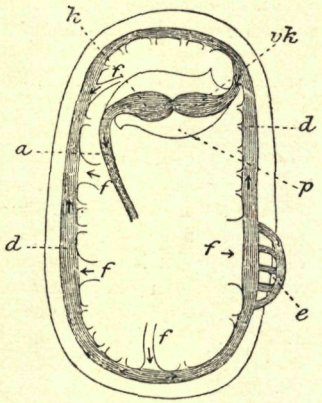


Fig. 76. *Ancylus lacustris* L. Kreislauf. k Herzkammer. vk Vorkammer. p Perikard. a Aorta. d Sinus des Mantelrandes. f venöse Sinus. e Gefäße der Kieme. Nach F. André und H. Simroth.

Das Blut enthält als geformte Elemente nur Amöbozyten und ist deshalb eine Hämolymphe. Die Amöbozyten sind 12 bis 15 µµ messende farblose Zellen, enthalten einen Kern und meist stark lichtbrechende oder gefärbte Granula. Sie haben eine lebhafte amöboide Bewegung; gegen Erschütterungen sind sie recht empfindlich und ziehen dann ihre Pseudopodien ein. Es ist daher anzunehmen, daß sie im kreisenden Blutstrom im allgemeinen keine Pseudopodien ausstrecken und dieses nur bei verlangsamter Bewegung tun, vor allem in den Lakunen. Die Funktion der Amöbozyten entspricht der bei anderen Tieren. Sie sind zur Phagozytose befähigt und bei der Exkretion von Bedeutung. Ferner sollen die Amöbozyten des Molluskenblutes nach L. Cuénot die Proteine des Blutes auf Kosten der vom Darm resorbierten Peptone bilden und außerdem bei der Speicherung von Reservestoffen (Fette und Eiweißsubstanzen) wichtig sein, die sie zu den Geweben bringen.

Die Bildung der Amöbozyten wurde an verschiedenen Stellen vermutet; doch hielten die Angaben hierüber einer Prüfung nicht stand. Ein bestimmter Bildungsort für Amöbozyten dürfte auch nicht vorhanden sein; wahrscheinlich vermehren sie sich in der Hämolymphe durch Teilung.

Wie allgemein bei den Mollusken ist das Blut der Basommatophoren

nicht gerinnbar. Zwar zeigt sich bereits bald nach der Entnahme des Blutes aus dem Körper ein leichter flockiger Niederschlag, der sich jedoch bei eingehender Prüfung als eine Schicht von Amöbozyten erweist, die miteinander verfilzt sind. Niemals finden sich Fibrinfäden. Bei der weichen und kontraktilen Leibeswand dieser Tiere schließen sich Wunden auch bei Fehlen eines Fibrinogens leicht durch Kontraktionen der umgebenden Muskulatur.

An gelösten Substanzen enthält das Blut der Basommatophoren reichlich Proteine, die die Farbe des Blutes bestimmen und respiratorisch wichtig sind. Das verbreitetste von ihnen ist das kupferhaltige Hämocyanin, das karbonisiert blaß, oxydiert jedoch blau erscheint; es ist bei den meisten Basommatophoren vertreten. Nach M. HENZE vermag 1 *g* Hämocyanin etwa 0.4 *ccm* Sauerstoff zu binden. Bei den Planorbiden ist dagegen an respiratorischen Proteinen das in bezug auf Bindungsvermögen von Sauerstoff wirkungsvollere Hämoglobin im Blut vorhanden, wodurch dieses rot gefärbt ist. Es ist stets in der Hämolymphe gelöst, nicht etwa an geformte Elemente gebunden. Leuchtend rot ist die Hämolymphe unter den im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden Arten bei den Gattungen *Planorbarius* Fror., *Planorbis* Müll. und *Bathyomphalus* Charp. Bei der Mehrzahl der kleineren Arten der Familie ist die Blutflüssigkeit teils erheblich heller rötlich, teils nahezu farblos, letzteres unter den einheimischen Vertretern vor allem bei der Gattung *Gyraulus* Charp. Dennoch ist bei allen untersuchten Planorbiden das Vorhandensein von Hämoglobin in der Hämolymphe festgestellt worden, so daß dieses als respiratorisches Protein allen Planorbiden als einzige Vertreter der Gastropoden zukommen dürfte; sicher aber fehlt denjenigen Arten mit Hämoglobin im Blut das Hämocyanin vollständig. Übrigens scheint die Intensität der Rotfärbung auch innerhalb der einzelnen Planorbidenarten nach dem jeweiligen Biotop gewissen Schwankungen unterworfen zu sein. Die in bezug auf den Hämoglobingehalt des Blutes am häufigsten untersuchte Art ist *Planorbarius corneus* L., die große Posthornschnecke. Nach J. LEITCH liegt die respiratorische Kapazität des Hämoglobins von *Planorbarius corneus* L. allerdings erheblich unter der der Wirbeltiere. Während 1 *g* Hämoglobin der Vertebraten 1.34 *ccm* Sauerstoff bindet, hält nach Berechnungen von G. QUAGLIARIELLO (in H. WINTERSTEIN, Handb. d. vgl. Physiologie, 1. Band) 1 *g* Hämoglobin bei *Planorbarius corneus* L. nur etwa 0.54 *ccm* Sauerstoff fest. Immerhin dürfte bei den lebhaften Planorbiden das Hämoglobin recht wirkungsvoll sein, um den Sauerstoffbedarf zu befriedigen.

Die Anwesenheit eines so wirkungsvollen Sauerstoffüberträgers wie Hämoglobin im Blut der Planorbiden macht auch die Atmung dieser Schnecken in hohem Maße vom Partialdruck des Sauerstoffes unabhängig, während das bei anderen wasserbewohnenden Basommatophoren durchaus nicht der Fall ist. Der Unterschied äußert sich in einer verschiedenen Sauerstoffabnahme in der Mantelhöhle beim untergetauchten Tier. Nach H. J. JORDAN konnte durch in gleichen Abschnitten erfolgten Prüfungen des Sauerstoffgehaltes der Mantelhöhle von Tieren der beiden Arten *Planorbarius corneus* L. und *Lymnaea stagnalis* L. festgestellt wer-

den, daß der O_2-Gehalt bei *Planorbarius corneus* L. 150 Minuten lang gleichmäßig absinkt, während bei *Lymnaea stagnalis* L. der O_2-Verbrauch in den ersten 60 Minuten hoch, nach 90 Minuten aber fast gleich Null ist (Fig. 77).

Außer den Proteinen kommen im Blute der Basommatophoren von organischen Stoffen noch Harnsäure und Harnsäureverbindungen vor; nach dem Vergleich mit anderen Weichtiergruppen ist auch die Anwesenheit von Zucker zu vermuten.

Neben den organischen Substanzen finden sich im Blut der Basommatophoren etwa 1% anorganische Stoffe, Salze oder Elektrolyte. Für

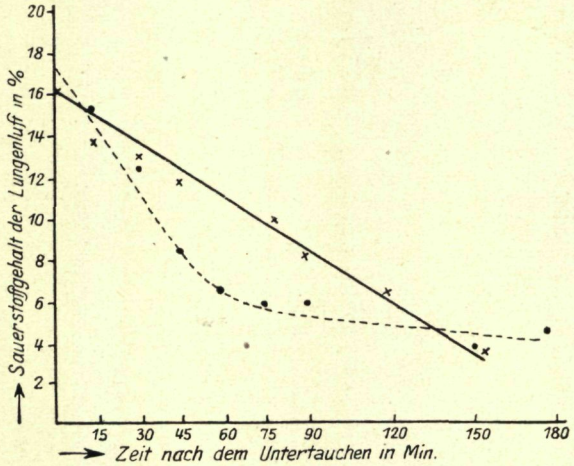


Fig. 77. *Lymnaea stagnalis* L. (- - - - -) und *Planorbarius corneus* L. (———). Abnahme des Sauerstoffgehaltes in der Mantelhöhle während des Aufenthaltes unter Wasser. — Nach H. J. JORDAN.

Lymnaea stagnalis L. bestimmte beispielsweise A. B. GRIFFITHS diesen Gehalt mit 1.204%.

Zu erwähnen ist außerdem noch, daß der Hautmuskelschlauch erst durch die Blutfüllung seine mechanischen Eigenschaften erhält und auch bestimmte Organe geschwellt und dadurch erst zur Funktion befähigt werden.

Exkretion. Der ausführende Strom beginnt bereits im Perikard. In den Herzbeutel ist der Nephroperikardialgang eingelassen, der vom Perikard fort in eine sackartige Erweiterung, das Nephridium (Emunktorium) (Fig. 78), führt. Bei den Basommatophoren ist, wie bei allen Euthyneuren, nur ein Nephridium vorhanden, das in rechtsgewundenen Tieren dem linken der bei den ursprünglichen Gastropoden paarigen Nephridien entspricht. Es kann verschiedenartig gestaltet sein und mündet bei den meisten Basommatophoren in der Mantelhöhle schlitzartig auf einer Papille; bei einigen Basommatophoren mit reduzierter Mantelhöhle, den *Ancylidae*, läuft der sackartige Teil des

Nephridiums in einen langen und engen Schlauch mit mehreren Windungen aus.

Der in das Perikard eingelassene Nephroperikardialgang ist bei den einzelnen Vertretern der Basommatophoren recht verschieden in seinem relativen Durchmesser; er ist verhältnismäßig weit bei den Lymnaeiden, enger bei den Planorbiden. Er ist bewimpert und weist bei manchen Basommatophoren (z. B. *Lymnaeidae*) einige in das Lumen vorspringende Falten auf. Am Herzbeutel erweitert er sich zu einem bewimperten Trichter, dem Nephrostom. Auch die Öffnung des Nephrostoms ist recht verschieden stark erweitert, bedeutend beispielsweise bei den Lymnaeiden, weniger stark bei den Planorbiden. Die Wimpern des Nephrostoms, ebenso wie die des Nephroperikardialganges, schlagen in Richtung auf das Nephridium. Dadurch wird bei den einzelnen Arten der Basommatophoren je nach der Gestalt und Weite von Nephrostom und Nephroperikardialgang eine durchaus verschiedene Saugwirkung des Nephrostoms hervorgerufen.

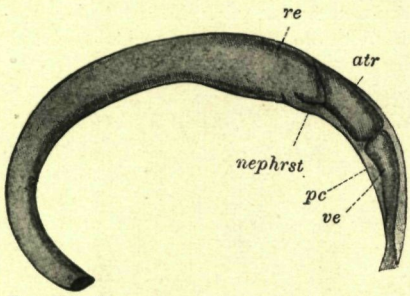


Fig. 78. *Planorbis carinatus* Müll. Schematische Darstellung des Nephroperikardialganges. atr Atrium. ve Ventrikel. pc Perikard. re Nephridium. nephrst Nephroperikardialgang mit Nephrostom. Vergr. — Nach G. Rolle.

Diese Saugwirkung ist für die exkretorische Tätigkeit des Perikardialepithels wichtig. Die Exkretion des Epithels erstreckt sich wohl über die gesamte Ausdehnung der Perikardialwände, findet jedoch mindestens bei den *Lymnaeidae* auf dem Atrium vermehrt statt. Es wurde bereits darauf hingewiesen (S. IX. b 332), daß bei diesen Tieren die Oberfläche der Vorkammer zottenartige Ausstülpungen aufweist, die in ihrem Bau an eine Perikardialdrüse erinnern, wodurch sicher die Exkretion erleichtert wird. Bei anderen Basommatophoren, wie vor allem bei den Planorbiden, fehlen solche Ausstülpungen aber durchaus. Als Abscheidungsprodukte des Perikardialepithels kommen außer Wasser wohl nur Kristalloide in Betracht. Das Epithel dürfte als semipermeable Membran funktionieren, so daß Kolloide nicht durchgelassen werden. Tatsächlich entsteht durch die Wimperbewegung des Nephrostoms und des Nephroperikardialganges ein ständiger Flüssigkeitsstrom, der aus dem Blut und wohl auch der umgebenden Gewebsflüssigkeit stammt und durch das Perikardialepithel gefiltert wird. Dieser Flüssigkeitsstrom aus dem Perikard ist bei den Basommatophoren klar und wahrscheinlich eiweißfrei.

Mit der Leistung der exkretorischen Funktion des Perikardialepithels dürfte vielleicht auch die Fähigkeit der wasserbewohnenden Basommatophoren zusammenhängen, gewisse Änderungen des Salzgehaltes des Wassers zu ertragen. Die Basommatophoren des Süßwassers haben wie alle Süßwassertiere in ihren Körpersäften einen osmotischen Druck aufrecht zu erhalten, der den des Außenmediums übersteigt. Bei einer Zu-

nahme der Salzkonzentration des Außenmediums versagen aber die osmoregulatorischen Einrichtungen meist bald. Erhebliche osmoregulatorische Fähigkeiten in bezug auf das Ertragen von Brackwasser kommt jedoch unter den Basommatophoren nun denjenigen Arten zu, bei denen die Exkretion des Perikardialepithels besonders leistungsfähig ist. Vielleicht wird bei diesen Schnecken eine mögliche Verlangsamung und Hemmung des Mineralstoffwechsels bei steigendem Salzgehalt des Wassers durch die größere Leistungsfähigkeit des Exkretionsapparates hinausgezögert; doch fehlen hierüber bisher einschlägige Untersuchungen. Unter den in Frage kommenden Familien der Basommatophoren sind es nun die *Lymnaeidae,* die in einzelnen Arten einen nicht unbeträchtlichen Salzgehalt des Wassers aushalten können. Bei ihnen entspricht der hohen exkretorischen Leistung des Perikardialepithels auch die Weite des Nephroperikardialganges und die stark trichterartige Erweiterung des Nephrostoms. G. ROLLE maß bei einem erwachsenen Exemplar von *Lymnaea stagnalis* L., das einen Durchmesser des Nephroperikardialganges an seiner Mündung in das Nephridium von 200 μ aufwies, eine perikardiale Öffnung des Nephrostoms von 420 μ. Bei den *Planorbidae,* die sich erfahrungsgemäß weniger in Brackwasser vorwagen und bei denen solche an eine Perikardialdrüse erinnernde Bildungen auf der Oberfläche des Atriums nicht vorhanden sind, ist der Nephroperikardialgang auch verhältnismäßig enger als bei den Lymnaeiden und im Nephrostom weniger stark erweitert. Die Bedeutung der Exkretion des Perikardialepithels bei den Basommatophoren geht auch daraus hervor, daß durchweg das Lumen des Nephroperikardialganges bei diesen Tieren erheblich weiter ist als bei den Stylommatophoren. So wird beispielsweise der mittlere Durchmesser des Nephroperikardialganges bei *Planorbis planorbis* L. (etwa 40 μ) bei den Stylommatophoren erst bei solch großen Tieren wie etwa der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.) erreicht.

Der Nephroperikardialgang leitet den Exkretionsstrom in das Nephridium hinein. Dieses weist sowohl in seiner Größe, Gestalt und Lage, wie auch in einer weiteren Differenzierung vielfache Unterschiede auf. In seiner einfachsten Form entspricht das Nephridium der Basommatophoren noch durchaus dem der verwandten *Cephalaspidea:* es ist ein im Mantel neben und vor dem Perikard gelegener Sack, im Innern mit einigen Falten versehen und vorn mit einer Papille in die Mantelhöhle ausmündend. Solche Verhältnisse finden sich bei den landbewohnenden Basommatophoren.

Bei den *Lymnaeidae* reicht das Nephridium einerseits fast bis zum Pneumostom, anderseits fast bis zur linken Wand der Mantelhöhle. Der Hinterrand läuft in zwei durch lockeres Bindegewebe verbundene Zipfel aus. Das Nephridium verjüngt sich allmählich in Richtung auf das Pneumostom und endigt kurz vorher auf einer Papille. Von dieser in Richtung auf das Pneumostom verlaufen 2 feine Falten, die wahrscheinlich die Exkrete weiterleiten. Nach T. BEHME ist bei *Lymnaea stagnalis* L. das Nephridium 2 *cm* lang und mündet ungefähr 2 *mm* vor dem Pneumostom; diese Verhältnisse entsprechen etwa den Maßen

bei einem normal ausgewachsenen Exemplar aus dem Süßwasser. Das Nephridium bei den *Physidae* entspricht dem der Lymnaeiden; nur ist natürlich entsprechend der Linkswindung der Schale seine äußere Öffnung links gelegen.

Die Wandung des Nephridiums weist bei den Basommatophoren innen Falten auf, die in das Lumen des Nephridiums hineinragen. Dadurch wird eine meist erhebliche Vergrößerung der Oberfläche im Innern des Nephridiums erreicht. Seine Wände sind durch Bindegewebe gestützt und reichlich mit Lakunen durchsetzt, die von Blut durchströmt werden. Innen ist das Nephridium mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, das auch die Falten überdeckt und die exkretorische Tätigkeit des Nephridiums leistet. Die Zellen des exkretorischen Epithels nehmen an ihrer Basis die auszuscheidenden Stoffwechselprodukte aus dem vorbeiströmenden Blut auf und geben sie später in das Lumen des Nephridiums ab. Neben gelösten können die Zellen des Epithels des Nephridiums bei den Basommatophoren wohl sicher auch geformte Stoffe aufnehmen. Diese Zellen (Fig. 79) sind im allgemeinen zylindrisch gestaltet und enthalten in ihrem grobkörnigen Protoplasma einen in der basalwärts befindlichen Hälfte der Zelle gelagerten Kern, über dem die aufgenommenen Exkretstoffe in Form von Konkrementen in Verbindung mit mehr oder weniger umfangreichen Vakuolen aufgespeichert werden, wahrscheinlich durch chemische Bindung der aufgenommenen Substanzen an Eiweißstoffe der Zelle. Die Konkremente in den Zellen sind zuerst winzige Körnchen, die sich dann aber durch konzentrische Anlagerung vergrößern. Nach T. BEHME haben bei *Lymnaea stagnalis* L. die Konkremente einen Durchmesser von 0,024 *mm*, bei einer *Radix*-Art (wohl *Radix neglecta* C. Bttg.) einen solchen von 0,050 *mm*, bei *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. von 0,010 bis 0,015 *mm* und bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. von 0,009 *mm*. Nach Speicherung in den Epithelzellen werden die Abfallprodukte durch merokrine Exkretion in das Lumen des Nephridiums abgegeben, also nur ein Teil der Zelle mit den Exkretstoffen abgestoßen. Die Exkrete werden mit der das Nephridium durchströmenden Flüssigkeit weitergeleitet und gelangen entsprechend der Intensität des Stoffwechsels meist periodisch nach außen, und zwar durch die wohl stets mit einem Ringmuskel versehene Öffnung des Nephridiums. Chemisch bestehen die Exkrete der Basommatophoren, wie auch die von anderen Gastropoden, aus Harnsäure.



Fig. 79. *Planorbis carinatus* Müll. Epithel des Nephridiums. Vergr. Nach G. ROLLE.

Die Farbe des Nephridiums kann bei den wasserbewohnenden Arten je nach dem Wasser verschieden sein, in dem die Tiere leben. In klarem Wasser ist beispielsweise das Nephridium von *Lymnaea stagnalis* L. gelblich, schwankt aber bis schwarzbraun, was bereits T. BEHME festgestellt hat.

Das im Nephridium von den Exkretstoffen befreite Blut ist arteriell; es stammt aus den benachbarten Vasa efferentia der der Respiration dienenden Decke der Mantelhöhle (vgl. S. IX. b 334). Das das Gewebe

des Exkretionsorgans versorgende Blut aus dem allgemeinen Körperkreislauf nimmt nicht an dem Exkretionsvorgang teil.

Bei den Basommatophoren läßt sich mit zunehmender Verjüngung des Nephridiums in Richtung auf seine Öffnung nach außen die Tendenz beobachten, die exkretorische Tätigkeit des auskleidenden Epithels im letzten Teil des Nephridiums zurücktreten zu lassen, wobei die Zellen flacher werden und keine Vakuolen und Konkremente mehr aufweisen, so daß die Exkretion auf die inneren Teile des Nephridiums verlegt wird, und der letzte Teil, in dem aber die Falten erhalten bleiben, nur noch als Ureter zur Ableitung der Exkrete dient. Schon bei den Physiden und Lymnaeiden ist das der Fall.

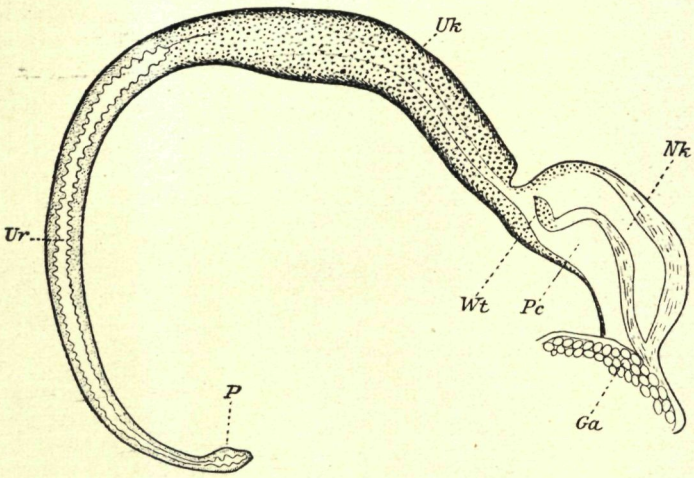


Fig. 80. Vertreter der *Planorbidae*. Längsschnitt durch das Nephridium. Ga Eiweißdrüse. Pc Perikard. Wt Nephroperikardialgang. Nk blasig erweiterter (hinterer) Abschnitt des Nephridiums. Uk mittlerer Abschnitt des Nephridiums (Urinkammer) Ur vorderer Abschnitt des Nephridiums (Ureter). P Papille. Vergr. Nach O. BUCHNER.

Noch weiter spezialisiert ist innerhalb der Basommatophoren das Nephridium der *Planorbidae*. Schon äußerlich fällt es durch seine meist schlauchartige Gestalt auf, die mit der bei vielen Arten zu beobachtenden erheblichen Verlängerung der Mantelhöhle in Zusammenhang zu bringen ist; vor allem bei den Arten der Gattung *Anisus* Stud. ist das der Fall. Sein Bau ist vor allem von O. BUCHNER untersucht worden. Er konnte 3 Abschnitte am Planorbidennephridium unterscheiden (Fig. 80). Am Perikard liegt ein blasig erweiterter Teil des Nephridiums, der das Perikard noch umfaßt und bis an die Eiweißdrüse reicht. Dieser Teil des Nephridiums greift auch auf den Nephroperikardialgang über, der in ihn erst kurz vor dem Übergang in den folgenden Teil des Nephridiums mündet. Die beiden oberen Abschnitte des Nephridiums sind durch einen Knick voneinander abgesetzt, aber durch eine

enge Spalte miteinander verbunden. Die Oberfläche im zweiten Teil des Nephridiums ist durch reichliche Bildung von Falten wesentlich vergrößert, so daß das Lumen fast verschwindet; eine starke Ausbildung exkretorischen Epithels zeigt an, daß in diesem Abschnitt die Exkretion stattfindet. In dem blasig erweiterten ersten Teil des Nephridiums dringt das exkretorische Epithel über die verbindende Spalte nur wenig ein; auch die Faltenbildungen verlieren sich bald. Die Zellen des Epithels der Blase sind kleiner und wesentlich niedriger, haben auch einen nahezu homogenen Inhalt. Der exkretorisch tätige zweite Abschnitt des Nephridiums der Planorbiden ist meist schlauchartig gestreckt, mit keilförmig vorspringenden Seitenwänden, wodurch er im Querschnitt dreieckig erscheint. Dieser Teil geht ohne Absatz in den dritten, ebenfalls schlauchartigen Abschnitt des Nephridiums über, der die Exkrete nach außen leitet; das Innere des dritten Abschnittes weist wohl noch Faltenbildungen auf; jedoch setzt sich in ihm das exkretorische Epithel des zweiten Abschnittes nicht fort, wird vielmehr durch ein Epithel aus kleineren mit Wimpern versehenen Zellen ersetzt. Die Wimpern schlagen in Richtung auf die nach außen führende Öffnung des Nephridiums, die in einer sich gegen die Mantelhöhle scharf absetzenden Papille mündet; letztere liegt nahe dem Pneumostom, ist beispielsweise bei *Planorbarius corneus* L. deutlich hinter dem Mantelwulst unter der Manteldecke zu sehen (Fig. 75). Somit ist sicher, daß der zweite Abschnitt des Planorbidennephridiums exkretorisch tätig ist und der letzte Abschnitt als Ureter dient. Die Konkremente der Planorbiden sind nach T. BEHME mehr oder weniger rund und haben bei *Planorbarius corneus* L. einen Durchmesser von 0,018 *mm*, bei *Planorbis planorbis* L. einen solchen von 0,020 *mm* und bei *Anisus* (*Anisus*) *leucostomus* Mill. von 0,012 *mm*; sie entsprechen somit in ihrem Größenverhältnis durchaus nicht den Größen der Tiere. Da Konkremente nicht stets im Ureter anzutreffen sind, ist zu vermuten, daß die Entleerung in Abständen stattfindet. Das Bindegewebe im Verlauf des zweiten und letzten Abschnittes ist reichlich mit Kalkkonkretionen und nicht unbeträchtlich mit Pigment versehen; auf den blasigen Teil des Nephridiums erstreckt sich diese Art von Bindegewebe nur so weit, als exkretorisch tätige Zellen vorhanden sind. Die Funktion des ersten blasigen Teils des Nephridiums der Planorbiden ist unbekannt. Vielleicht diffundiert durch sein Epithel Wasser, das, durch die Wimperung des Ureters angesogen, das langgestreckte Nephridium durchspült, da der Nephroperikardialgang weniger wirksam ist als beispielsweise bei den Lymnaeiden. Eine osmoregulatorische Bedeutung ist wohl weniger zu vermuten.

Eine weitere Abänderung des Nephridiums findet sich bei den bisher untersuchten Ancyliden. Sowohl bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. als auch bei *Ancylus lacustris* L. (Fig. 81) schließt sich an den sackartigen Teil des Nephridiums ein langer, enger, in vier Schenkel gewundener Schlauch, dessen Windungen jedoch bei den einzelnen Arten verschieden angeordnet sind. Dieser schlauchartige Abschnitt ist nicht scharf von dem sackartigen Teil abgesetzt und kann auch nicht in seiner ganzen Länge als Ureter angesprochen werden. Auf mehr als eine Schenkellänge, vom sackartigen Teil des Nephridiums an

gerechnet, enthält er wie dieser exkretorisch tätiges Epithel und Faltenbildungen, wie sie für die übrigen Basommatophoren beschrieben wurden. Erst der anschließende Teil bis zur Mündung des Nephridiums nach außen ist der stark verlängerte Ureter, der sich wie auch bei anderen Basommatophoren äußerlich nicht von dem Teil mit exkretorisch tätigem Epithel absetzt. Der Ureter trägt ein gleichmäßiges Flimmerepithel.

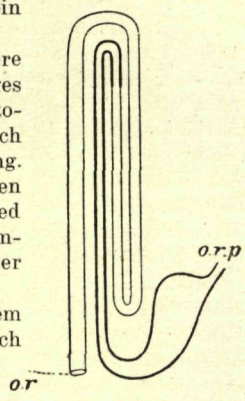


Fig. 81. *Ancylus lacustris* L. Nephridium. Die starken Striche bedeuten den exkretorischen Anteil. o.r. äußerer Porus des Nephridiums. o.r.p. Nephroperikardialgang. Vergr. — Nach E. ANDRÉ.

In bezug auf den Wasserhaushalt der Tiere haben die unterhalb des Nephroperikardialganges befindlichen Teile der Nephridien der Basommatophoren in den meisten Fällen wahrscheinlich keine oder doch nur untergeordnete Bedeutung. Auch osmoregulatorische Fähigkeiten kommen ihnen anscheinend nicht zu. Einen Unterschied in der relativen Größe der Nephridien von Lymnaeiden aus Süßwasser und aus Brackwasser konnte ich nicht feststellen.

Außer durch den Exkretionsvorgang in dem Nephridium können Stoffwechselüberreste noch in anderen Teilen des Organismus durch Speicherung unschädlich gemacht werden. Hierfür kommen im Bedarfsfall die Leydigschen Zellen im Bindegewebe (vgl. S. IX. b 312) in Betracht; auch die Mitteldarmsäcke können unter Umständen schädliche Stoffe speichern (vgl. S. IX. b 312 bis 313). Ferner machen sich Stoffwechselendprodukte, die in Zellen des Bindegewebes und des Epithels vieler Organe oder Körperteile abgelagert werden, als Färbung bemerkbar. So sieht beispielsweise E. ANDRÉ den schwarzen Farbstoff der Lymnaeiden, der in die Gruppe eisenhaltiger Melanine gehört, als sogenanntes Abbaupigment an.

Sekretion. Die Bildung der normalen Schale erfolgt vom Sekretbereich des Mantelrandes aus. Das übrige Epithel des Mantels und des Eingeweidesackes ist zwar auch in der Lage, Kalkmassen abzusondern, deren Aufbau sich aber von der normalen Schalenskulptur unterscheidet. Man findet solche Bildungen in Schalenregeneraten (siehe S. IX. b 427—428).

Von der Schale wird zuerst das organische Periostrakum gebildet. Es entsteht an einer besonderen Stelle des Mantelrandes, der Mantelrinne. Das Epithel des Eingeweidesackes geht nämlich in Richtung auf die Schalenmündung am Mantelrand von hinten nach vorn zunächst in ein Drüsenpolster über, dessen lange Zellen an ihrem inneren Ende bauchig erweitert sind und modifizierte Epidermiszellen darstellen; sie enthalten oft gelbe Granulationen aus Guanin, die jedoch mit der Schalenbildung nicht zusammenhängen. Unmittelbar vor diesem Polster ist das Epithel zu einer tiefen, beim zurückgezogenen Tier schräg nach innen und hinten verlaufenden Rinne, der Mantelrinne, eingesenkt. Ihre Wände werden von einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet. Nach vorn schließt sich an die Mantelrinne ein gewöhnliches Zylinder-

epithel mit normalen Hautdrüsenzellen an, welch letztere der dahinterliegenden Zone fehlen; es hat an der Schalenbildung keinen Anteil mehr.

Beim Wachstum der Schale wird die Mantelrinne über den freien Schalenrand gestülpt, so daß dieser vom Mantelrand eingesäumt ist. Dann wird das als Kutikularbildung der Zellen der Mantelrinne gebildete Periostrakum angebaut, das aus einem von diesen Zellen abgesonderten kolloidalen Sekret erstarrt. An den jüngsten Stellen des frisch gebildeten Periostrakums läßt sich mitunter noch eine polygonale Felderung des Häutchens wahrnehmen, so daß das Sekret der einzelnen Zellen erkennbar ist. Die bleibende Skulptur des Periostrakums, auch Haarbildungen und dergleichen, sind mit der Oberflächenform der Wände der Mantelrinne in Verbindung zu bringen, wobei beispielsweise die Haare durch Vertiefungen in deren Vorderwand entstehen. Wird eine beim Schalenbau überraschte Schnecke berührt, so zieht sie sich in die Schale zurück, so daß am Schalenrand das Periostrakum als dünnes Häutchen erkennbar ist.

An das dünne, durchscheinende Periostrakum werden dann innen Kalkschichten angelagert, und zwar derart, daß eine etwaige innere Skulptur des Periostrakums von den Kalkschichten plastisch wiedergegeben wird. Bei der Schalenbildung hängt es also von der Innenseite des Periostrakums ab, ob die Skulptur der Schneckenschale allein auf das später oft verloren gehende Periostrakum beschränkt bleibt oder auch auf die Kalkschichten übergreift. Diese letzteren entstehen aus kolloidalen Abscheidungen des Mantelrandes, vor allem des Drüsenpolsters. Infolge der Verbindung des Periostrakums mit der Mantelrinne kann an seine Innenfläche kein Wasser von außen herankommen, was für die Kalkausscheidung von Bedeutung ist. Aus den kolloidalen Sekreten werden die Kalkschichten durch Kristallisation nach physikalisch-chemischen Gesetzen gebildet. Die Kalkschichten bestehen hauptsächlich aus Aragonit, einer der Modifikationen des Kalziumkarbonates, die Glieder einer Reihe darstellen und gesetzmäßig auseinander entstehen; für die schließliche Zusammensetzung ist daher die Annahme einer Beeinflussung durch Lösungsgenossen wahrscheinlich. Die Kalkabscheidung erfolgt derart, daß sich zuerst Sphärite bilden, die sich zu kristallischen Kalkfibrillen zusammenschließen. Diese greifen ineinander und ordnen sich weiterhin zu Platten an, aus denen die Schalenschichten derart zusammengesetzt sind, daß in zwei übereinanderliegenden Platten die Richtungen der Kalkfibrillen sich ungefähr senkrecht kreuzen. Die Platten der äußersten Schicht verlaufen dabei senkrecht zu den Zuwachsstreifen; weiter nach innen stehen dann die Richtungen der Platten zweier aufeinanderfolgender Schichten jeweils annähernd senkrecht aufeinander. Je nachdem, ob diese Schichten auf Schliffen senkrecht oder parallel zu dem Zuwachsstreifen betrachtet werden, weisen sie daher ein wechselndes Muster auf, entweder eine „Palisadenstruktur“ (die Schmalseiten der Platten) oder eine „Gitterstruktur“ (die Flächen der Platten mit den durchsichtigen, sich kreuzenden Kalkfibrillen übereinanderliegender Platten). Daß dieser Unterschied im Aussehen nicht etwa verschiedene Bauelemente anzeigt, wie früher angenommen wurde, sondern auf die Schnittrichtung zurückzuführen ist, in der die Schichten getroffen sind, läßt sich leicht dadurch dartun, daß

ein auf dem ersten senkrechter Schnitt das gleiche Bild in umgekehrter Reihenfolge zeigt. Die Schichten sind nicht unabhängig voneinander; vielmehr setzen sich die Kalkfibrillen einer Schicht unter entsprechender Drehung in der anderen Schicht fort. Eine erhebliche Festigkeit der Schale wird dadurch erreicht.

Wenn das Schalenwachstum der Schnecke abgeschlossen ist, bleibt die Mantelrinne erhalten; ihr Epithel und das Drüsenpolster gehen jedoch zurück, flachen sich ab und unterscheiden sich beim alten Tier kaum von dem Epithel der Nachbarschaft.

Die Regelung des Kalkstoffwechsels ist, wie bei allen mit einer Kalkschale ausgestatteten Tieren, von besonderer Wichtigkeit. Im allgemeinen wird der Kalk mit der Nahrung aufgenommen, deren Kalkgehalt, soweit es sich um Pflanzenkost handelt, bis zu einem gewissen Grad von dem des Bodens abhängig ist. Daneben scheint aber auch anorganischer Kalk aufgenommen, gelöst und resorbiert zu werden; ferner dürfte eine Auswertung der im Wasser gelösten Kalksalze stattfinden. Befriedigt also der mit der Nahrung gewonnene Kalk nicht das Bedürfnis nach diesem Stoff, so fressen die Tiere kalkreichen Schlamm und ebensolche Erde oder sie benagen kalkhaltige Gegenstände, wie vor allem Kalkschalen anderer Lebewesen, auch von Artgenossen; besonders im Frühjahr ist das zu beobachten, wenn die Tiere nach der winterlichen Ruhepause in lebhaftem Schalenbau begriffen sind. Mit dem Abweiden eines etwa auf der Schale vorhandenen Algenbewuchses ist die gerade zu dieser Jahreszeit häufige Erscheinung allein wohl nicht zu erklären. Steht Kalkstein zur Verfügung, so wird auch dieser angegriffen. Der Kalk wird bei den Basommatophoren im Bindegewebe des Körpers gespeichert, wo sowohl die dort vorhandenen sternförmig verästelten Zellen als auch die blasigen Leydigschen Zellen (vgl. S. IX. b 312) zeitweise erhebliche Mengen von Kalkeinschlüssen, meist von sphärolithartiger Gestalt, enthalten. Eine Speicherung von phosphorsaurem Kalk in den Mitteldarmsäcken, wie er bei verschiedenen Schneckengruppen, auch den verwandten Stylommatophoren, vorkommt, konnte bei den Basommatophoren nicht festgestellt werden. Außer dem Kalkvorrat im Bindegewebe werden aber bei manchen Ellobiiden die inneren Teile der oberen Schalenwindungen später wieder resorbiert und das Material wohl zum weiteren Schalenbau ausgewertet.

Die Ansammlung des Kalkes im Bindegewebe stellt sicher einen gespeicherten Vorrat dar, von dem der Körper beim Schalenbau zehrt, wenn größere Kalkmengen nötig sind. Die Ablagerung des Kalkes und seine erneute Lösung und Heranführung an die Stelle des Schalenbaues hängt zweifellos mit der wechselnden Zusammensetzung der Körperflüssigkeit zusammen und erfolgt entsprechend einem sich ständig erneuernden Konzentrationsgefälle. Näheres hierüber bleibt zu untersuchen.

Die Sekretion von Schleim erfolgt bei den Basommatophoren durch Drüsenzellen im Integument. Sie sind meist in die Cutis mit flaschenförmiger bis langgestreckter Gestalt tief eingesenkt und liegen somit mit ihrem größten Teil subepithelial, münden aber zwischen den Epithelzellen auf der Hautoberfläche; ihr Kern befindet sich basalwärts in einem plasmatischen Wandbelag, während das Innere der Drüsenzelle völlig durch Sekret ausgefüllt ist. Neben den Schleimdrüsen-

zellen sind noch Kalkdrüsenzellen, Eiweißdrüsenzellen und vielleicht auch Pigmentdrüsenzellen in der Haut der Basommatophoren zu unterscheiden. Trotz der übereinstimmenden Merkmale in der Ausstattung der Haut der Basommatophoren mit Drüsenzellen zeigen die einzelnen Arten gewisse Besonderheiten in der Gestaltung, Häufigkeit und Anordnung der Drüsenzellen.

Die Schleimdrüsenzellen sind am zahlreichsten; sie finden sich an allen freien Körperstellen; doch ist mit Ausnahme auf der Kriechsohle ihre Zahl allgemein geringer als bei den Stylommatophoren. Nach ihrer Gestalt lassen sich 2 Haupttypen unterscheiden, die man am besten nach ihrem häufigsten Vorkommen als Mantelschleimzellen und Sohlenschleimzellen bezeichnet. Die Mantelschleimzellen sind im allgemeinen von flaschenförmiger Gestalt, während die Sohlenschleimzellen in verschieden starkem Maße langgestreckt sind. Ihre Differenzierung ist besonders bei den Planorbiden auffällig. Die Mantelschleimzellen kommen hauptsächlich am Mantelrand, in der Rückenhaut und an den Rändern des Fußes vor, fehlen jedoch der Sohle nicht vollkommen. Die Sohlenschleimzellen finden sich vor allem in der Sohle, am zahlreichsten in ihrem Vorderteil, wo sie meist in dichten Gruppen zusammenliegen, ohne jedoch ihren selbständigen Ausführungsgang zu verlieren; an anderen Körperstellen trifft man Sohlenschleimzellen nur vereinzelt. Das Sekret der Schleimdrüsenzellen, der Schleim, ist eine zähe Substanz, wasserhell bis trübe und anscheinend bei keiner Basommatophorenart besonders gefärbt. Bei dem von W. E. COLLINGE für einige Lymnaeidenarten beschriebenen gefärbten Sekret handelt es sich zweifellos um Hämocyanin der Blutflüssigkeit, das durch die verletzte Haut der Tiere ins Wasser gelangt war; schon kurze Zeit danach hat J. W. WILLIAMS diese Zusamenhänge erkannt. Der Schleim ist nicht hygroskopisch, vermag aber in Wasser sehr stark zu quellen. Seiner Zusammensetzung nach besteht der Schleim aus Mucin. Ob bei den Basommatophoren ein Unterschied in der chemischen Zusammensetzung des Schleims der flaschenförmigen Mantelschleimdrüsen und der langggestreckten Sohlenschleimdrüsen vorhanden ist, ist nicht bekannt. Es ist zu vermuten, daß das Sekret der Schleimdrüsenzellen, wie bei anderen euthyneuren Gastropoden, unmittelbar nach seiner Entleerung in der Grundmasse kleine Körperchen enthält, die rasch aufquellen, platzen und dann die einheitliche schleimige Masse bilden.

Für das Tier ist der Schleim von großer Bedeutung; er setzt die Reibung zwischen der Körperhaut und harten Gegenständen herab, erleichtert somit die Bewegungen in der Schale und ist vor allem für die Fortbewegung wichtig. Keine Schnecke vermag ohne ein Schleimband zwischen Sohle und Unterlage zu kriechen (vgl. S. IX. b 282); dieses Schleimband klebt an der Unterlage, nicht aber an der Schneckensohle. Auch auf Reize der verschiedensten Art erfolgt reflektorisch eine Schleimabsonderung, die dazu bestimmt ist, die Reizwirkung unschädlich zu machen. Für die landbewohnenden Arten ist der Schleim ferner ein wirksamer Trockenschutz.

Die Kalkdrüsenzellen sind spärlich vorhanden, finden sich am ehesten am Mantelwulst, doch vereinzelt auch in den Rückenteilen des Schneckenkörpers, fehlen aber stets in der Sohle. In ihnen ist der Kalk

in Form von Sphäriten in einer acidophilen, feinkörnigen, organischen Grundsubstanz auskristallisiert; bei der Sekretion werden Grundsubstanz und Kalk ausgeschieden. Aus diesen Drüsenzellen stammt wohl der Kalk, den manche Planorbiden in ihre beim Austrocknen der Gewässer gebildeten Schalenverschlüsse einlagern (vgl. S. IX. b 442). In welchem Ausmaß Kalkdrüsenzellen bei den verschiedenen Basommatophoren vorhanden sind, bedarf noch der Untersuchung.

Die Eiweißdrüsenzellen finden sich bei den Basommatophoren vor allem in der Sohle, wo sie bei den schalentragenden Arten der verwandten Stylommatophoren vollständig fehlen, dann auch am unteren Seitenrand des Fußes und am Mantelrand. Ihr sehr feingekörntes Sekret

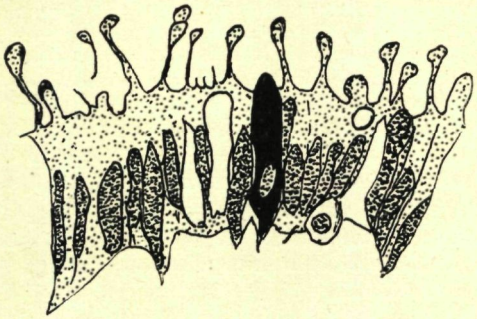


Fig. 82. *Planorbarius corneus* L. Seitenepithel des hinteren Fußrückens mit blasenförmiger Sekretion. Vergr. 1566 : 1. — Nach A. Herfs.

reagiert acidophil. Da bei den Basommatophoren die Schnecke beim Zurückziehen in die Schale diese durch die Sohle abschließt, in letzterer aber die Eiweißdrüsenzellen besonders zahlreich sind, kommt ihnen anscheinend eine Wehrfunktion zu. Bei den Stylommatophoren mit wohl ausgebildeter Schale, in deren Sohle Eiweißdrüsen völlig fehlen, schließt die zurückgezogene Schnecke die Schalenöffnung durch den Mantelwulst ab; nur bei gewissen Nacktschnecken (z. B. *Arion*) und solchen Arten, die sich nicht vollständig in ihre Schale zurückziehen können (z. B. *Daudebardia*), treten bei den Stylommatophoren mitunter ebenfalls Eiweißdrüsenzellen in der Sohle auf. Andererseits finden sich unter den Basommatophoren nach den Untersuchungen von M. Rotarides bei *Ancylus lacustris* L. in der Sohle Eiweißdrüsenzellen ziemlich selten und treten meist an den Seitenrändern des Fußes auf; das wird mit der Lebensweise des Tieres und dem Verhalten der Ancyliden im Zusammenhang stehen, sich fest auf die Unterlage zu heften und bei Beunruhigung nicht loszulassen, wie das die meisten Basommatophoren tun.

A. Herfs hat außerdem bei *Lymnaea stagnalis* L. und *Planorbarius corneus* L. kleine einzellige subepitheliale Hautdrüsen von gelber Eigenfarbe gefunden, die vielleicht als Pigmentdrüsenzellen anzusprechen sind.

Weiterhin kommt bei den Basommatophoren eine blasenförmige Sekretion auf der Haut vor, die A. Herfs 1922 erstmals

für wasserbewohnende Basommatophoren und in geringerer Entwicklung auch für einige Stylommatophoren beschreiben konnte, nachdem sie für Mollusken vorher nur am Epithel der Außenseite der Mundlappen der Muschel *Anodonta cygnea* L. bekannt war. Bei der blasenförmigen Sekretion wird zunächst die Kutikula zurückgebildet und das Epithel wölbt sich unregelmäßig auf (Fig. 82). Die distalen Enden dieser Aufwölbung schnüren sich blasenförmig ab und platzen, wobei sie ihren Inhalt an Schleim nach außen ergießen. Diese Art der Sekretion findet sich bei den Basommatophoren häufig an der ganzen Oberseite des Fußes und am Mantelrand, fehlt aber auf der Fußsohle.

Die Drüsenzellen sind in den einzelnen Abschnitten des Integumentes in recht verschiedener Anzahl vorhanden. An einigen Körperstellen häufen sie sich derart, daß sie zu größeren, scharf umgrenzten Drüsenkomplexen zusammentreten, den mehrzelligen Hautdrüsen. Von diesen ist vor allem die Fußdrüse zu nennen, die bei den Basommatophoren im vorderen Teil des Fußes als eine scharf umgrenzte Drüsenansammlung liegt (Fig. 83). Ihr Sekret ergießt sich in eine flache Vertiefung, die oberhalb des Sohlenrandes zwischen ihm und dem Mund gebildet wird; es ist beim Kriechen des Tieres von Bedeutung (vgl. S. IX. b 282).

Bei den primitiven Basommatophoren ist ferner gelegentlich eine besondere Manteldrüse entwickelt, die gewöhnlich links im Mantelrand gelegen ist. Für *Alexia myosotis* Drap. ist eine solche durch P. PELSENEER beschrieben worden.

Über innere Sekretion liegen für Basommatophoren keine Untersuchungen vor. Von aglandulären Gewebshormonen will L. HABERLANDT aber ein Hormon der Herzbewegung bei anderen euthyneuren Gastropoden, bei Anaspideen (*Aplysia depilans* L., *Aplysia punctata* Cuv. und *Aplysia limacina* Blochm.) und Stylommatophoren (*Helix pomatia* L.) festgestellt haben. Durch wässerige oder alkalische Herzextrakte konnte er aus dem Weichtierkörper herauspräparierte und in Ringerlösung bei Luftabschluß aufbewahrte Herzen von *Aplysia* und *Helix*, die zu schlagen aufgehört hatten, von neuem zu rhythmischen Kontraktionen veranlassen. Nachdem die Funktion des Molluskenherzens durch die Untersuchungen E. v. SKRAMLIKs geklärt werden konnte (vgl. S. IX. b 332—333), sind die Beobachtungen L. HABERLANDTs wohl so zu verstehen, daß die sich bei der Herztätigkeit bildenden Stoffwechselprodukte das Erwachen der Befähigung des Herzens zum automatischen Arbeiten erleichtern, vergleichbar mit dem Einfluß gewisser Gifte auf die Herztätigkeit. Da die Beobachtungen an Anaspideen und an Stylommatophoren gemacht worden sind, werden sich die Basommatophoren wohl nicht anders verhalten.

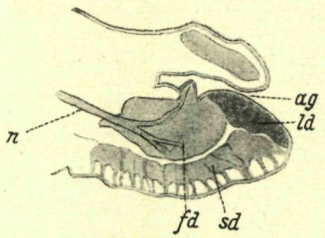


Fig. 83. *Planorbarius corneus* L. Längsschnitt durch die Fußdrüse. fd Fußdrüse. ag Ausführgang. ld Schleimdrüsenzellen an der vorderen Fußkante. sd Sohlenschleimzellen. n Nerv. Vergrößert. Nach P. A. SARASIN.

Von glandulären Gewebshormonen (Drüsenhormonen) ist für die Basommatophoren vielleicht ein solches der Gonade zu erwarten, das auf den übrigen Geschlechtsapparat einwirkt und vielleicht bei manchen Arten einen gewissen zeitlichen Rhythmus veranlassen kann. Allerdings ist bei der häufig vorkommenden parasitären Kastration von Basommatophoren ein Einfluß auf die äußere Gestalt der Geschlechtsorgane nicht zu bemerken.

Was die Einwirkung fremder Hormone auf Basommatophoren anbelangt, so sind einige Versuche mit Wirbeltierhormonen ausgeführt worden. M. A. VAN HERWERDEN konnte bei Verfütterung von kleinen Mengen Nebennierenrinde des Rindes an die Lymnaeiden *Radix limosa* L. (= *ovata* Drap.) und *Lymnaea stagnalis* L. eine Förderung des Wachstums der Schnecken beobachten. Ferner erreichte O. V. HYKEŠ durch Adrenalin bei jungen Tieren der Art *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. eine Änderung der Herzfrequenz, und zwar bei hohen Konzentrationen (1 : 10 000) eine Verlangsamung, bei schwächeren Konzentrationen (noch bei 1 : 10 000 000) aber eine Steigerung. Ein Zusatz von Thyroxin zum Wasser der Zuchten von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. hatte nach den Versuchen von O. V. HYKEŠ im allgemeinen keinen fördernden Einfluß auf die Entwicklung der Embryonen; zwar wiesen die Embryonen während der ersten Tage ein stärkeres Wachstum als die Vergleichsbrut ohne Thyroxin auf, blieben jedoch bald gegenüber diesen an Größe zurück, waren auch beim Schlüpfen kleiner und zeigten oft allerhand Deformationen (Schalenmißbildungen, rudimentärer Fuß, verlängerter Kopf, Fühleranomalien). Weiterhin hat V. DUŠKOVÁ an der Lymnaeide *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. festgestellt, daß ein Zusatz einer wässerigen Lösung von Schilddrüsenhormon zum Wasser des Behälters den Sauerstoffverbrauch der Schnecke steigert.

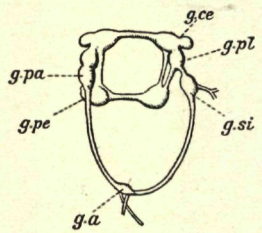


Fig. 84. *Otina otis* Turt. Nervensystem.
g.ce rechtes Cerebralganglion.
g.pe linkes Pedalganglion.
g.pl rechtes Pleuralganglion.
g.si rechtes Parietalganglion (Supraintestinalganglion).
g.pa linkes Parietalganglion.
g.a Visceralganglion.
Vergr. — Nach P. PELSENEER.

Nervensystem und Sinnesleben Das Nervensystem der Basommatophoren ist das euthyneurer Gastropoden, d. h. die Tiere haben eine ungekreuzte Visceralkette; nur bei vereinzelten Formen, die aber in dem zu behandelnden Gebiet nicht vertreten sind, weist sie noch eine wenig ausgebildete Chiastoneurie (Streptoneurie) auf (*Chilina*). Bei den höheren Basomatophoren ist die Visceralkette meist erheblich verkürzt.

Die Ganglienmasse des Nervensystems ist hauptsächlich im sogenannten Schlundring konzentriert (Fig. 84, 85). Bei primitiven Basommatophoren, z. B. den *Ellobiidae* und den *Otinidae*, umgibt der Schlundring den vorderen Teil des Pharynx. Bei den höher entwickelten

Basommatophoren, den *Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae* und *Ancylidae,* liegt der Schlundring hinter dem Pharynx, so daß der Ösophagus mit den Ausführungsgängen der Pharyngealdrüsen durch ihn hindurchtritt; entsprechend den verschiedenen Kontraktionszuständen des Schnekkenkopfes kann der Schlundring aber seine Lage in einem gewissen Ausmaß gleitend verändern und sich bei manchen Arten nach vorn bis an den Pharynx verschieben.

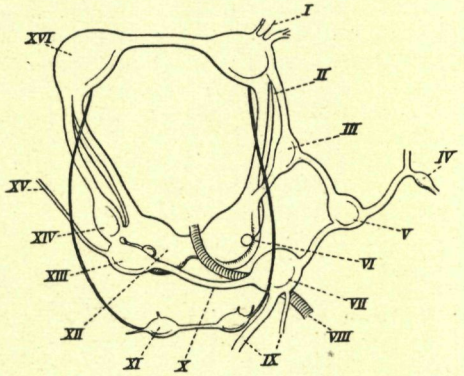


Fig. 85. *Phytia myosotis* Drap. Nervensystem. I Penisnerv. II rechter Nervus staticus. III rechtes Pleuralganglion. IV Osphradialganglion. V rechtes Parietalganglion (Supraintestinalganglion). VI rechte Statocyste. VII Visceralganglion. VIII Aorta. IX Visceralnerven. X Visceralkette. XI linkes Buccalganglion. XII linkes Pedalganglion. XIII linkes Parietalganglion. XIV linkes Pleuralganglion. XV linker Mantelnerv. XVI linkes Cerebralganglion. Vergr. Nach P. Pelseneer.

Im einzelnen sind folgende Ganglien zu unterscheiden:

2 Cerebralganglien,
2 Buccalganglien,
2 Pedalganglien,
2 Pleuralganglien,
2 Parietalganglien (1 Supraintestinalganglion, 1 Parietalganglion),
1 Visceralganglion.

Die Cerebralganglien liegen oberhalb des Pharynx oder des Ösophagus und sind an der Stelle ihrer kürzesten Entfernung miteinander durch eine starke Cerebralkommissur verbunden. Außerdem kann zwischen den beiden Cerebralganglien als weitere, ventrale Verbindung eine um den Schlund herum verlaufende, feine, sogenannte Subcerebralkommissur vorhanden sein, die noch nicht allgemein bei den Basommatophoren festzustellen war, aber doch wohl ziemlich verbreitet ist, vor allem mehrfach bei Lymnaeiden nachgewiesen werden konnte. Mit den außerhalb des Schlundringes nach vorn unmittelbar unter dem Pharynx liegenden oder bei den höheren Basommatophoren, wie Lymnaeiden und Planorbiden, unter der Austrittsstelle des Ösophagus gelegenen Buccalganglien stehen die Cerebralganglien jederseits durch ein Cerebrobuc-

calkonnektiv in Verbindung. Ein Bindegewebe befestigt die Buccalganglien an dem Pharynx. Zwischen ihnen befindet sich eine Buccalkommissur. L. BÖHMIG hat angegeben, daß bei *Lymnaea stagnalis* L. von diesen Buccalganglien nach vorn noch zwei weitere, kleinere Ganglien abgeteilt wären, so daß diese Art im ganzen 4 Buccalganglien, 2 große und 2 kleine, besäße. Tatsächlich sind auch bei *Lymnaea stagnalis* L. nur ein Paar Buccalganglien vorhanden, und diese bilden mit ihren nach vorn vorstehenden Abschnitten im inneren Bau eine Einheit.

Je ein Paar Konnektive leiten von den Cerebralganglien ferner zu den ventralen, in einer seichten Vertiefung der Sohle gelegenen Pedalganglien und den hinter ihnen, etwas höher als diese, aber doch ventral gelegenen Pleuralganglien. Zwischen den einander meist stark genäherten Pedalganglien befinden sich im allgemeinen zwei Kommissuren von oft verschiedener Stärke. Außerdem ist bei manchen Basommatophoren, wie beispielsweise bei Lymnaeiden, hinter diesen beiden Pedalkommissuren noch eine dritte Kommissur festgestellt worden, die als Parapedalkommissur bezeichnet wird. Mit den Pleuralganglien stehen die Pedalganglien jederseits durch ein Pleuropedalkonnektiv in Verbindung.

Auf der Kette zwischen den Pleuralganglien liegen dann ein rechtes und ein linkes Parietalganglion, sowie in der Mitte und tiefer das Visceralganglion. Es befinden sich also auf der sogenannten Visceralkette von den Cerebralganglien aus normal 5 Ganglien: die beiden Pleuralganglien, die beiden Parietalganglien und das Visceralganglion. Die beiden Parietalganglien sind oft verschieden groß, wie sie, streng genommen, auch nicht als antimere Ganglien zu gelten haben; so ist im allgemeinen unter den im Gebiet der Nord- und Ostsee vertretenen Basommatophoren bei rechtsgewundenen Arten das rechte (z. B. Lymnaeiden), bei linksgewundenen Schnecken das linke Parietalganglion (z. B. Planorbiden) meist erheblich dicker als das Parietalganglion der anderen Seite. Es erscheint daher berechtigt, auch durch die Benennung die Verschiedenartigkeit der beiden Parietalganglien auszudrücken. Es ist dann bei rechtsgewundenen Arten das rechte in Hinblick auf seine Herkunft vielleicht als Supraintestinalganglion von dem linken, dem Parietalganglion, zu unterscheiden; bei linksgewundenen Schnecken ist es umgekehrt.

Die Unterschiede im Nervensystem der verschiedenen Basommatophoren betreffen im allgemeinen die wechselnde Länge der Verbindungen zwischen den einzelnen Ganglien, wobei diese scharf voneinander gegliedert sein oder auch scheinbar verschmelzen können. Während bei den primitiven Formen am Schlundring die einzelnen Ganglien gut zu unterscheiden sind (Fig. 84, 85), rücken die Ganglienmassen bei den Lymnaeiden zu einem kompakten Ring zusammen (Fig. 86). Noch enger aneinander sind die Ganglien des Schlundringes von *Planorbarius corneus* L. gelagert (Fig. 87).

Die meisten Verschiedenheiten finden sich in der Ausbildung der Visceralkette. Bei den Basommatophoren des zu behandelnden Gebietes ist sie mit Ausnahme der Ellobiiden und von *Otina* recht kurz. Doch sind

auf dieser Visceralkette bei den meisten Arten die 5 Ganglien noch getrennt. Bei den Ancyliden aber sind, wie auch bei anderen Basommatophoren mit napfartiger Schale (*Siphonariidae, Gadiniidae*), die Parietalganglien mit den Pleuralganglien verschmolzen, so daß äußerlich nur 3 Ganglienmassen zu unterscheiden sind.

Da es als sicher gilt, daß die *Euthyneura* aus Prosobranchiern entstanden sind und man daher die Entstehung des euthyneuren

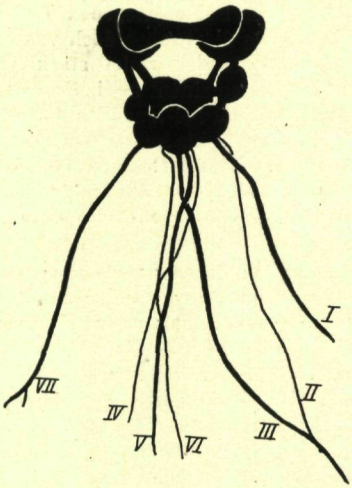


Fig. 86. *Lymnaea stagnalis* L. Schlundring mit den Nerven aus den Ganglien der Visceralkette. Schematisch. Rechtes Parietalganglion: I Nervus pallialis dexter internus, II Nervus pallialis dexter externus; Visceralganglion: III Nervus analis, IV Nervus genitalis (aortae), V Nervus intestinalis, VI Nervus cutaneus pallialis; linkes Parietalganglion: VII Nervus pallialis sinister. Vergr. — Nach E. Merker.

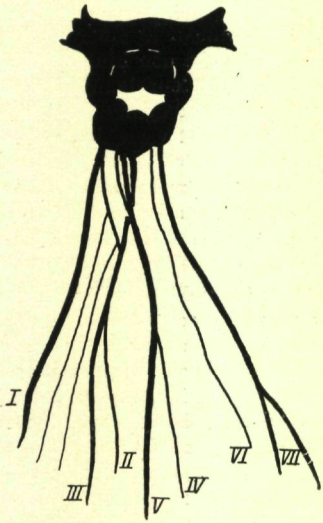


Fig. 87. *Planorbarius corneus* L. Schlundring mit den Nerven aus den Ganglien der Visceralkette. Schematisch. Linkes Parietalganglion: I Nervus pallialis sinister internus, II Nervus pallialis sinister externus; Visceralganglion: III Nervus analis, IV Nervus genitalis (aortae), V Nervus intestinalis, VI Nervus cutaneus pallialis; rechtes Parietalganglion: VII Nervus pallialis dexter. Vergr. Nach E. Merker.

Nervensystems aus einem streptoneuren annehmen muß, so ist unter den euthyneuren Gruppen der Gastropoden eine noch nicht aufgehobene Chiastoneurie, wie sie sich andeutungsweise bei *Chilina* unter den Basommatophoren und ausgeprägter bei den *Actaeonidae* unter den Cephalaspideen findet, als ein primitives Merkmal zu werten. Gegen die Auffassung, daß die bei *Chilina* noch vorhandene Chiastoneurie bei den übrigen Basommatophoren einfach durch weitere Rückdrehung aufgehoben worden sei, hat sich nun A. Naef gewandt. Er ist der Ansicht, daß bei den Basommatophoren die Detorsion der Visceralkette eine zwangsläufige Folge der Konzentrierung der Ganglien ist. Eine einfache

Detorsion, die sehr erheblich sein müßte, kann nach seiner Meinung bei den Basommatophoren nicht stattgefunden haben, da Lage und Form des Eingeweidesackes bei diesen Schnecken durchaus noch den Verhältnissen bei den streptoneuren Prosobranchiern gleichen. Nach A. NAEFs Theorie, die von E. MERKER weiter ausgebaut wurde, ist die Chiastoneurie dadurch verloren gegangen, daß die Parietalganglien entlang der Visceralkette *nach vorn in Richtung auf die Pleuralganglien gerückt sind.* Bei einer solchen Wanderung der Parietalganglien gelangt die zunächst vor diesen Ganglien befindliche Kreuzung der Visceralkette schließlich hinter sie. Eine Auflösung der Chiastoneurie kann aber erst durch Drehung des Visceralganglions, das wohl ein ursprüngliches Subintestinalganglion aufgenommen hat, erfolgen. Eine durch eine solche Drehung hervorgerufene Kreuzung der aus dem Visceralganglion entspringenden Nerven ist auch deutlich sowohl bei den *Lymnaeidae* (Fig. 86) wie bei den *Planorbidae* (Fig. 87) vorhanden.

Auch die Nerven der Parietalganglien müßten sich beim Vorrücken über die Kreuzung der Visceralkette hinaus kreuzen, was jedoch nicht mehr zu beobachten ist. E. MERKER ist der Ansicht, daß die Kreuzung dieser Nerven dadurch aufgehoben wurde, daß die Innervationsgebiete der Parietalganglien ausgetauscht sind. Das konnte dadurch geschehen, daß die gekreuzten Nerven neue Seitenäste bildeten, die dann auf Kosten der Hauptnerven immer stärker wurden, bis letztere endlich gar nicht mehr ausgebildet wurden.

Entgegen den bisherigen Ansichten will neuerdings H. KRULL gar eine Detorsion der Visceralkette bei den als Pulmonaten zusammengefaßten Basommatophoren und Stylommatophoren ganz in Abrede stellen. Nach seiner Hypothese soll das Nervensystem dieser Gruppen ohne Rückdrehung aus dem der Prosobranchier ohne Beziehungen zu den Cephalaspideen entstehen. Er nimmt die Neubildung eines rechten und linken Parietalganglions hinter den Pleuralganglien an, hält also wohl beide Parietalganglien für homolog, während sonst nur das linke Parietalganglion als Neubildung angesehen wird. Nach H. KRULL tritt bei den Pulmonaten das Subintestinalganglion der Prosobranchier mit dem neuen rechten Parietalganglion durch eine Zygose in Verbindung; ferner verschmilzt das Abdominalganglion mit dem Subintestinalganglion. Der ganze supraintestinale Teil der Visceralkette der Prosobranchier von dem Abdominalganglion bis zum rechten Parietalganglion soll bei den Basommatophoren und Stylommatophoren in Verlust geraten. Somit hätte das Nervensystem dieser Gruppen nur eine äußere Ähnlichkeit mit dem der sogenannten Opisthobranchier, für die auch H. KRULL eine Detorsion des Nervensystems annimmt. Nach seiner Hypothese müßte dann das Nervensystem der Basommatophoren und Stylommatophoren mit dem der *Neritidae* und *Helicinidae* unter den Prosobranchiern in Verbindung gebracht werden, und die Basommatophoren wären von Neritiden-artigen Vorfahren, also Diotocardiern, abzuleiten. Eine derartige Abstammung ist aber nach den derzeitigen Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gastropoden wohl kaum an-

zunehmen und kann nicht mit der allgemeinen Organisation der Tiere in Einklang gebracht werden.

Was den Bau der Ganglien anbelangt, so ist an ihnen eine Rindenschicht und eine Markmasse zu unterscheiden. Die bei den einzelnen Ganglien in ihrer Mächtigkeit wechselnde Rindenschicht besteht aus Ganglienzellen von verschiedener Größe und meist birnenförmiger, zuweilen rundlicher oder flacherer Gestalt; besonders große Ganglienzellen, die meist wenig zahlreich sind, bilden dabei den Rindenbelag der Ganglien, während weiter innen die Ganglienzellen der Rindenschicht kleiner sind. Die Ganglienzellen weisen meist nach einer Seite einen einzigen, starken Fortsatz auf; neben solchen unipolaren Ganglienzellen finden sich bipolare oder multipolare Zellen nur vereinzelt. Der stets in der Einzahl vorhandene und relativ große Kern der Ganglienzellen ist je nach deren Gestalt rund bis eiförmig; seine Größe richtet sich nach der der Zelle, wobei sich zwischen dem Durchmesser der Zelle und dem des Kernes ein Verhältnis von etwa 1,5 : 1 ergibt, das sich bei kleinen Ganglienzellen mitunter noch um ein geringes Maß zugunsten des Kernes verschieben kann. Das Liniengerüst des Kernes ist ein Netzwerk aus acidophilen Fädchen, dem runde Chromatinkörnchen und Nucleolen angelagert sind. Die Grundsubstanz des Cytoplasmas ist von wabenförmiger Struktur. Bemerkenswert ist für das Cytoplasma das Vorhandensein kleiner homogener Kügelchen eines Farbstoffes; dieser verursacht die meist rotgelbe Färbung der Ganglien bei den Basommatophoren. Der Farbstoff ist den Lipochromen zuzurechnen; er ist in Alkohol, Chloroform und dergleichen löslich. Er stellt anscheinend ein Endprodukt des Stoffwechsels dar, denn bei jungen Tieren ist er noch kaum vorhanden.

Der Fortsatz der Ganglienzellen teilt sich in kürzerem oder längerem Verlauf mehrfach und erfährt schließlich eine Auflösung in feinste Fibrillen. Diese sich vielfach kreuzenden und sich untereinander verflechtenden Neurofibrillen, die jedoch nie durch Anastomosen verbunden sind, bilden einen wichtigen Bestandteil des Neuropils, das die Markmasse der Ganglien bildet. Es wird meist als Punktsubstanz bezeichnet, eine wenig treffende Bezeichnung, da es sich um eine Verflechtung von feinsten Plasmafasern handelt.

Die keine Zellmembran besitzenden Ganglienzellen werden von der Neuroglia zusammengehalten, die sich auch auf den Fortsatz erstreckt und sich ferner zwischen den Neurofibrillen im Neuropil findet. Das Gliagewebe enthält außer den Matrixzellen mit mehr oder weniger ovalen Kernen und verschieden starkem Plasmabelag sowie den Gliafibrillen eine homogene Füllmasse, die als zartes Stützgewebe fungiert. Ob die Gliazellen in der Ganglienzellenschicht tatsächlich in die Nervenzellen einwuchern (HOLMGRENsche Kanäle), wie mehrfach angegeben wurde, bedarf der Überprüfung. Die gliöse Füllmasse, die im Neuropil alle von den Neurofibrillen freigelassenen Räume ausfüllt, ist eine Substanz von spongiöser Beschaffenheit, die das ganze Innere eines Ganglions von außen her durchwebt; in dem kortikalen Abschnitt, wo die Ganglienzellen liegen, und in den äußeren Teilen des Neuropils

ist sie stärker entwickelt, mit reichlicher Kern- und Faseransammlung; nach der Mitte des Ganglions aber wird die Masse lockerer, und die Gliaelemente nehmen an Zahl ab.

Nach außen wird das Nervensystem durch ein bindegewebiges Hüllgewebe umschlossen, das Neurilemm. Es besteht im allgemeinen aus geschichteten, oft blasigen Bindegewebselementen.

Besonderheiten weisen die Cerebralganglien auf. Beim Herauspräparieren des Schlundringes fallen bei den Basommatophoren an den Cerebralganglien zwei schon durch die Färbung unterscheidbare Abschnitte auf. Während der eine Abschnitt der Cerebralganglien wie die übrigen Ganglien rotgelb gefärbt ist, befindet sich über ihm noch ein weißlicher bis grünlich-weißer Abschnitt. Der rotgelb gefärbte Abschnitt des Cerebralganglions besitzt einen seitlichen accessorischen

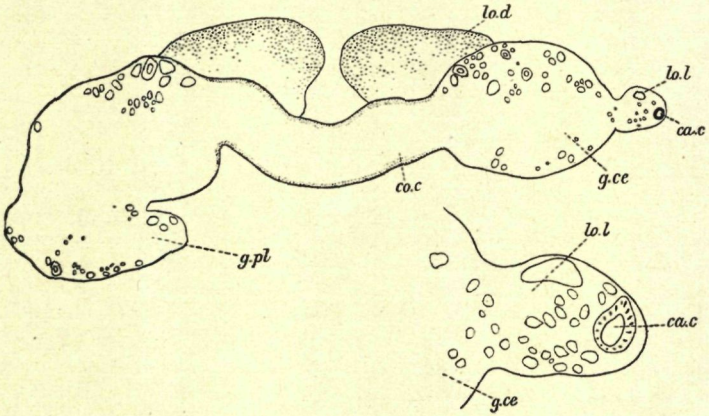


Fig. 88. *Lymnaea stagnalis* L. Querschnitt durch die Cerebralganglien; darunter das rechte Ende der Figur in stärkerer Vergrößerung. g.ce Cerebralganglion. g.pl Pleuralganglion. co.c Cerebralkommissur. lo.d Dorsallappen. lo.l Laterallappen. ca.c Blase im Laterallappen. — Nach P. Pelseneer.

Lappen. Dieser Laterallappen, der kontinuierlich in das Cerebralganglion übergeht, hat eine andere Entstehung als das Ganglion. Während die Ganglien sich in der Entwicklung flächenhaft vom Epithel sondern, kommt hier noch eine sekundäre Einstülpung an jedem Ganglion hinzu, ein Cerebraltubus, dessen Grund sich zu einer Blase abschnürt und mit dem Ganglion verbindet; das Lumen dieser mit Epithel ausgekleideten Blase tritt noch auf Schnitten durch den Laterallappen hervor (Fig. 88).

Der weißliche Teil des Cerebralganglions, der bei *Alexia* flach ist, bei den *Lymnaeidae* oft den größten Teil des rotgelben Abschnittes des Cerebralganglions haubenartig bedeckt, bei den *Planorbidae* meist in kleine Lappen geteilt ist, hebt sich schon durch seine Färbung scharf von dem übrigen Cerebralganglion ab, von dem er auch durch eine dünne bindegewebige Schicht getrennt ist; er wird als Dorsallappen bezeichnet (Fig. 88). Er entsendet keine Nerven und besteht auch

nicht aus Ganglienzellen, sondern aus vielkernigen Zellen von verschiedener, oft unregelmäßiger Gestalt, die im Präparat stärker gefärbt werden als die Ganglienzellen; ihnen fehlt der Fortsatz und auch der Farbstoff. Somit dürfte dem Dorsallappen keine nervöse Natur zukommen. Versuche einer Deutung seiner Funktion haben bisher noch zu keinen brauchbaren Ergebnissen geführt. P. PELSENEER besprach die Möglichkeit, daß in ihm eine Blutdrüse (vgl. S. IX. b 335) vorliegen könne; doch spricht gegen eine solche Annahme schon das Fehlen jeder Verbindung zu einem stärkeren Gefäß. Eher könnte man an eine Bedeutung der Dorsallappen bei der Ernährung der Cerebralganglien denken. Es erscheint auch zweifelhaft, ob allgemein das Cerebralganglion der Basommatophoren in seiner Differenzierung als homolog angesehen werden kann mit den Abschnitten dieses Ganglions bei den Stylommatophoren, bei denen es bekanntermaßen eine Dreiteilung (*Protocerebrum, Mesocerebrum* und *Metacerebrum*) aufweist; der Dorsallappen müßte dann dem Protocerebrum entsprechen.

Die im Neuropil der Ganglien aufgespaltenen Neurofibrillen legen sich schließlich zu Faserbündeln zusammen und treten als solche vereinigt aus den Ganglien aus. So bilden sie zunächst die Kommissuren und Konnektive. Weiter gehen aus solchen Fibrillenbündeln auch die peripheren Nerven hervor. An den Wurzeln der Nerven ordnet sich das Gliagewebe septenartig an und zerlegt den Nerveninhalt in seinem weiteren Verlauf als membranöse Hüllen in einzelne Nervenfasern. Bei der Bildung dieser Gliascheiden spielen die Gliafibrillen eine wichtige Rolle; sie sind reihenweise zu einer besonderen *Membrana gliae superficialis* angeordnet, die sich innen an das den Nerven außen umhüllende bindegewebige Neurilemm ansetzt.

Die peripheren Nerven werden meist nach ihren Ursprungsstellen im zentralen System geordnet. Aus dem Cerebralganglion entspringen bei den rechtsgewundenen Basommatophoren auf der rechten Seite, bei den linksgewundenen Arten auf der linken Seite, im ganzen 8, auf der anderen Seite 7 Nerven. Beiderseits vorhanden sind

1. Nervus opticus,
2. Nervus staticus,
3. Nervus tentacularis,
4. Nervus fronto-labialis superior,
5. Nervus labialis medius,
6. Nervus labialis minor,
7. Nervus nuchalis.

Der einerseits hinzukommende unpaare achte Nerv ist der Nervus penis.

Der Austritt des Penisnerven aus dem Cerebralganglion bei den Basommatophoren und auch den Stylommatophoren ist auffallend, weil bei den übrigen Euthyneuren, auch bei den mit den Basommatophoren so nahe verwandten Cephalaspideen, der Penis bei rechtsgewundenen Arten vom rechten, bei linksgewundenen Tieren vom linken Pedalganglion innerviert wird. Doch empfängt auch bei den Basommatophoren der Nervus penis häufig noch einen aus dem Pedalganglion stammenden Nervenast und hat also dort seine eigentliche Wurzel. Es ist daher bei

diesen Tieren die Innervierung des Penis vom rechten, bzw. linken Cerebralganglion durch eine Verschiebung entlang des Cerebropedalkonnektivs zu erklären, denn der Penis der Basommatophoren ist wohl sicher dem der Cephalaspideen homolog.

Von der Subcerebralkommissur geht beiderseits ein Nerv ab, der Nervus satellites arteriarum. Falls die Subcerebralkommissur nicht bei allen Basommatophoren vorhanden sein sollte, sind diese Begleitnerven der Lippenarterien als weiteres Paar Nerven aufzufassen, die in den Cerebralganglien entspringen.

Von den Buccalganglien aus werden Pharynx, Pharyngealdrüsen und Darm innerviert. An der vorderen Fläche der Buccalganglien oder aus etwa dort vorhandenen besonderen Vorwölbungen hat ein Nervenast seinen Ursprung, der sich in 3 Nerven teilt, Nervus gastricus anterior und posterior sowie Nervus glandulae salivalis. Manchmal trennt sich der Nervus gastricus posterior bereits an der Basis dieses Nervenastes ab, während die beiden anderen noch eine gewisse Strecke gemeinsam verlaufen. An der dorsalen Oberfläche wird jedes Buccalganglion von einem meist ziemlich feinen Nerven verlassen, dem Nervus pharyngealis primus. An der Ursprungsstelle des Cerebrobuccalkonnektivs, häufig sich erst nach einer kurzen gemeinsamen Strecke von ihm trennend, entspringt ein Nervenast, der sich bald in den Nervus pharyngealis secundus und den Nervus pharyngealis tertius gabelt. Ein unpaarer Nerv, der Nervus receptaculi radulae, beginnt in der Mitte der Buccalkommissur.

Die von den Pedalganglien ausgehenden Nerven versorgen im wesentlichen die Muskulatur. Bei den im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden Basommatophoren sind wohl stets 6 Paar solcher Nerven vorhanden, von denen die 3 unteren Sohlennerven, die 3 oberen Hautnerven sind. Die Hautnerven (Nervus cervicalis superior und inferior, Nervus columellaris) sind nicht besonders von Bindegewebe umschlossen, sondern liegen in der Bindegewebsschicht. Die zur Sohle strebenden Nerven (Nervus pedalis superior, medius und inferior) verästeln sich und dringen schon nach kurzer Strecke in die Muskulatur der Sohle ein. Dort strahlen sie auseinander, wobei die Gabelungsstellen nicht oder kaum gangliös verdickt erscheinen; ein Nervennetz wie in der Sohle der Stylommatophoren wird nicht ausgebildet. Von der Parapedalkommissur geht ein unpaariger feiner Nerv zum Columellarmuskel ab.

Die Pleuralganglien nehmen insofern eine Sonderstellung ein, als sie bei den Basommatophoren keine Nerven entsenden. Als Verbindungszentren zwischen den Ganglien der Visceralkette mit den Cerebral- und Pedalganglien ist das Innere der Pleuralganglien fast ganz von mächtigen ein- und austretenden Faserzügen erfüllt, zwischen denen sich nur wenig eigentliche Neuropilstruktur findet.

Von den Ganglien der Visceralkette gehen bei den meisten der im Gebiet der Nord- und Ostsee vertretenen Basommatophoren 7 Nerven aus. Das rechte Parietalganglion (Supraintestinalganglion) der rechtsgewundenen Schnecken, das im situs inversus dem linken der linksgewundenen Arten entspricht, entsendet dicht nebeneinander 2 Nerven,

den Nervus pallialis dexter (bzw. sinister) internus und den Nervus pallialis dexter (bzw. sinister) externus. Das Visceralganglion gibt bei den Basommatophoren folgende 4 Nerven ab:

1. Nervus cutaneus pallialis,
2. Nervus analis,
3. Nervus intestinalis,
4. Nervus genitalis (meist als aortae bezeichnet).

Vom linken Parietalganglion der rechtsgewundenen Schnecken, das dem rechten der linksgewundenen Arten entspricht, geht nur ein einziger Nerv aus, der Nervus pallialis sinister bzw. dexter.

Abweichungen sind unter den Basommatophoren des Nord- und Ostseegebietes bei den *Ancylidae* mit napfartiger Schale vorhanden, bei denen die Parietalganglien mit den Pleuralganglien verschmolzen sind. Für diese Tiere wird angegeben, daß jedes Pleuroparietalganglion einen Nerven abgibt, der sich im Mantelrande seiner Seite verzweigt, während dem Visceralganglion nur 2 Eingeweidenerven entspringen.

Über die Lokalisation nervöser Zentren im physiologischen Sinn sind an Basommatophoren bisher anscheinend keine Untersuchungen angestellt worden, während man solche an anderen Euthyneuren, vor allem an Stylommatophoren, mehrfach ausgeführt hat. Da die anatomischen Grundlagen oft ähnliche oder dieselben sind, ist man zu Analogieschlüssen in gewissen Grenzen berechtigt. Doch erscheint es wünschenswert, auch die in genügender Menge zur Verfügung stehenden Basommatophorenarten zu entsprechenden Versuchen heranzuziehen.

Die Rezeption von Reizen durch das Nervensystem erfordert eine gewisse Zeit. Über die kleinste Zeitspanne, in der bei einer Aufeinanderfolge von gleichen Reizen die einzelnen Reize noch getrennt empfunden und nicht als ein einheitlicher Reiz wahrgenommen werden, liegen für die Basommatophoren bisher keine Beobachtungen vor. Nach dem Beispiel von G. A. BRECHER, der für die Weinbergschnecke *Helix* (*Helix*) *pomatia* L. diese kleinste Zeitspanne (Moment) durch Berührungsreize auf etwa ¼ Sekunde bestimmte, wurden Versuche an *Planorbarius corneus* L. vorgenommen. In einem Gefäß mit Wasser wurde eine Posthornschnecke mit der Schale in einem Stativ derart festgeklemmt, daß der aus der Schale hervorragende Kopffuß der Schnecke sich frei im Wasser befand. Ihr wurde ein stumpfer Stab so genähert, daß die Schnecke mit dem vorderen Teil der Fußsohle auf ihm kriechen konnte. Dieser Stab konnte an seinem außerhalb des Wassers befindlichen Ende durch ein mit einem Motor oder der Hand betriebenen Rad mit Exzenter eine bestimmte Anzahl von Stößen in der Sekunde erhalten. Die Schnecke kroch mit ihrer Sohle nach wenigen Suchbewegungen auf den Stab hinauf. Zunächst wurde durch einzelne Stöße geprüft, daß die Intensität des Einzelstoßes genügte, um die Schnecke zum Loslassen des Stabes zu veranlassen. Dann wurde der Stab mit 18 Stößen in der Sekunde dem Tier genähert; es kroch auf den offenbar als unbewegten Körper rezipierten Stab hinauf oder suchte doch mit ausgebreiteter Sohle auf dem Stab Halt zu finden.

wenn ihm das durch die Heftigkeit der Stöße nicht möglich war. Die Zahl der Stöße wurde danach verringert. Allzu lange durfte dieselbe Schnecke nicht zu den Versuchen herangezogen werden, da das festgeklemmte Versuchstier keine atmosphärische Luft atmen konnte und die Gefahr bestand, daß infolge Sauerstoffmangel die positive Thigmotaxis der Fußsohle umschlug (vgl. S. IX. b 360); durch die Verwendung sauerstoffreichen Wassers wurde die Zeit der Unabhängigkeit der Schnecke von der Luftatmung verlängert. Die Versuche mit *Planorbarius corneus* L. ergaben, daß bei etwa 3—5 Stößen in der Sekunde der Stab losgelassen wurde, die einzelnen Stöße durch das zurückzuckende Tier also als solche empfunden wurden. Die kleinste Zeitspanne für die getrennte Unterscheidung einer Reihenfolge gleicher Reize dürfte also bei der zu den Basommatophoren gehörigen Wasserschnecke *Planorbarius corneus* L. und der zu den Stylommatophoren gerechneten Landschnecke *Helix* (*Helix*) *pomatia* L. nicht wesentlich verschieden sein. Auf alle Fälle ist diese kleinste Zeitspanne bei den Basommatophoren im Vergleich zum Menschen länger, weshalb das Erkennen der Vorgänge in der Umwelt für die Basommatophoren zeitrafferartig abläuft.

Sinnesorgane. Soweit der Weichkörper der Basommatophoren aus der Schale vorgestreckt werden kann, sind in der Haut des Tieres Sinneszellen vorhanden. Sie treten an einzelnen Körperabschnitten gehäuft auf und sind zuweilen zu besonderen Sinnesorganen vereinigt. Sinneszellen und Sinnesorgane liegen im allgemeinen epithelial oder subepithelial und sind meist nicht tief eingesenkt; nur das statische Organ ist weiter ins Innere gerückt.

1. Tastsinn. — Alle Basommatophoren besitzen einen vorzüglichen Tastsinn, der in hohem Maße die Einstellung des Tieres in seine Umwelt bewirkt. Die Rezeptoren des Tastsinns erstrecken sich über die gesamte Haut. Besonders zahlreich finden sie sich am vorderen Kopfende, vor allem an den Fühlern, dann auch an der Sohle und am Sohlenrand. Bei vielen Arten ist ferner der Mantelrand Sitz eines erhöhten Tastsinns. So sind vor allem bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. die von beiden Seiten über die Schale vorgeschobenen fingerförmigen Mantelfortsätze durch ihre reiche Ausstattung mit Sinneszellen mit einem feinen Tastsinn ausgestattet.

Histologisch handelt es sich um primäre Sinneszellen mit einem großen ovalen Kern. Sie sind entweder dem Epithel der Körperoberfläche eingelagert, überragen mit einer Sinnesborste die Oberfläche und gehen am anderen Ende in eine Nervenfaser über, oder aber sie rücken in die Tiefe unter das Epithel, in welchem Falle ein Fortsatz an die freie Oberfläche führt, der im allgemeinen stärker ist als die nach innen leitende, feine Nervenfaser, die sich oft weiter aufspaltet.

Es sei darauf hingewiesen, daß auch bei den Triebhandlungen der Schnecken diese oft weitgehend vom Tastsinn geleitet werden. So sind vor allem bei den Geschlechtshandlungen Reflexe von Bedeutung, die durch mechanische Reizung bestimmter Körperteile bei Berührung des Partners ausgelöst werden. Da die Basommatophoren Tiere sind, die sich meist kriechend fortbewegen, also gleichzeitig zwei Medien be-

rühren, die Unterlage und das umgebende Wasser oder die Luft, so wird auch das thigmotaktische Verhalten der einzelnen Abschnitte des Schneckenkörpers verschieden sein. Positiv thigmotaktisch ist die Sohle des Schneckenfußes; unter normalen Verhältnissen sucht die kriechende Schnecke den Kontakt mit der Unterlage beizubehalten. Ist er verloren gegangen, so sucht die Sohle den Kontakt mit einem durch den Tastsinn festgestellten Gegenstand herzustellen. Berührungen anderer Körperteile mit Fremdkörpern werden nach Möglichkeit vermieden; die anderen Abschnitte des Schneckenkörpers sind also negativ thigmotaktisch. Wenn beispielsweise die Fühler des kriechenden Tieres auf einen Gegenstand treffen, so werden sie stets negativ thigmotaktisch reagieren und sich von der Reizquelle abwenden. Es können jedoch Umstände eintreten, unter denen die thigmotaktische Orientierung umschlägt. So werden die Fühler einer Schnecke positiv thigmotaktisch, sobald die Fußsohle keinerlei Berührung mit einem Gegenstand hat, was man leicht dann nachprüfen kann, wenn eine Schnecke mit der Schalenspitze derart festgeklemmt wird, daß sie mit der Fußsohle keinen Gegenstand erreichen kann. Berührt man nämlich die Fühler einer solchen Schnecke mit einem Gegenstand, so wendet ihm das Tier den Kopf zu. Auch an Wasserschnecken, die an der Wasseroberfläche mit losgelassener Sohle schweben, nicht aber etwa an der Oberfläche kriechen, kann man diese Änderung in der Thigmotaxis der Fühler beobachten. Ferner kann bei Atemnot das normalerweise positiv thigmotaktische Verhalten der Sohle des Schneckenfußes negativ werden. Bei Sauerstoffmangel wird ein Vertreter der wasserbewohnenden Basommatophoren, etwa eine *Lymnaea stagnalis* L., zunächst an Gegenständen nach oben kriechen. Endet nun der Gegenstand unterhalb der Wasseroberfläche, so wird im allgemeinen die Schnecke zunächst kurze Zeit an seiner Spitze umherkriechen. Dann schlägt aber die thigmotaktische Orientierung um, die Sohle wird negativ thigmotaktisch und läßt die Unterlage los; ist die Mantelhöhle der Schnecke mit Luft gefüllt, so gleitet sie daraufhin schwebend zur Wasseroberfläche, wo die durch das Loslassen der Sohle positiv thigmotaktisch gewordenen Fühler eine neue Unterlage für die Fußsohle ausmachen, worauf dann im thigmotaktischen Verhalten der Normalzustand wieder hergestellt wird.

Was das rheotaktische Verhalten anbelangt, so stellen sich die wasserbewohnenden Basommatophoren in stark strömendem Wasser sowie in der Brandungszone bei Wellenschlag mit dem Kopf gegen die Strömung ein. Diese Beobachtung ist bei den im Gebiet der Nord- und Ostsee vertretenen Lymnaeiden, Ancyliden und Physiden zu machen; die Planorbiden mit ihrer der Wasserbewegung großen Widerstand entgegensetzenden Schale meiden im allgemeinen bewegtes Wasser. Beim Aufhören der durch den mechanischen Druck des Wassers auf den Tastsinn der Schnecken ausgelösten positiven Rheotaxis ist eine besondere Einstellung der Tiere nicht mehr zu beobachten, und diese kriechen nach allen Richtungen durcheinander. Wenn in die Strömung eingestellte Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. oder Vertreter einer *Radix*-Art durch einen Nahrungsbrocken, etwa einen toten Fisch, chemisch

gereizt werden, so setzen sich die Tiere sofort gegen die Strömung in Bewegung. Doch kann man von einer Rheomenotaxis wohl kaum sprechen, sondern der vom Nahrungsbrocken ausgehende chemische Reiz leitet die Schnecke zum Ziele. Wenn nämlich bei geringerer Strömung eine Schnecke durch chemische Reize von einer nicht genau oberhalb von ihr in der Strömung liegenden Nahrung erreicht wird, so kriecht das Tier entsprechend dem Konzentrationsgefälle des chemischen Reizes auf die Nahrung zu, und zwar deshalb oft in einem wechselnden Winkel zur Strömung.

Eine Einstellung der landbewohnenden Basommatophoren in den Wind scheint nicht vorzukommen. Bei starker Luftbewegung kriechen die Schnecken nicht umher, ziehen sich vielmehr in die schützende Schale zurück und pressen diese auf die Unterlage, wodurch die schädliche Austrocknung vermieden wird.

Schallreize werden von den Basommatophoren im allgemeinen nicht wahrgenommen. Bei erheblicher Stärke könnten sie höchstens als Erschütterungsreize auf den Tastsinn einwirken. Versuche hierüber bei Basommatophoren fehlen.

Besondere Thermorezeptoren sind anscheinend bei den Basommatophoren nicht vorhanden. Thermische Reize werden bei ihnen wohl ebenfalls durch die Tangorezeptoren aufgenommen. Vor einem starke Hitze ausstrahlenden Gegenstand weicht beispielsweise eine *Phytia myosotis* Drap. zurück und wendet sich in ihrer Kriechbewegung ab. Bei größerer Nähe zieht sie sich sofort in die Schale zurück.

2. Statischer Sinn. — Das bei allen Basommatophoren vorhandene statische Sinnesorgan besteht aus einem Paar Statocysten, die bei diesen Tieren stets den Pedalganglien symmetrisch aufliegen, und zwar in einer flachen Einbuchtung derselben. Doch ist die Statocyste nur äußerlich durch Bindegewebe mit dem Pedalganglion verbunden; innerviert wird sie nicht von diesem, sondern vom Cerebralganglion durch den Nervus staticus.

Die Form der Statocysten ist die einer Hohlkugel. Ihre Größe ist bei den einzelnen Arten der Basommatophoren verschieden und schwankt auch nach dem Alter der Tiere. Nach W. SCHMIDT beträgt bei *Lymnaea stagnalis* L. der Durchmesser einer Statocyste 0,13 *mm*, bei *Planorbarius corneus* L. 0,11 *mm*.

Im histologischen Aufbau der Statocyste ist zunächst eine bindegewebige Hülle um die eigentliche Statocystenwand zu unterscheiden. Die Bindegewebsfasern der Hülle sind wie auch ihre Kerne in die Länge gezogen und schließen sich in ihrer Lagerung der Wölbung der Statocyste eng an. Nach W. SCHMIDT lassen sich in der Wand selbst drei Zellformen unterscheiden: Syncytialzellen, Riesenzellen und Blasenzellen (Fig. 89 u. 90). Die Syncytialzellen bilden die Hauptmasse der Statocystenwand, in die die anderen Zellarten eingestreut erscheinen. Die Syncytialzellen sind durch Verschmelzen zahlreicher kleinerer Zellen entstanden, wobei wohl die Zellgrenzen verschwanden, die Kerne aber beibehalten wurden. Ihr Plasma enthält viele färbbare Körnchen und zahlreiche unregelmäßig gestaltete, chromatinreiche Kerne ohne Kern-

körperchen. Von Riesenzellen sind in der Statocystenwand der Basommatophoren ungefähr 9 bis 12 vorhanden, die in ihr zerstreut liegen; die Gestalt ist im allgemeinen amöbenartig mit pseudopodienartigen Fortsätzen. Ihr Plasma enthält neben vielen stark färbbaren Körnchen einen großen linsenförmigen Kern, der zahlreiche Chromatinkörnchen und ein kugeliges Kernkörperchen besitzt. Die Blasenzellen haben ein körnchenreiches Plasma, das bald kleinere, bald größere Vakuolen aufweist; ihre chromatinhaltigen Kerne sind ohne Kernkörperchen. Ob die Riesenzellen von den Blasenzellen immer scharf geschieden werden können, erscheint nicht ganz sicher, da in

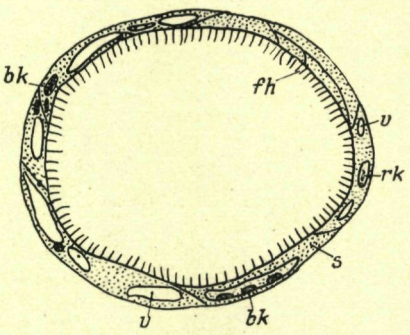


Fig. 89. *Lymnaea stagnalis* L. Schnitt durch eine Statocyste. fl Flimmerhärchen. s Syncytialzelle. rk Riesenzellkern. bk Blasenzellkern. v Vakuole. Vergr. 300 : 1. Nach W. Schmidt.

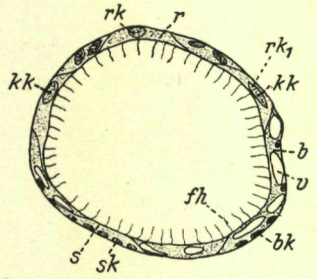


Fig. 90. *Planorbarius corneus* L. Schnitt durch eine Statocyste. fl Flimmerhärchen. s Syncytialzelle. sk Syncytialzellkern. r Riesenzelle. rk und rk_1 Riesenzellkerne. kk Kernkörperchen. b Blasenzelle. bk Blasenzellkern. v Vakuole. Vergr. 300 : 1. Nach W. Schmidt.

den Riesenzellen, vor allem in ihren Fortsätzen, gelegentlich auch Vakuolen auftreten können. Blasenzellen kommen vor allem bei den Statocysten der Lymnaeiden häufig vor; durch diese Blasenzellen werden auf der sonst bei den Basommatophoren im allgemeinen gleichmäßig dicken Wandung der Statocyste beispielsweise bei *Lymnaea stagnalis* L. deutlich verdickte Stellen hervorgerufen (Fig. 89). Die verschiedenen Zellen der Statocystenwand schieben sich mit den Rändern übereinander, und die Riesenzellen entsenden ihre pseudopodienartigen Fortsätze zwischen die anderen Zellen. Alle 3 Zellarten sind nach dem Innern der Statocyste zu mit Flimmerhärchen besetzt.

Die Statocyste ist mit einer farblosen Flüssigkeit gefüllt, der Statolymphe, in der die Statolithen als Reizkörper frei liegen. Ihre Zahl ist bei den einzelnen Arten verschieden, und zwar ist sie im allgemeinen bei denjenigen Gruppen größer, die kleinere Statolithen besitzen. So enthält die Statocyste von *Lymnaea stagnalis* L. etwa 600 bis 700 Statolithen bis zu einer Größe von 12 bis 13 µ Länge und 7 µ Breite, während *Planorbarius corneus* L. ungefähr 440 bis 460 Statolithen bis zu einer Größe von etwa 30 µ Länge und 15 µ Breite besitzt; die Statolithen einer Schnecke sind nämlich nicht alle gleich groß, schwanken vielmehr oft erheblich in der Größe. Junge Tiere be-

sitzen wesentlich weniger Statolithen als erwachsene. Die Statolithen sind bei den Basommatophoren im allgemeinen seitlich zusammengedrückt, im übrigen bald langgestreckt, bald oval, eiförmig oder kreisrund (Fig. 91 und 92). Im Aufbau lassen sie eine konzentrisch geschichtete, schalige Struktur erkennen. Neben regelmäßigen Formen kommen vereinzelt andere vor, die aus zwei, drei oder vier Statolithen zusammengesetzt sind. Die Statolithen bestehen aus kohlensaurem Kalk ($CaCO_3$). Sie sind stark lichtbrechend; Untersuchung unter dem Polarisationsmikroskop erweist sie als doppelbrechend. Es ist anzunehmen, daß die Vakuolen der Wandzellen der Statocyste die Statolithensubstanz

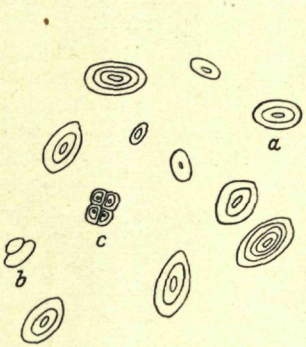


Fig. 91.
Lymnaea stagnalis L.
Statolithen. *a* Einzelstatolith. *b* Zwillingsstatolith. *c* Vierlingsstatolith. Vergr. 712 : 1.
Nach W. Schmidt.

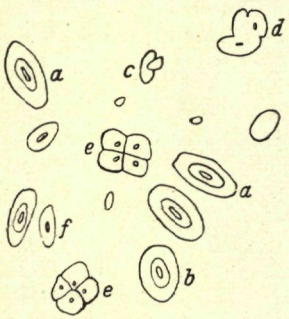


Fig. 92.
Planorbarius corneus L.
Statolithen. *a* und *b* Einzelstatolithen. *c* Zwillingsstatolith. *d* Drillingsstatolith. *e* Vierlingsstatolith. *f* unregelmäßiger Statolith. Vergr. 300:1.
Nach W. Schmidt.

zunächst in gelöster Form ausscheiden und daß die Statolithen aus dieser Lösung auskristallisieren.

Die Hauptmasse der Statolithen befindet sich zusammengeballt und in Ruhe mitten in der Statocyste. Nur die meist kleineren in der Nähe der Statocystenwand gelegenen Statolithen werden durch die dauernd schlagenden Flimmerhärchen in zitternder Bewegung gehalten, wobei sie zwischen dem zentralen Statolithenhaufen und der Wand schweben, ohne daß sie Platz und Lage wesentlich ändern.

An der Eintrittsstelle des Nervus staticus in die Statocyste befindet sich eine kleine trichterförmige Ausstülpung, die allseitig von Nervenfasern des Statocystennerven überzogen ist. Die Ausstülpung ist wohl die Ursache für die weit verbreitete Angabe, daß der Statocystennerv hohl sei, was jedoch tatsächlich nicht der Fall ist. Im Totalpräparat setzt der Statocystennerv zunächst schwach trichterförmig erweitert an, um dann aber nach seiner baldigen Verengung in gleichmäßiger Stärke zwischen Cerebropedal- und Cerebropleuralkonnektiv zum Cerebralganglion zu verlaufen, aus dem er entspringt.

Der Nervus staticus setzt sich aus zahlreichen feinen und gröberen Nervenfasern zusammen; an der Mündung des Nerven in die Statocyste

breiten die Nervenfasern sich strahlenförmig nach allen Seiten aus und innervieren die einzelnen Zellelemente.

Als Wirkung des statischen Sinnesorgans zeigt sich, daß Schnecken, die aus ihrer normalen Kriechlage gebracht sind, Such- und Umdrehbewegungen ausführen. Bei dieser reflektorischen Aufrichtung aus einer für das Tier ungeeigneten Stellung in die Normallage kommen andere Sinne, vor allem auch der Tastsinn, anscheinend nicht in Frage; es kann sich nur um eine Funktion der Statocysten handeln. Berührt eine mit der Schalenmündung nach oben liegende *Lymnaea stagnalis* L. bei den Umdrehbewegungen des Weichkörpers mit der Sohle zufällig die eigene Schale, so heftet sich dort die Sohle infolge positiver Thigmotaxis wie auf einem fremden Gegenstand fest und sucht weiter Kontakt zu bekommen; es wird dann also der Tastsinn vorherrschend. Die durch die Statocysten bewirkte Einstellung des Tieres ist also keine bestimmte Gleichgewichtslage, sondern es ist die Lage, in die die Schnecke kommen muß, um kriechen zu können. Tatsächlich ist das Tier an keine bestimmte Stellung im Raume gebunden, sondern kann, wenn der Kontakt mit einem Gegenstand hergestellt ist, beispielsweise auch an ihm in die Höhe kriechen.

Was das geotaktische Verhalten der Basommatophoren anbelangt, so sind die wasserbewohnenden Arten bei Sauerstoffmangel negativ geotaktisch, d. h. sie streben zur Wasseroberfläche, wobei sie sich, wie auf S. IX. b 360 berichtet, benehmen. Können die Tiere ihren zum Leben nötigen Sauerstoffbedarf in der Tiefe decken, so werden sie nicht negativ geotaktisch und bleiben dauernd unten. Nachdem die aufgestiegenen Tiere ihr Sauerstoffbedürfnis an der Oberfläche des Wassers befriedigt haben, hört die negative Geotaxis auf. Es war bisher noch nicht restlos geklärt, ob die Schnecken dann nach Aufnahme von Sauerstoff geotaktisch indifferent werden, oder ob etwa die negative in positive Geotaxis umschlägt. Auf Grund von Beobachtungen über das geotaktische Verhalten an wasserbewohnenden Basommatophoren Nordamerikas (Vertreter der *Lymnaeidae, Physidae* und *Planorbidae*) sind H. E. WALTER und S. KANDA zu der Überzeugung gelangt, eine positive Geotaxis anzunehmen. Wenn eine solche positive Geotaxis vorhanden sein sollte, so müßte sie sicher sehr bald durch andere Reize ausgelöscht werden, denn viele Basommatophoren bleiben nach der Erneuerung der Füllung ihrer Mantelhöhle in der Nähe des Wasserspiegels, obwohl sie weiter nach unten kriechen könnten. Nach zahlreichen Beobachtungen hat es mir vielmehr den Anschein, als ob es nach Aufhören der negativen Geotaxis bloß zu einer Verteilung der Tiere im Raum käme, die doch nur nach unten ins Wasser erfolgen kann. Wahrscheinlicher dürfte es also sein, daß die Tiere nach Füllung ihrer Mantelhöhle mit atmosphärischer Luft geotaktisch indifferent werden. Seine Untersuchungen an nordamerikanischen Physiden führten J. DAWSON zu demselben Schluß. Ferner ist G. ALSTERBERG nach seinen Beobachtungen an schwedischen Basommatophoren der Ansicht, daß eine positive Geotaxis bei diesen Tieren nicht nachzuweisen ist.

Bei den Bewegungen der Basommatophoren nach oben und nach

unten könnte man vielleicht auch eine phototaktische Beeinflussung vermuten; eine solche findet jedoch bestimmt nicht statt, da die Schnecken diese Bewegungen ebenso wie am Tage auch während der Nacht ausführen können.

Außer Sauerstoffmangel vermag aber anscheinend auch eine Abnahme des Füllungsdruckes der mit Luft versehenen Mantelhöhle eine negative Geotaxis auszulösen. In der Natur wird ein Nachlassen des Füllungsdruckes praktisch wohl stets durch O_2-Mangel hervorgerufen werden. Doch ist beides anscheinend nicht identisch. Wenn man nämlich den O_2-Gehalt der Luft über dem Wasser wesentlich vermehrt, so steigen Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. bereits an die Wasseroberfläche und erneuern die Gasfüllung ihrer Mantelhöhle zu einer Zeit, wo ihnen eigentlich noch weiterhin hinreichend Sauerstoff zur Atmung zur Verfügung stehen müßte. Der Füllungsdruck in der Mantelhöhle ist geringer geworden und scheint als Reiz vom Tier aufgenommen zu sein. Übrigens ist es auffallend, daß die Intervalle zwischen dem Erneuern der Gasfüllung in der Mantelhöhle nicht etwa mit Erhöhung des Sauerstoffgehaltes im Gasgemisch über dem Wasser regelmäßig größer, sondern zuletzt sogar wieder kleiner werden. Steigert man allmählich den Sauerstoffgehalt der Luft, so werden zunächst die Zeiten, die die Schnecken unter Wasser verbringen, wohl länger; doch wird der Vorsprung gegenüber Kontrolltieren unter normaler Luft immer kleiner. Das hängt vielleicht damit zusammen, daß bei wachsender O_2-Konzentration zunehmende Sauerstoffmengen aus der Mantelhöhle in das Wasser hineindiffundieren und im Zusammenhang mit dem O_2-Verbrauch durch das Tier immer rascher ein Nachlassen des Füllungsdruckes bewirken werden, wodurch das Tier an die Wasseroberfläche getrieben wird. Bei einer reinen O_2-Atmosphäre wird endlich der Füllungsdruck so schnell nachlassen, daß die Tiere merklich rascher als normal nach oben steigen. Zu bemerken ist noch, daß unter starker O_2-Konzentration oder gar reinem Sauerstoff eine wesentliche Verminderung der Bewegungen der Schnecken festzustellen ist und die Tiere mit angeheftetem Fuß kaum aus ihrer Schale hervorkommen.

Entsprechend verhalten sich Basommatophoren des Wassers unter einer Atmosphäre von reinem Stickstoff. Entgegen den Versuchen von G. ALSTERBERG, bei denen Basommatophoren reines N_2 nicht in die Mantelhöhle aufnahmen, füllen die Tiere doch ihre Mantelhöhle mit Stickstoff, worauf anscheinend infolge des Füllungdruckes die negative Geotaxis ausgelöscht wird und die Schnecken sich von dem Wasserspiegel zu entfernen beginnen. Dann wird das Tier aber durch Sauerstoffmangel sofort wieder negativ geotaktisch, kehrt zur Wasseroberfläche zurück und erneuert abermals die Füllung der Mantelhöhle. Nach mehrmaliger Wiederholung des Vorganges wird endlich die Erneuerung der Füllung der Mantelhöhle anscheinend durch Schwächung des Tieres aufgegeben; es reagiert nicht mehr und verendet zuletzt.

Wenn man der Luft 4% CO_2 beimengt, so ist die Zeit des Anlegens des Pneumostoms an die Wasseroberfläche verlängert, genau wie bei einer CO_2-Anreicherung des Wassers (vgl. S. IX. b 318). Erhöht man den CO_2-Gehalt der Luft auf 8%, so kehren die an die Oberfläche zur Lufterneue-

rung kommenden Schnecken zunächst meist wieder um, ohne die Füllung ihrer Mantelhöhle erneuert zu haben; anscheinend hat diese Konzentration der Kohlensäure bereits eine abstoßende Wirkung. Bald werden die Tiere jedoch durch den O_2-Mangel erneut an die Oberfläche getrieben, was sich einige Male wiederholen kann, und legen endlich meist das Pneumostom zur Lufterneuerung ihrer Mantelhöhle an; das Anlegen ist wiederum gegenüber normalen Verhältnissen verlängert. Die Zeiten unter Wasser sind jedoch annähernd die gleichen wie bei den unter Luft gehaltenen Vergleichstieren.

Daß die wasserbewohnenden Basommatophoren nicht etwa allein durch das Nachlassen des Füllungsdruckes ihrer Mantelhöhle negativ geotaktisch werden, geht daraus hervor, daß auch die Tiere zu Beginn des Frühjahrs und die Jungschnecken, die noch keine Luftfüllung in der Mantelhöhle haben, ebenso wie die als ausgesprochene Wasseratmer anzusehenden Ancyliden mit reduzierter Mantelhöhle bei Sauerstoffmangel negativ geotaktisch werden und zur Wasseroberfläche emporstreben. Anscheinend rufen Sauerstoffmangel wie auch nachlassender Füllungsdruck negative Geotaxis hervor, und gelegentlich mögen sich vielleicht beide Reize sogar summieren.

Auf dem Land werden die Schnecken bei zunehmender Trockenheit positiv geotaktisch. Das führt bei den landbewohnenden Basommatophoren oft zu einer Ansammlung der Tiere in Bodenvertiefungen, wo ihnen die dort etwa noch vorhandene Feuchtigkeit am ehesten eine Existenz ermöglicht. Die positive Geotaxis wasserbewohnender Basommatophoren außerhalb des Wassers zeigte H. LICHE an *Lymnaea stagnalis* L. Die Versuchstiere krochen auf einer in einem Winkel von 13° geneigten Glasplatte sämtlich nach unten; um die Einwirkung der Phototaxis auszuschließen, wurden die Versuche im verdunkelten Raum mit einer Beleuchtung senkrecht über der Glasplatte ausgeführt. In der Natur ist allerdings bei den meisten wasserbewohnenden Basommatophoren die praktische Bedeutung einer solchen positiven Geotaxis für das Aufsuchen von Bodenvertiefungen wohl nur gering, da die Ausführung längerer Kriechbewegungen für sie außerhalb ihres Mediums schwierig ist (vgl. S. IX. b 441).

Außer einer Geotaxis, auf die man die Bewegung der Basommatophoren in vertikaler Richtung zurückzuführen hat, ist auch der Einfluß einer Geomenotaxis bei diesen Tieren festzustellen. Sie ermöglicht ihnen anscheinend ein geradliniges Kriechen auch dann, wenn eine Photomenotaxis (vgl. S. IX. b 375—376) nicht in Frage kommt. Das ist bei Nacht der Fall und kann an beiderseits geblendeten Tieren nachgeprüft werden. Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L., denen beide Augen exstirpiert waren, krochen auf dem horizontalen Boden eines Gefäßes nicht geradeaus, während sie das auf geneigten Flächen taten. Hätte etwa der Hautlichtsinn (vgl. S. IX. b 376) einen Einfluß auf die geradlinige Bewegung, so hätten die Schnecken auch auf der horizontalen Fläche geradeaus kriechen können.

3. Chemischer Sinn. — Der chemische Sinn der Basommatophoren ist hauptsächlich auf zwei Körperabschnitte lokalisiert. Eine hohe

chemische Empfindlichkeit findet sich am Kopfabschnitt, und zwar an der Basis der Fühler (Tentakel) und an den Mundlappen (Fig. 93). Ferner ist bei den wasserbewohnenden Arten ein besonderes chemisches Sinnesorgan, das Osphradium, in der Mantelhöhle dicht hinter und über ihrer Öffnung vorhanden, also bei den rechtsgewundenen Tieren rechts, bei den linksgewundenen links gelegen. Auch die übrige Oberfläche des Körpers vermag wohl chemische Reize wahrzunehmen; doch ist sie für solche im allgemeinen wenig empfindlich. Rezeptoren des chemischen Sinnes müssen also über die ganze unbeschalte Oberfläche des Weichkörpers vorhanden sein. Es handelt sich anscheinend um Wechselsinneszellen, die zugleich auch zum Tasten dienen.

An den größtenteils mit Flimmerepithel besetzten und daher noch einige Zeit nach Trennung vom Körper selbständig umherschwimmenden Fühlern der Basommatophoren sind die Rezeptoren für den chemischen Sinn in einer nervenreichen Ansammlung an der Außenseite der Tentakelbasis lokalisiert. Fühlerlose Schnecken sind daher in ihrer chemischen Empfindlichkeit nicht behindert; erst nach Entfernung der Ten-

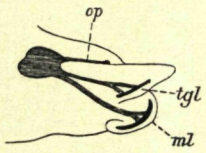


Fig. 93.
Lymnaea stagnalis L.
Chemische Sinnesorgane am Kopf. Schematisch.
op Nervus opticus.
tgl Tentakelganglion.
ml Mundlappen.
Die kräftigen Linien stellen die Sinneskalotten dar.
Nach P. B. Sarasin.

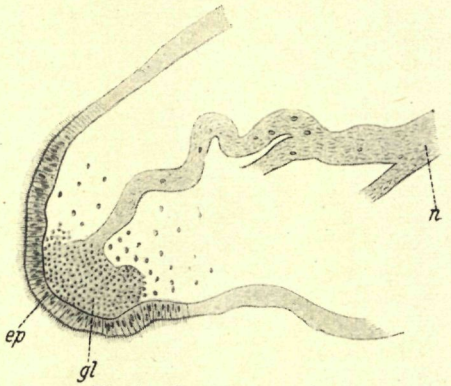


Fig. 94. *Lymnaea stagnalis* L.
Querschnitt durch den rechten Mundlappen eines jungen Exemplars. *gl* subepitheliales Ganglion. *ep* Flimmerepithel. *n* Nerv.
Vergrößert. — Nach P. B. Sarasin.

takelbasis tritt merkbare Verminderung der Aufnahme chemischer Reize ein. Diese an der Außenseite der Tentakelbasis befindliche Zone der Nervenanreicherung macht sich bei den Planorbiden als lappenartiger Vorsprung bemerkbar, welche Stelle bei einigen tropischen Planorbiden hingegen zu einer Tasche eingestülpt sein kann. Die bei *Physa* an der Unterseite des Fühlers oft bemerkbare Rinne entsteht dagegen nur zeitweilig durch Kontraktion. Von der Zone der Sinneskonzentration an der Fühlerbasis führen die Nerven zu einem an der Außenseite unter der Haut gelegenen Ganglion. Auch die Mundlappen tragen an ihren gestreckten unteren Flächen solche Sinneskalotten mit einem subkutanen Ganglion (Fig. 94). Innerviert werden die chemischen Sinnesorgane des Kopfes von den Cerebralganglien. Am vorderen, äußeren Rand der Mundlappen befindet

sich ein schmaler Wimperstreifen, der sich von den übrigen Flimmerepithelien der Körperoberfläche der Basommatophoren dadurch unterscheidet, daß seine Wimpern im allgemeinen nicht in Bewegung sind, jedoch auf äußere Reize hin und durch Impulse der Schnecke in Tätigkeit treten können. H. MERTON hat dieses willkürlich tätige Flimmerepithel der Mundlappenränder vorzugsweise an *Physa* (*Physa*) *acuta* Drap. untersucht und festgestellt, daß auch am abgeschnittenen Mundlappen die Bewegung des Flimmerepithels durch künstliche äußere Reize und durch Reizung des zugehörigen Nerven mit einem konstanten galvanischen Strom hervorgerufen werden konnte; nach Fortfall der die Wimperbewegung verhindernden Hemmungen schlug das Flimmerepithel unausgesetzt bis zum Gewebszerfall.

Das Osphradium (LACAZE-DUTHIERSsches Organ) der meisten wasserbewohnenden Basommatophoren ist ein mehr oder weniger tief eingesenkter Blindsack. Es besteht aus einer taschenartigen Hauteinstülpung mit Flimmerepithel und Sinneszellen; die Epithelzellen der Haut gehen unmittelbar in die des Organs über, werden in dessen Grunde jedoch höher und tragen einen nach vorn gerichteten Flimmerbesatz. Der Boden des Osphradiums wird von einem Ganglion umfaßt. Der zugehörige Nerv entspringt bei rechtsgewundenen Arten dem rechten, bei linksgewundenen Arten dem linken Parietalganglion (Supraintestinalganglion). Bei den *Physidae* und *Planorbidae* ist die Einstülpung des Osphradiums einfach (Fig. 95), bei den *Lymnaeidae* dagegen mit zwei Divertikeln versehen (Fig. 96). Bei den *Ancylidae* bleibt trotz Reduktion der Mantelhöhle das Osphradium erhalten, ist jedoch flacher, weit weniger tief eingesenkt.

Bei den landbewohnenden Basommatophoren ist ein Osphradium nicht mehr vorhanden. Bei *Phytia myosotis* Drap. weist aber nach P. PELSENEER ein rudimentäres Ganglion in der Nähe der Mantelöffnung auf den früheren Besitz eines Osphradiums hin (Fig. 85).

Die Funktion des Osphradiums bei den Basommatophoren bedarf weiterer Untersuchungen. Einen Hinweis in dieser Richtung gibt zweifellos die Tatsache, daß allgemein bei den wasserbewohnenden Mollusken Osphradien in den verschiedensten Ausbildungen vorhanden sind, daß jedoch ein Verlust des Osphradiums unabhängig voneinander innerhalb der verschiedenen Gastropodengruppen beim Übergang zum Landleben fast regelmäßig zu beobachten ist. Ein Zusammenhang dieses Organs mit dem Leben im Wasser ist deshalb als sicher anzunehmen. Daß es sich um ein chemisches Sinnesorgan handelt, geht aus seinem Bau hervor und wird auch nicht mehr bezweifelt. Da die landbewohnenden Basommatophoren stets von einem Medium umgeben sind, in dem die Tiere ihren Sauerstoffbedarf zur Atmung decken können, was bei den wasserbewohnenden Arten nicht immer der Fall ist, so liegt es nahe, das Osphradium der wasserbewohnenden Basommatophoren mit der Atmung in Verbindung zu bringen und es eher als ein Organ zur Erkennung der Beschaffenheit und des Sauerstoffgehaltes des umgebenden Wassers als zur Aufnahme allgemeiner chemischer Reize anzusehen.

Mit der hier geäußerten Ansicht über die Funktion des Osphradiums

bei den Basommatophoren sind auch die Untersuchungen von W. A. NAGEL in Einklang zu bringen. Er füllte bei einer an der Oberfläche des Wassers kriechenden *Lymnaea* mit einer feinen Pipette die ganze Mantelhöhle des Tieres mit Chininbisulfat, ohne daß zunächst irgendeine Reaktion bemerkbar war. Erst nach 15 bis 30 Sekunden zog sich die Schnecke langsam in ihre Schale zurück. Dabei kam sie mit dem Kopf in die reizende Substanz und kontrahierte sich nun sofort heftig. Außer mit Chinin

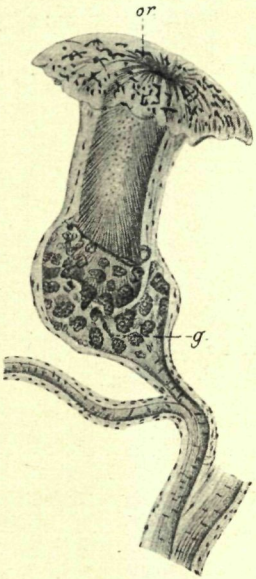


Fig. 95.
Planorbarius corneus L.
Osphradium. *or* Trichtereingang.
g Ganglion. Stark vergr.
Nach H. DE LACAZE-DUTHIERS.

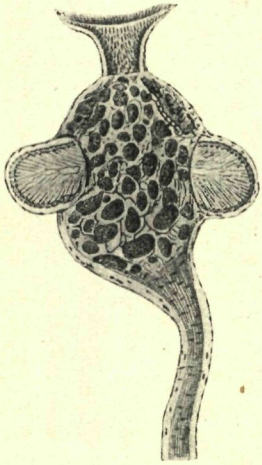


Fig. 96.
Lymnaea stagnalis L.
Osphradium. Stark vergr.
Nach H. DE LACAZE-DUTHIERS.

führte W. A. NAGEL diesen Versuch mit konzentrierter Lösung von Kaliumbichromat, Kokain 1 : 20, Essigsäure 1 : 250 und Strychnin 1 : 50 durch und hatte dasselbe Ergebnis. Danach scheint das Osphradium entweder mit diesen Stoffen nicht in Berührung gekommen zu sein, oder es ist als aerorezeptorisches Organ durch sie nicht besonders gereizt worden. Allgemein stellte W. A. NAGEL bei seinen Untersuchungen mit *Lymnaea stagnalis* L., *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., *Planorbarius corneus* L., *Planorbis planorbis* L. und *Planorbis carinatus* Müll. fest, daß der größte Teil der Körperoberfläche dieser Schnecken, vor allem auch der Mantel, auf schwache und mäßig starke chemische Reize nicht reagierte, sondern erst auf die allerstärksten. Zu einem anderen Ergebnis gelangte H. PIÉRON bei seinen Untersuchungen an *Lymnaea stagnalis* L. und *Radix auricularia* L. Er beobachtete, daß die Tiere gegenüber Anis, Lauch, Minze, Benzoë und Kampfer nicht allein am Kopf und am

Fußrand bis weit nach hinten stark reagierten, sondern auch im Gebiet des Osphradiums; ferner wurde die Atemöffnung sofort geschlossen und blieb so bei andauerndem Reiz. Dieser Unterschied in den Ergebnissen von W. A. NAGEL und H. PIÉRON ist wohl auf die starke Verschiedenheit der zur Anwendung gebrachten Stoffe zurückzuführen. Wenn auf die Reizstoffe H. PIÉRONs die Schnecken heftig reagierten, so ist wohl auch allgemein eine Reaktion des Mantelrandes anzunehmen und die Reizaufnahme nicht speziell mit dem Osphradium in Verbindung zu bringen.

Bei verschiedenen Basommatophoren ist die Aufnahmefähigkeit für chemische Reize an einzelnen Stellen der Körperoberfläche besonders ausgeprägt. Beispielsweise reagiert nach Untersuchungen von E. DEGNER *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. stark auf die Berührung der über die Schale umgeschlagenen Mantellappen mit einem Glasstab, der geringe Spuren von Schleim eines Egels der sich vorzugsweise von Wasserschnecken ernährenden Gattung *Glossosiphonia* Johns. aufweist. Sogar einen auffallenden Abwehrreflex konnte E. DEGNER in diesem Zusammenhang an *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. feststellen, bei dessen Auslösung neben mechanischen hauptsächlich chemische Reize mitwirken. Der Vorgang ist auf Seite IX. b 460—461 beschrieben. Daß tatsächlich chemische Reize bei diesem Abwehrreflex von ausschlaggebender Bedeutung sind, konnte W. L. WREDE durch Versuche über die Wirkung von verschiedenen Säuren, Alkalien und Salzen auf *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. und *Physa* (*Physa*) *acuta* Drap. zeigen. Bei den verwendeten Säuren und Alkalien trat die Abwehrreaktion allerdings nur selten auf; allein von Ameisensäure (1%) wird sie öfters ausgelöst. Stärker waren die Reaktionen aber bei manchen Salzen. So wurde der Abwehrreflex durch *NaCl* und NH_4Cl fast stets hervorgerufen, ziemlich regelmäßig durch $Na_2Cr_2O_7$ und $(NH_4)_2Cr_2O_7$; bei *KCl* tritt die Reaktion nur ausnahmsweise ein.

Sonst werden chemische Reize, vor allem die in der Natur vorkommenden, sowohl von den wasserbewohnenden als auch von den landbewohnenden Basommatophoren hauptsächlich mit den chemischen Sinnesorganen des Kopfes rezipiert. Diese unterscheiden sich von denen der Hautoberfläche durch die raschere und energischere Art des Reagierens auf chemische Reize. Trotzdem scheint eine Wahrnehmung auf größere Entfernungen im allgemeinen nicht stattzufinden, weder durch die Luft noch durch die Vermittlung des Wassers. Bei der Nahrungssuche kriecht die hungrige Schnecke beispielsweise anscheinend so lange planlos umher, bis sie zufällig in die Nähe von Futter gelangt. Sobald dann ein solches Tier chemisch gereizt wird, beginnt die Chemotaxis. Durch die Wasserbewegung wird es oft erleichtert werden, daß von Nahrungsbrocken ausgehende chemische Reize zu den Schnecken gelangen. Nach der Art des Stoffes und seiner Menge wird die Reichweite der Reizwirkung auf die Schnecken auch verschieden sein. So finden sich beispielsweise an einer verwesenden Tierleiche im Wasser meist recht bald zahlreiche Lymnaeiden zum Fraße ein. Auf alle Fälle wird die Schnecke durch das Konzentrationsgefälle des chemischen

Reizes zur Nahrung geleitet. Wenn in stehendem Wasser auch in der unmittelbaren Umgebung der Reizquelle ein Gefälle im Wirkungsfeld oft nicht vorhanden ist, so wird das Tier doch immerhin in die Nähe der Nahrung geführt, so daß dann meist einige wenige Suchbewegungen zum Ziel führen.

Im Prinzip ist die Aufnahme chemischer Reize durch die Sinnesorgane am Kopf bei landbewohnenden und bei wasserbewohnenden Basommatophoren gleich; eine getrennte Aufnahme verschiedener Arten von chemischen Reizen, je nachdem sie aus der Luft von gasförmigen oder aus dem Wasser von flüssigen Stoffen herrühren, findet bei den Basommatophoren nicht statt. Wenn man einem hungrigen Exemplar von *Phytia myosotis* Drap. faulende Pflanzenteile mit der Pinzette unmittelbar vor den Kopf hält, so beginnt sie ebenso mit Bewegungen der Radula wie eine *Lymnaea stagnalis* L., der man einen Nahrungsbrocken oder nur den ausgedrückten Extrakt etwa eines faulenden Fisches dorthin bringt.

Untersuchungen über die Fähigkeit, verschiedene Stoffe durch die chemischen Sinnesorgane am Kopf zu unterscheiden, hat W. A. NAGEL an wasserbewohnenden Basommatophoren ausgeführt. Er stellte fest, daß eine 10 bis 20%ige Lösung von Traubenzucker sowohl von *Lymnaea stagnalis* L. als auch von *Planorbarius corneus* L. als angenehm empfunden und aufgenommen wurde. Rohrzucker in der gleichen Konzentration wurde von *Lymnaea stagnalis* L. ebenfalls aufgenommen, reizte dagegen *Planorbarius corneus* L. negativ; erst in schwächeren Lösungen wurde Rohrzucker von letzterer Art angenommen. Milchzucker ergab bei *Lymnaea stagnalis* L. keine merkbaren Reaktionen, bei *Planorbarius corneus* L. die gleichen wie bei Traubenzucker. Individuelle Schwankungen im Verhalten der einzelnen Schnecken wurden bei allen Versuchen festgestellt, besonders unter den Lymnaeen; auch Glyzerin löste bei den verschiedenen Tieren bald gar keine, bald heftige Abwehrreaktion aus. Saccharin erwies sich in einer mit Hilfe des menschlichen Geschmackssinnes hergestellten Lösung, die etwa den Zuckerlösungen an „Süßigkeit" gleichkam, als abstoßend auf die Schnecken, wurde von Zucker also stets unterschieden. Wegen des leicht bitteren Beigeschmacks des Saccharins stellte W. A. NAGEL nun eine Zuckerlösung her, der er Chinin zusetzte in der Vermutung, eine ähnliche Wirkung wie mit Saccharin zu erreichen. Die Schnecken ließen sich dadurch jedoch nicht von den Freßbewegungen abhalten.

Durch Versuche an *Lymnaea stagnalis* L. mit verschiedenen Konzentrationen mehrerer Reizstoffe suchte B. HANSTRÖM die Reizschwellen festzustellen. Er fand als untere Konzentrationsgrenze, die nicht ganz exakt der Reizschwelle entspricht, bei Pikrinsäure 0,05%, bei Schwefelsäure 0,05% und bei Kochsalz 0,4%.

Zu einem abweichenden Ergebnis über den Sitz des chemischen Sinnes bei den Basommatophoren kam H. PIÉRON durch Untersuchungen an *Lymnaea stagnalis* L. und *Radix auricularia* L. Er legte auf die Mundregion des Tieres verschiedene Stoffe, wie Kalkkörner, Quarz, Gips, Pfeffer, Chinin, Kochsalz oder Zucker, und beobachtete, daß diese Gegenstände

alle wahllos aufgefressen wurden. Er schloß daraus, daß der chemische Sinn nur am Vorderrand des Fußes lokalisiert sein könne, mit dem die Nahrung vor der Aufnahme berührt würde. Das widerspricht jedoch den vorher genannten Untersuchungen und auch dem anatomischen Befund. Vielleicht ist H. PIÉRONs Versuchsergebnis damit zu erklären, daß die auf die Mundregion gelegten festen Gegenstände verschlungen wurden, ohne daß sie mit den chemischen Sinneskalotten in Berührung kamen.

Im Anschluß an den chemischen Sinn soll die galvanische Reaktion der Basommatophoren besprochen werden, da die hierfür empfindlichen Körperteile denjenigen entsprechen, die auch auf chemische Reize reagieren. Es liegen hierüber Untersuchungen von W. A. NAGEL an *Lymnaea stagnalis* L., *Planorbarius corneus* L. und *Planorbis planorbis* L. vor. Wenn in die Nähe einer im flachen Wasser kriechenden Schnecke zwei Poldrähte einer konstanten Stromquelle gebracht wurden, so bemerkte er, daß die beiden Elektroden ungleich stark auf das Versuchstier einwirkten und daß die eine bei Stromschluß, die andere bei Öffnung wirksam war; die Wirkung bestand in einer örtlichen Kontraktion des Körpers. Es zeigte sich, daß bei Stromschluß eine Reizung nur an der Anodenseite, bei Stromöffnung nur an der Kathodenseite erfolgte; die Anodenreizung war stets die stärkere. Am empfindlichsten waren bei der Schnecke die Mundlappen; darauf folgten die Fühler und der vordere Rand des Fußes, dann der übrige Fußrand, die Vorderseite des Kopfes und zum Schluß der Mantelrand, der nur wenig reizbar war. Zur Erklärung dieser Übereinstimmung der galvanischen Reaktion mit der Empfindlichkeit gegen chemische Reize nimmt W. A. NAGEL keine direkte Aufnahme des elektrischen Reizes durch die chemischen Sinnesorgane an, sondern eine solche auf dem Umwege über elektrolytische Vorgänge.

Auch eine Galvanotaxis stellte W. A. NAGEL bei wasserbewohnenden Basommatophoren fest. Solche Versuche gelangen am besten mit jungen, etwa 1 cm langen Lymnaen, während größere Tiere der Art und Planorbiden weniger empfindlich waren. In einem Versuchsbecken wurden 20 Schnecken möglichst gleichmäßig verteilt; die Elektroden (Zinkplatten) an beiden Enden des Beckens wurden geschlossen, sobald die Tiere umherkrochen. Bei Stromschluß erfolgte zunächst die bereits erwähnte Anodenerregung, die jedoch nach wenigen Sekunden wieder nachließ. Dann aber machte sich sofort bei den Versuchstieren die Tendenz bemerkbar, den Kopf von der Anode fort und zur Kathode hin zu wenden. Nach 20 bis 30 Sekunden hatte die Mehrzahl der Schnecken den Kopf und nach weiteren 30 Sekunden auch den ganzen Körper, der vorher senkrecht zur Stromrichtung gestanden hatte, nach der Kathode hin orientiert. Falls die Schnecken krochen, so bewegten sie sich auf die Kathode zu.

4. Lichtsinn. — Bei den Basommatophoren kommen nur Kopfaugen vor. Diese befinden sich am Grunde der Fühler; nur bei *Otina* sitzen sie an den Fühlern, etwas oberhalb ihrer Basis. Eine Rückbildung der Augen, wie sie auch bei Basommatophoren vorkommen kann (bei der Carychiidengattung *Zospeum* Bourg. in Höhlen), ist bei den Arten des Gebietes von Nord- und Ostsee nicht anzutreffen.

Der Bau des Basommatophorenauges ist recht einheitlich (Fig. 97); es handelt sich stets um ein geschlossenes, subepitheliales Blasenauge. Es liegt unter der Oberfläche hinter dem meist hügelartig vorgewölbten Epithel, das als sogenannte Pellucida externa an dieser Stelle durchsichtig geworden ist und keinerlei Drüsen- oder Sinneszellen aufweist. Unter der äußeren Pellucida rückt bei den Basommatophoren die Augenblase mehr oder weniger von der Haut weg, und es lagert sich ihr ein das Auge oft weit umgreifender, mit Flüssigkeit gefüllter Sinus vor, die

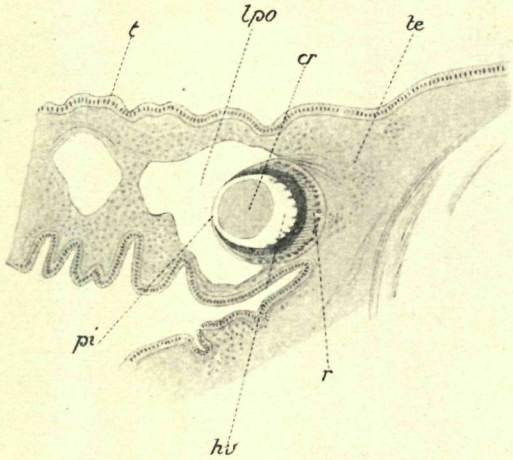


Fig. 97. *Physa* (*Physa*) *acuta* Drap. Längsschnitt durch Auge und Tentakel. *t* Tentakel. *te* Bindegewebe mit Muskelfasern. *lpo* praecorneale Lakune. *pi* Pellucida interna. *cr* Linse. *hv* Glaskörper. *r* Retina. Stark vergr. — Nach V. Pilossian.

praecorneale Lakune; dadurch mag das Auge vor Verletzungen in hohem Maße geschützt sein, ohne in seiner Leistungsfähigkeit wesentlich beeinträchtigt zu werden. Die vordere durchsichtige Wandung der Augenblase, die Cornea oder Pellucida interna, besteht aus einem einschichtigen Epithel von pigmentlosen Zellen mit basalwärts gelegenen kleinen Kernen. Durch die Pellucida interna gelangen die Lichtstrahlen ungehindert in das Innere der Augenblase.

Anschließend an die Pellucida interna wird der größere Teil der Wandung der Augenblase durch die ebenfalls einschichtige Retina gebildet, die sich durch ihre Pigmentierung deutlich von der Pellucida interna abhebt. Ihr Gewebe enthält zwei Arten von Zellen: die lichtempfindlichen Sinneszellen, die als Sehzellen zu bezeichnen sind, und die Stützzellen. Die Sehzellen sind meist schlanke, pigmentarme oder pigmentlose Zellen mit basalgelegenem Kern, deren Fortsätze an der Basis nach der Ansatzstelle des Sehnerven hin konvergieren. An dem nach dem Augeninnern gerichteten Ende der Sehzellen laufen die sie durchziehenden Neurofibrillen in einen vorspringenden Saum feinster Stiftchen aus, der eigentlichen lichtrezipierenden Elemente. Bei *Physa* verbreitert sich der anfangs schmale Ausläufer der Sehzellen nach V. Pi-

LOSSIAN nach der Spitze zu gabelartig (Fig. 98); der gesamte Fortsatz ist mit Stiftchen besetzt.

Die derberen Stützzellen mit ovalem, basalwärts gelegenem Kern, die mit Ausnahme ihres basalen Teiles völlig von einem körnigen Pigment erfüllt sind, umgeben seitlich gruppenartig die Sehzellen. Sie sind ihre Stützelemente und halten Lichtstrahlen aus anderen Richtungen von ihnen fern. Die basalen Enden der Stützzellen stehen nicht mit den Sehnerven in Verbindung, sind also nicht sensibel, wie das irrtümlicherweise V. PILOSSIAN für *Physa* angegeben hat.

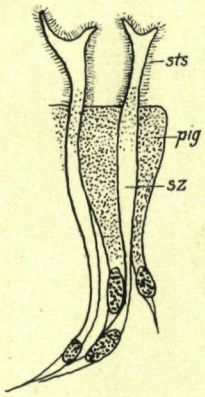


Fig. 98.
Physa (*Physa*) *acuta* Drap.
Zellen der Retina.
sz Sehzelle.
sts Stiftchensaum.
pig Stützzelle.
Stark vergr.
Nach V. PILOSSIAN.

Im Innern des Blasenauges befindet sich die Linse, ein stark lichtbrechender Körper von meist regelmäßig kugeliger Gestalt. Hinter der Linse wird das Blasenauge von dem Glaskörper, einer weichen, homogenen Masse, ausgefüllt.

Nach außen ist das Auge von einer Bindegewebskapsel umschlossen. Am inneren Pol des Auges tritt der Sehnerv (Nervus opticus) aus, der in das Cerebralganglion führt.

Die optischen Leistungen des Basommatophorenauges beschränken sich nicht allein auf die Wahrnehmung von Lichtintensitäten; das Auge reagiert auch auf gewisse Farbunterschiede. Schon 1884 stellte V. GRABER an *Lymnaea stagnalis* L. und *Planorbarius corneus* L. nach der Zweikammermethode fest, daß sich die Tiere im Blau und nicht im Rot ansammelten. Doch erscheint es unsicher, ob bei diesem Versuch auf die Gleichheit der Lichtintensität der Farben hinreichend geachtet wurde, weil sich sonst das Verhalten der Versuchstiere auch nach der Lichtstärke gerichtet haben kann. Eine Bestätigung brachten in neuerer Zeit die Versuche von H. LICHE an *Lymnaea stagnalis* L. Er fand nach der Labyrinthmethode, daß die Tiere Rot von den Farben Blau, Grün und Gelbbraun unterscheiden konnten; Rot wurde immer gemieden. Ob die Schnecken allerdings die anderen Farben voneinander zu unterscheiden vermochten, konnte H. LICHE nicht feststellen. Er beobachtete ferner, daß die Helligkeit der Farben bei der Farberkennung mitbestimmend ist, da der Reizwert einer Farbe durch Erhöhung der Lichtintensität gesteigert wurde. Aber auch bei dieser Versuchsreihe wurde Rot in bedeutend geringerem Maße besucht, obgleich es in allen Fällen die anderen Farben an Intensität bei weitem übertraf. Somit dürften also für das Erkennen der Farben des Spektrums durch die Basommatophoren die Strahlenarten auf der Seite des langwelligen Lichtes einen geringeren Reizwert besitzen; ob die anderen Farben voneinander unterschieden werden, bleibt noch zu untersuchen.

Wenn so das Basommatophorenauge außer Lichtintensitäten auch gewisse Farbunterschiede wahrnimmt, so sind doch seine Leistungen nicht

erheblich. Für die Fähigkeit einer Bilderzeugung der Umwelt ist das Auge wohl nicht ausreichend. Gegenstände werden erst auf kürzeste Entfernungen bei starken Unterschieden in den Helligkeitswerten erkannt, so daß sich die Tiere in den meisten Fällen bis zur Berührung mit den tastenden Tentakeln auf ein Hindernis zu bewegen. Wichtig aber ist das Auge für die Basommatophoren zum Richtungssehen. Das Auge beherrscht nämlich den Tonus gewisser Muskelgruppen. Infolge dieser Tonusfunktion des Auges kriecht eine einseitig geblendete Schnecke auch bei parallelstrahligem Licht im allgemeinen nicht mehr geradeaus.

Untersuchungen über phototaktisches Verhalten bei Basommatophoren haben V. GRABER und V. WILLEM nach der Zweikammermethode ausgeführt. Bei V. GRABER hatten sich von den auf die Grenze zwischen Licht und Schatten gebrachten Tieren nach einer gewissen Beobachtungszeit bei der Art *Lymnaea stagnalis* L. 90 Exemplare im Licht und 26 im Schatten, bei *Planorbarius corneus* L. 184 im Licht und 86 im Schatten angesammelt, weshalb beide Arten als leucophil angesprochen wurden. Bei ebenso ausgeführten Versuchen von V. WILLEM wurden *Lymnaea stagnalis* L. und *Radix limosa* L. (= *ovata* Drap.) als leucophil, *Planorbarius corneus* L., *Planorbis planorbis* L., *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. und *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. als leucophob bezeichnet. Später stellte dann H. LICHE nach der Labyrinthmethode an Exemplaren von *Lymnaea stagnalis* L. fest, daß diese ausgesprochen positiv phototaktisch reagierten, womit er die Ergebnisse von V. GRABER und V. WILLEM an dieser Art bestätigte. Bei der Posthornschnecke *Planorbarius corneus* L. aber waren V. GRABER und V. WILLEM zu entgegengesetzten Ergebnissen gelangt. Allgemein scheinen die Basommatophoren doch nicht immer sehr zuverlässig in einer Richtung phototaktisch zu reagieren, und die Tiere können je nach den Umständen positiv oder negativ phototaktisch sein, wobei der entsprechende Zustand durch bestimmte Lebenslagen ausgelöst wird. So konnte bei der Strandschnecke *Phytia myosotis* Drap. festgestellt werden, daß sie in trockener Umgebung ausgesprochen negativ phototaktisch ist, während in feuchter Umgebung keinerlei phototaktische Reaktion eintritt.

Auf die Kriechbewegungen der mit Augen ausgestatteten Basommatophoren hat eine Photomenotaxis (Lichtkompaßorientierung) einen erheblichen Einfluß. Sie ermöglicht den Tieren in der Natur ein geradliniges Kriechen in beliebiger Richtung. Bei einer nahen Lichtquelle mit radiären Strahlen wird allerdings die Kriechbewegung je nach der Größe ihres Winkels zur Richtung der Lichtstrahlen mehr oder weniger gekrümmt sein. Der Nachweis einer Photomenotaxis ließ sich an Exemplaren von *Lymnaea stagnalis* L. erbringen, die auf dem Glasboden eines Aquariums, das von der Seite durch eine Glühbirne beleuchtet wurde, in beliebiger Richtung krochen. Durch eine rasche Veränderung der Stellung der Glühbirne vor den Seiten des Aquariums konnte die Richtung der Kriechbahn geändert werden; das Tier machte zunächst Suchbewegungen, wobei das Vorderende der Kriechsohle oft teilweise vom Boden losgelöst wurde, und kroch dann in der neuen Richtung entsprechend der Verlegung der Lichtquelle weiter. Einzelheiten über die Photomenotaxis bei den Basommato-

phoren, besonders über die Methode der photomenotaktischen Orientierung, bleiben noch zu untersuchen, was vor allem in Hinblick auf einen Vergleich mit den bei anderen *Euthyneura* (*Cephalaspidea, Sacoglossa, Nudibranchia, Stylommatophora*) erzielten Ergebnissen von Bedeutung erscheint.

Neben der Aufnahme von Lichtreizen durch das Auge kommt wohl allen Basommatophoren außerdem ein diffus verteilter Hautlichtsinn zu. Durch ihn sind die Tiere in der Lage, verschiedene Lichtintensitäten wahrzunehmen. Bei den Versuchen über das Farbunterscheidungsvermögen an *Lymnaea stagnalis* L. durch H. LICHE krochen die geblendeten Versuchsschnecken stets in das quantitativ hellere Licht; eine Farbunterscheidung durch den Hautlichtsinn war nicht festzustellen, eine solche vielmehr allein an die Augen gebunden. Die Existenz des Hautlichtsinnes ist auch an der Auslösung eines Beschattungsreflexes zu erkennen, der in gleicher Weise und unverminderter Stärke bei geblendeten Schnecken eintritt. Wenn nämlich über ein Exemplar von *Lymnaea stagnalis* L. oder *Planorbarius corneus* L., das dem Tageslicht oder dem elektrischen Licht im Laboratorium ausgesetzt ist, ein Schatten hinübergeleitet wird, so zieht sich das Tier zusammen, zuweilen sogar ganz in die Schale zurück. Ebenso reagiert die Schnecke, wenn das Licht plötzlich abgeblendet wird. Wenn dagegen umgekehrt dunkel gehaltene Schnecken plötzlich beleuchtet werden, so tritt eine Reaktion nie ein. Es handelt sich also hier um einen durch Beschattung ausgelösten Schutzreflex. Die Leichtigkeit seiner Auslösung ist durch äußere Umstände beeinflußbar; so gelingt sie schnell bei optimalen Temperaturen, schwer dagegen in kälterem Wasser. Bei häufiger Wiederholung der Beschattung klingt die Reaktion ab. H. PIÉRON stellte bei Untersuchungen an *Lymnaea stagnalis* L. fest, nach wieviel Reizungen (je 15 Verdunkelungen in Intervallen von je 10 Sekunden) die Reaktion ausblieb, also eine Gewöhnung eingetreten war. Unter 22 Versuchsreihen erreichte er ein Ausbleiben der Reaktion

in 16 Fällen nach 11 Reizungen,
„ 4 „ „ 10 „ ,
„ 1 Fall „ 9 „ ,
„ 1 „ „ 7 „ .

Ferner untersuchte H. PIÉRON, wie lange eine solche Gewöhnung anhielt und wie groß die Ersparnis an Reizungen bei verschieden langen Intervallen zwischen den Reizungen war. Es ergab sich:

Intervall zwischen den Reizungen	Ersparnis an Reizungen in %
20 Sek.	90,90
30 „	81,81
40 „	72,72
1 Min.	71,38
2 „	59,85
5 „	49,96
10 „	42,74
20 „	36,36
60 „	18,18
120 „	10,00

Nach dem Verlauf von 24 Stunden war jegliche Gewöhnung verschwunden.

5. Ortsgedächtnis. — Über ein Ortsgedächtnis bei Basommatophoren, die im Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommen, ist nichts bekannt geworden. Eine ausgesprochene Heimkehrfähigkeit zu dem alten Standort findet sich unter den Basommatophoren bei der in und kurz unter der Gezeitenzone vorkommenden Gattung *Siphonaria* Sow. Ebenso wie bei der an demselben Biotop lebenden Prosobranchiergattung *Patella* L. kriechen die Tiere bei Flut auf Nahrungssuche, kehren aber zum alten Platz zurück, bevor Ebbe eintritt. Auch wenn man sie an eine andere Stelle setzt, finden die Schnecken zu ihrem Standort zurück, falls die Entfernung nicht größer ist als ungefähr 15 *cm*. Bei weiteren Entfernungen wird der Standort im allgemeinen nicht wiedergefunden, und das Tier irrt umher, bis es endlich einen neuen Standort erwählt. Da die Schnecke nicht immer ihren alten Freßspuren folgt, ist es nicht offensichtlich, durch welche Orientierung sie zurückfindet; anscheinend spielt dabei der chemische Sinn eine bedeutende Rolle. Ob bei der Rückkehr dieser Schnecken der Gezeitenzone zu ihrem Ausgangspunkt auch eine Geomenotaxis wirksam wird, ist nicht geklärt. Eine solche könnte man bei der meist vorhandenen Neigung des Strandes vermuten; doch konnte ich an Exemplaren der Prosobranchiergattung *Patella* L. feststellen, daß im Freien die Tiere auch auf völlig horizontalen Flächen nach der Nahrungssuche zu ihrem alten Platz zurückkehrten. An eine Photomenotaxis ist noch weniger zu denken, da diese während der Flut unternommenen Kriechbewegungen unabhängig von der Tageszeit auch nachts ausgeführt werden.

6. Dressurversuche. — Dressurversuche mit Basommatophoren haben allgemein die sehr begrenzte Lernfähigkeit dieser Tiere erwiesen. Schon aus den bereits auf S. IX. b 376 erwähnten Versuchen von H. PIÉRON über den Beschattungsreflex bei *Lymnaea stagnalis* L. ergab sich eine Gewöhnung bei der Wiederholung der Beschattung in regelmäßigen Intervallen; aber bereits nach 24 Stunden war jegliche Gewöhnung wieder verloren gegangen.

F. J. J. BUYTENDIJK hat Versuche zur Erprobung der Lernfähigkeit an einer artlich nicht festgelegten Lymnaeide aus den Niederlanden angestellt. Er löste solche Tiere von der Unterlage ab und ließ sie auf den Boden des Aquariums herabsinken, wo sie mit der Schalenmündung nach oben lagen. Nach einer gewissen Zeit kamen die Tiere mit dem Kopffuß aus der Schale hervor, hefteten die Fußsohle wieder auf den Boden und richteten sich auf. Die Zeit bis zu diesem Vorgang und seine Dauer wurden bei häufiger Wiederholung immer kürzer. Die Tiere hatten sich anscheinend an den Vorgang gewöhnt, und die Abwehraktion gegen das Loslösen von der Unterlage war mit der Zeit weniger nachhaltig geworden.

Ferner bemühte sich F. J. J. BUYTENDIJK ohne Erfolg, Schnecken derselben Art daran zu gewöhnen, auf dem Weg zur Wasseroberfläche

eine Glasröhre zu vermeiden, die am oberen Ende geschlossen und mit Wasser gefüllt war, die ihnen daher keine Möglichkeit zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses bot. Das zur Atmung nach oben strebende Tier kroch vielmehr immer wieder in die Glasröhre hinein und erst nach einigen Kriechbewegungen innerhalb der Röhre wieder heraus. Es war der Schnecke nicht möglich, in Erinnerung zu behalten, daß ein Hineinkriechen in die Glasröhre ihr keine Möglichkeit der Sauerstoffaufnahme brachte.

W. FISCHEL versuchte ein Exemplar einer Lymnaeidenart, bei der es sich nach der Abbildung um *Lymnaea stagnalis* L. handelte, durch Reizung daran zu gewöhnen, vor einer Reihe kleiner Steine selbständig rechtwinklig zur Seite zu kriechen. Nach 100 in 14 Tagen angestellten Versuchen wurde die Dressur abgebrochen; bei den letzten 10 Versuchen hat sich die Schnecke sechsmal selbständig vor den Steinen zur Seite gewandt. Die Dressur ist also nicht ganz erfolglos geblieben; doch sind die Leistungen des Tiers immerhin so unsicher, daß mit ihnen eine zuverlässige Dressur nicht erreicht wurde. Untersuchungen anderer Autoren mit ausländischen Basommatophoren ergaben ähnlich geringe Lernleistungen.

Fortpflanzung Sämtliche Basommatophoren sind Zwitter, und zwar handelt es sich stets um einen simultanen Hermaphroditismus, d. h. während der Zeit der Geschlechtsreife läuft in demselben Tier sowohl Spermiogenese als auch Oogenese ab. In der Gonade werden Spermatozoen und Eier nebeneinander in den gleichen Acini hervorgebracht.

Der Bau der Geschlechtsorgane ist ein wichtiges Merkmal für die Systematik der Schnecken. Sie sind bei den Basommatophoren von allen anderen Organen und Hohlräumen stets völlig getrennt. Die Geschlechtsöffnungen befinden sich bei rechtsgewundenen Arten auf der rechten, bei linksgewundenen auf der linken Körperseite. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt am Kopf hinter dem betreffenden Fühler, die weibliche weiter rückwärts, meist unter dem Mantelrand.

Bei gewissen primitiven Basommatophoren, zu denen im Gebiet der Nord- und Ostsee die strandbewohnenden *Ellobiidae* gehören (Fig. 99), geht von der Zwitterdrüse im allgemeinen ein Zwittergang aus, von dessen Wandungen die drüsigen Elemente sich noch nicht so scharf zu besonderen Drüsen abgesetzt haben, wie das bei den weiter spezialisierten Basommatophoren der Fall ist. Im oberen Teil des Zwitterganges sind in dessen Wand drüsige Bestandteile in Form einzelner Follikel als Eiweißdrüse eingelagert; ihm schmiegt sich eine lange, schlauchartige Nidamentaldrüse an, die weiter unten einmündet. Nicht weit vom Porus sitzt dem Gang eine meist mit einem langen Kanal versehene Bursa copulatrix (auch Receptaculum seminis genannt) an. Bei einigen Ellobiidengruppen, die jedoch in dem zu behandelnden Gebiet nicht vertreten sind, führt von dieser Genitalöffnung allein eine

offene Flimmerrinne zu dem weiter vorn gelegenen Penis; erst an dessen Basis geht die Flimmerrinne dann in einen geschlossenen Samenleiter über. Die Geschlechtsorgane dieser Formen sind also in ihrem Bau noch ähnlich denen der verwandten Cephalaspideen. Bei allen im Gebiet von Nord- und Ostsee vorkommenden strandbewohnenden Basommatophoren wird aber das Sperma bereits von der hinteren Genitalöffnung durch ein geschlossenes, durchweg flimmerndes Vas deferens nach vorn zum Penis geleitet. Der Penis ist retraktil.

Bei *Otina* (Fig. 100) sind die Anhangsdrüsen am Zwittergang schärfer getrennt; auf eine umfangreiche Zwitterdrüse folgt zuerst die Eiweißdrüse, dann eine kompakte, in einen oberen und einen unteren Abschnitt geteilte Nidamentaldrüse. Kurz vor der Teilung des Zwitterganges mündet in ihn ein mit einem langen Kanal versehenes, in seiner Funktion noch nicht restlos geklärtes, meist als Vesicula seminalis bezeichnetes Gebilde. Darauf teilt sich der Zwittergang in einen männlichen und einen weiblichen Gang. Letzterer trägt an seinem proximalen Ende die Bursa copulatrix und mündet dann weit vorn hinter dem Mundlappen. Das geschlossene Vas deferens führt noch weiter nach vorn zum einstülpbaren Penis.

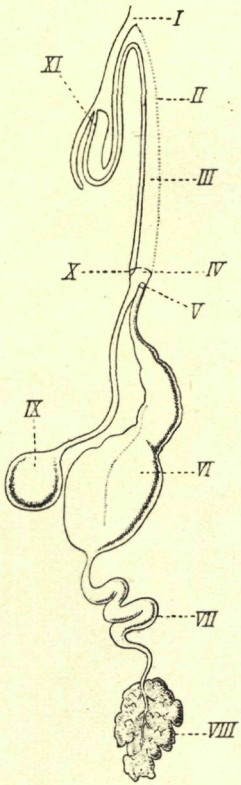
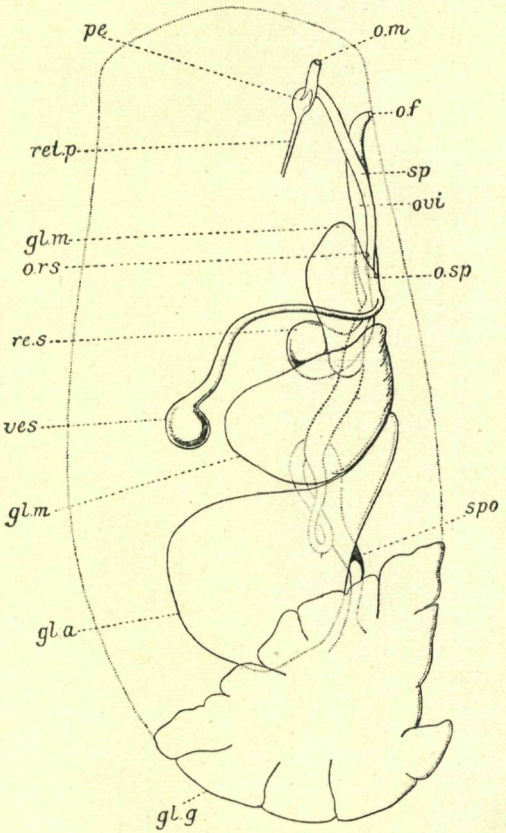


Fig. 99.
Phytia myosotis Drap.
Geschlechtsorgane.
I männlicher Porus. *II* Rand der Lateralfurche. *III* Vas deferens. *IV* Öffnung der Vagina. *V* Öffnung des Zwitterganges in die Vagina. *VI* Nidamentaldrüse. *VII* Zwittergang. *VIII* Zwitterdrüse. *IX* Bursa copulatrix. *X* Beginn des Vas deferens. *XI* Penis.
Vergr. — Nach P. Pelseneer.

Bei den wasserbewohnenden Familien der Basommatophoren, die im Gebiet von Nord- und Ostsee vorkommen, den *Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae* und *Ancylidae*, führt von der Zwitterdrüse der Zwittergang, an dem in wechselnder Zahl Ausbuchtungen, die Vesiculae seminales, vorhanden sind, nur bis zu einer scharf abgesetzten Eiweißdrüse, wo er sich dann in einen Samenleiter und einen Eileiter teilt, die nun getrennt weiter zu ihren Geschlechtsöffnungen verlaufen. Von den Wänden beider Gänge sondern sich gewisse Drüsen ab, auf der männlichen Seite die Prostata (Fig. 101), auf der weiblichen außer der Eiweißdrüse unterhalb von ihr noch die Nidamentaldrüse. Die drüsigen Teile des Ovidukts können oft in verschiedene Abschnitte oder Säcke zerlegt sein. Kurz vor der Öffnung des Ovidukts, dessen distales Ende als Vagina bezeichnet wird, mündet die mit verschieden langem Kanal versehene, bei ge-

schlechtsreifen Tieren pralle Bursa copulatrix. Das Vas deferens führt zu dem retraktilen Penis. Durch verschiedenartige Ausbildung der einzelnen Elemente, ihre Reduktion oder weitere Spezialisierung, entsteht eine große Mannigfaltigkeit im Bau der Geschlechtsorgane.

Erhebliche Schwankungen weist auch die Ausbildung des Penis bei den einzelnen Arten auf. Die von den früheren Bearbeitern gebrauchte



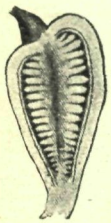


Fig. 101.
Radix limosa L.
Schnitt durch die Prostata, ihren drüsigen Aufbau zeigend.
Vergr. 10:1.
Nach J. W. Taylor.

Fig. 100. *Otina otis* Turt. Geschlechtsorgane. *gl. g* Zwitterdrüse. *spo* Zwittergang. *o. sp* Beginn des Vas deferens. *sp* Vas deferens. *pe* Penis. *ret. p* Penisretraktor. *o. m* männlicher Porus. *gl. a* Eiweißdrüse. *gl. m* Nidamentaldrüse. *ves* Vesicula seminalis. *re. s* Bursa copulatrix. *o. rs* Mündung des Bursakanales. *ovi* Ovidukt. *o. f* weiblicher Porus. Vergr. — Nach P. Pelseneer.

verschiedene Nomenklatur erschwert oft den Vergleich. Es erscheint zweckmäßig, das gesamte Organ, das in zurückgezogenem Stadium von der Einmündung des Vas deferens bis zur männlichen Genitalöffnung reicht, als Penis zu bezeichnen. Er besteht aus dem äußeren und dem inneren Penisschlauch, sowie dem Penisendstück.

Der distal gelegene äußere Penisschlauch ist präputiumartig. Er führt in den inneren Penisschlauch über, der sich an das Vas deferens anschließt und in seinem Innern das Penisendstück enthält. Dieses ist

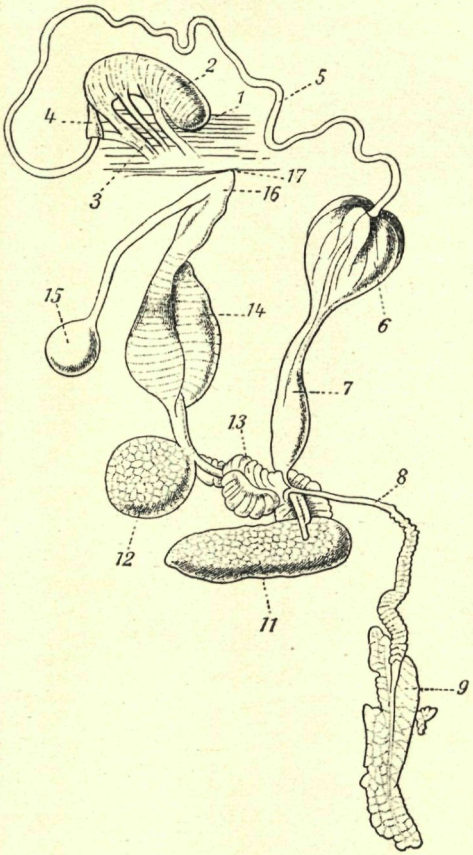


Fig. 102. *Lymnaea stagnalis* L. Geschlechtsorgane. *1* männlicher Porus. *2* äußerer Penisschlauch. *3* Protraktoren des Penis. *4* innerer Penisschlauch. *5* Vas deferens. *6* Prostata. *7* abgeplattete Erweiterung des Spermiodukts. *8* Zwittergang mit Vesiculae seminales. *9* Zwitterdrüse. *11* Eiweißdrüse. *12* Nidamentaldrüse. *13* abgeplatteter Teil des Ovidukts. *14* Uterus. *15* Bursa copulatrix. *16* Vagina. *17* weiblicher Porus. Vergr. — Nach E. Baudelot.

der vorderste Teil des zur Begattung ausgestreckten Penis und zentral durchbohrt. Seine Öffnung liegt an der Spitze oder seitlich hinter dieser. Das Penisendstück kann durch Kalkeinlagerung verstärkt werden, Haftpapillen oder ein durch Cuticularisierung entstandenes und als Reizorgan wirkendes Stilett aufweisen.

Bei den *Lymnaeidae* (Fig. 102) erweitert sich der Zwittergang an zwei Seiten zu zahlreichen Vesiculae seminales. Die Eiweißdrüse ist im allgemeinen sehr groß, häufig nierenförmig. Der obere Teil des Oviduktes ist abgeplattet und stark gewunden. Die Nidamentaldrüse ist scharf ab-

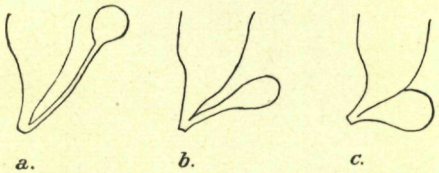


Fig. 103
Bursa copulatrix der *Radix*-Arten, der Vagina ansitzend.
a. Radix auricularia L. *b. Radix neglecta* C. Bttg.
c. Radix limosa L. Vergr. — Originale.

gesetzt, kugelförmig oder blindsackartig. Dann erweitert sich der Ovidukt zu einem meist weiten, etwas abgeplatteten birnenförmigen Uterus mit quergestreifter Wand und einer longitudinalen Rinne. Nach dem weiblichen Porus hin geht der verschmälerte Uterus in die Vagina über, die die Bursa copulatrix aufnimmt. Die Gestalt der Bursa copulatrix ist verschieden, teils mit langem Kanal, teils ohne merklich abgesetzten Ausführungsgang; sie kann bei den Lymnaeiden als Artmerkmal Verwendung finden. So ist beispielsweise in der Gattung *Radix* Montf. die Bursa copulatrix bei *Radix auricularia* L. rundlich mit langem, dünnem Kanal, bei *Radix neglecta* C. Bttg. birnenförmig und mit einem zwar kurzen, doch deutlich abgesetzten Kanal, bei *Radix limosa* L. ebenfalls birnenförmig, doch fast ohne Kanal der Vagina ansitzend (Fig. 103). Der Spermiodukt weist eine umfangreiche Prostata von wechselnder Gestalt auf, meist birnenförmig oder abgeplattet kugelig; oberhalb der Prostata ist der männliche Gang häufig erweitert und abgeplattet, gelegentlich zottig (bei *Galba palustris* Müll.). Das Vas deferens leitet in den inneren Penisschlauch,

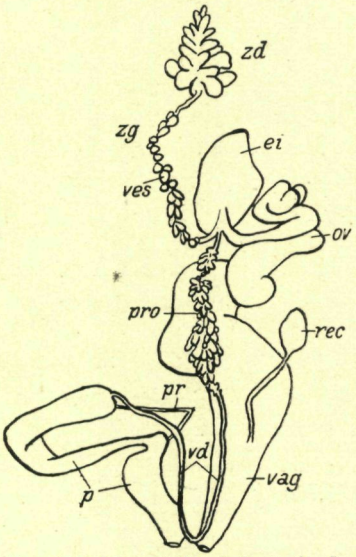


Fig. 104. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Geschlechtsorgane.
zd Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang. *ves* Vesiculae seminales. *ei* Eiweißdrüse. *ov* Ovidukt. *rec* Bursa copulatrix. *vag* Vagina. *pro* Prostata. *vd* Vas deferens. *pr* Penisretraktor. *p* Penis. Vergr. — Nach L. Soós.

der in den erweiterten äußeren Penisschlauch übergeht; in dem inneren Penisschlauch ruht das zylindrische, zentral durchbohrte Penisendstück. Die Größenverhältnisse zwischen den Penisteilen sind bei den einzelnen Arten verschieden. Beide Penisschläuche haben ihren Retraktor; außerdem setzen einige Protraktoren an.

Der Geschlechtsapparat der *Physidae* (Fig. 104) trägt am Zwittergang zahlreiche Vesiculae seminales. Am Ovidukt befindet sich keine abgesetzte Nidamentaldrüse; dagegen sind einige, zum Teil drüsige, blindsackartige Ausbuchtungen vorhanden. Bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. mündet die mit einem langen Kanal versehene Bursa copulatrix ziemlich weit oben in die Vagina. Dem Samenleiter sitzt die Prostata auf eine größere Strecke in Gestalt zahlreicher kleiner Drüsenläppchen an. Bei *Physa* erweitert sich das Vas deferens distal zu einem schlanken, birnenförmigen inneren Penisschlauch, der sich nach einem scharf abgesetzten Ringwulst ziemlich unvermittelt in den zylindrischen äußeren Penisschlauch erweitert. Der innere Penisschlauch enthält das langgestreckte Endstück, das bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. gegen die Spitze hin etwas anschwillt. Am Übergang des inneren in den äußeren Penisschlauch befindet sich eine Papille, neben der eine klebriges Sekret absondernde Drüse ausmündet; sie dürfte als Haftpapille die Aufgabe haben, während der Begattung dem Penis Halt zu geben.

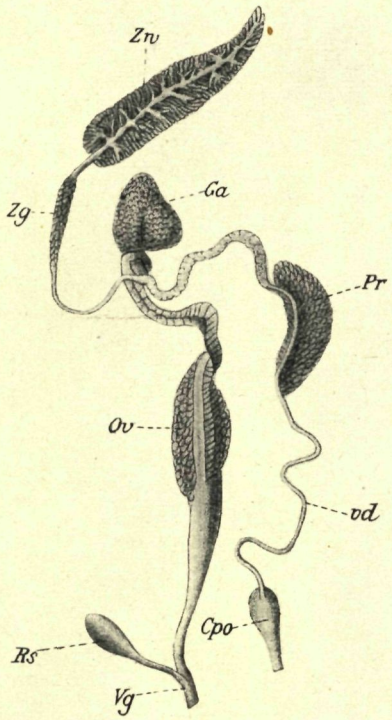


Fig. 105.
Planorbarius corneus L. Geschlechtsorgane. *Zw* Zwitterdrüse. *Zg* Zwittergang mit Vesiculae seminales. *Ga* Eiweißdrüse. *Pr* Prostata. *vd* Vas deferens. *Cpo* Penis. *Ov* Ovidukt. *Rs* Bursa copulatrix. *Vg* Vagina. Vergr. — Nach O. Buchner.

Unter den *Planorbidae* (Fig. 105—108) sind bei den Gruppen mit langsam zunehmenden, zahlreichen Schalenwindungen und außerordentlich langem, schlauchartigem Eingeweidesack die Geschlechtsorgane oft erheblich in die Länge gezogen. Die Zwitterdrüe ist bei *Planorbarius corneus* L. in den Mitteldarmsack eingebettet; bei den übrigen im Gebiet der Nord- und Ostsee vertretenen Arten füllt sie die Spitze des Eingeweidesackes aus. Der Zwittergang trägt oft zahlreiche Vesiculae semi-

nales. Die Eiweißdrüse hat bei den meisten Planorbiden des zu behandelnden Gebietes eine längliche Gestalt; nur bei *Planorbarius* Fror. ist sie mehr kompakt, etwa birnenförmig (Fig. 105). Der Ovidukt ist fast in seiner ganzen Länge drüsig, ohne scharf abgesetzte Nidamentaldrüse; durch verschiedene Ausbildung des Drüsenbesatzes kann er in einzelne Abschnitte

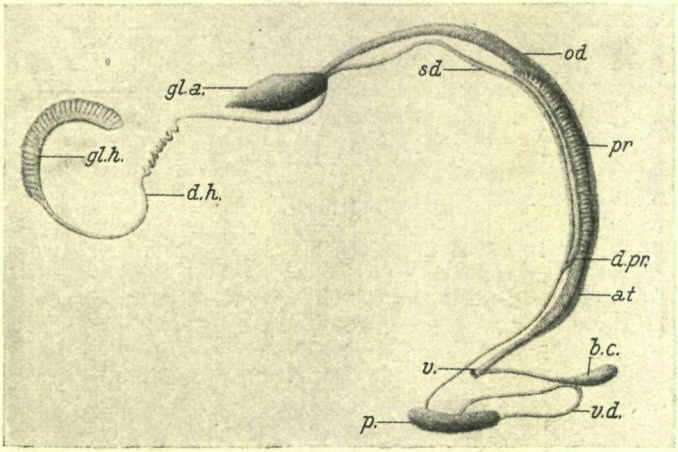


Fig. 106. *Planorbis planorbis* L. Geschlechtsorgane. *gl. h.* Zwitterdrüse. *d. h.* Zwittergang. *sd* Spermiodukt. *pr* Prostata. *d. pr.* Ductus prostaticus. *v. d.* Vas deferens. *p* Penis. *gl. a.* Eiweißdrüse. *od* Ovidukt. *at* Uterus. *v.* Vagina. *b. c.* Bursa copulatrix. Vergr. — Nach A. Soós.

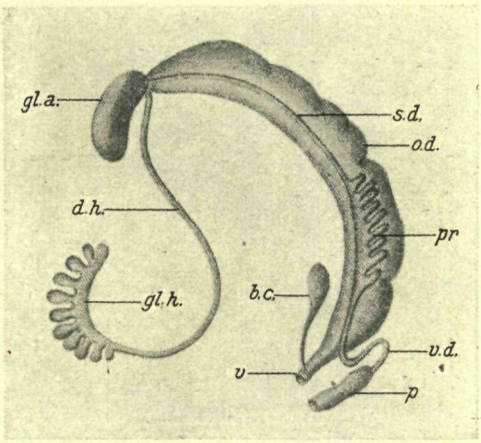


Fig. 107.
Gyraulus (*Armiger*) *crista* L. Geschlechtsorgane. *gl. h.* Zwitterdrüse. *d. h.* Zwittergang. *s. d.* Spermiodukt. *pr* Prostata. *v. d.* Vas deferens. *p* Penis. *gl. a.* Eiweißdrüse. *o. d.* Ovidukt. *v* Vagina. *b. c.* Bursa copulatrix. Vergr. — Nach A. Soós.

zerlegt sein, von denen ein oberhalb der Vagina gelegener oft als Uterus unterschieden wird. Eine meist keulenförmige Bursa copulatrix mündet mit kurzem Kanal in die Vagina. Der stets stark flimmernde Samenleiter trägt eine deutlich abgesetzte Prostata, die bei den Gattungen *Planorbis* Müll. und *Anisus* Stud. mit ihm gar nur noch durch den Ductus prostaticus verbunden ist (Fig. 106). Eine große Mannigfaltigkeit weisen die Planorbiden in der Ausbildung des Penis auf, der bei verschiedenen Gattungen ein Stilett trägt. Nachdem man schon vorher Arten mit und ohne Stilett unterschieden hatte, stellte O. BUCHNER in der Ausbildung des Penis

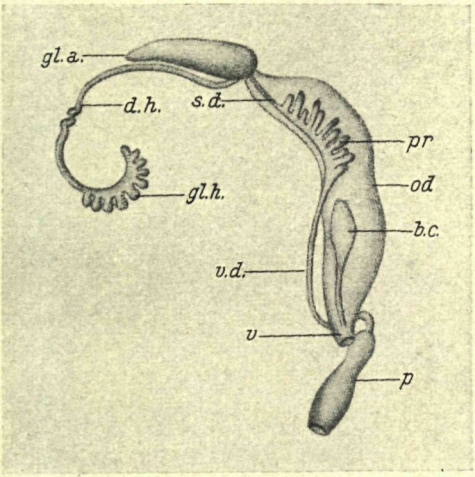


Fig. 108.
Gyraulus (*Gyraulus*) *laevis* Ald. Geschlechtsorgane. *gl. h.* Zwitterdrüse. *d. h.* Zwittergang. *s. d.* Spermiodukt. *pr* Prostata. *v. d.* Vas deferens. *p* Penis. *gl. a.* Eiweißdrüse. *od* Ovidukt. *v* Vagina. *b. c.* Bursa copulatrix. Vergr. — Nach A. Soós.

vier Typen bei den mitteleuropäischen Planorbiden fest (Fig. 109). Doch ist nach neueren Untersuchungen von F. C. BAKER das Bild des ersten Typus (Gattung *Planorbarius* Fror.) noch wesentlich zu ergänzen.

Typus 1. Äußerer Penisschlauch groß, proximal am weitesten. Äußerer und innerer Penisschlauch scharf voneinander abgesetzt. Innerer Penisschlauch und Penisendstück kurz. Die Öffnung des Penisendstückes soll sich seitlich unterhalb der Penisspitze befinden, die eichelförmig anschwillt. Nach F. C. BAKER liegt jedoch die Öffnung des Penisendstückes zentral an seiner Spitze, wird aber durch einen seitlichen Anhang überragt. In dem äußeren Penisschlauch befindet sich außerdem eine von O. BUCHNER nicht beschriebene umfangreiche Penisdrüse mit einem großen, muskulösen, zylindrischen Appendix, der mit einer seitlichen, fast bis zur Spitze verlaufenden Samenrinne versehen ist und in ein vorn mit einer Warze endigendes, verdicktes Reizorgan (Sarcobelum)

ausläuft. Dieser Appendix wird bei der Begattung ausgestülpt und übernimmt die Funktion des Penisendstückes; er ist früher von E. BAUDELOT fälschlich direkt als solches angesehen worden. Vom Penis ergießt sich das Sperma, vielleicht mit Hilfe des angeschwollenen Penisanhanges, durch die Penisdrüse, von wo es weiter in der Samenrinne des ausgestülpten Appendix nach außen gelangt. Gattung *Planorbarius* Fror.

Typus 2. Äußerer Penisschlauch kurz, distal am weitesten. Zwischen ihm und dem inneren Penisschlauch eine kugelige Anschwellung. Innerer Penisschlauch lang, proximalwärts erweitert. Penisendstück lang

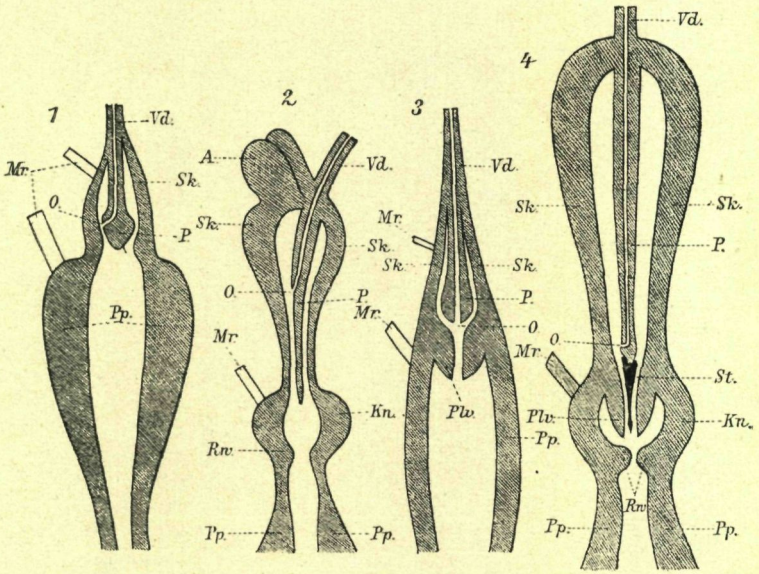


Fig. 109. Schematische Darstellung der vier Typen des Penis bei den mitteleuropäischen Planorbiden. Typus 1. Gen. *Planorbarius* Fror. (nach neueren Untersuchungen von F. C. BAKER ergänzungsbedürftig). Typus 2. Gen. *Segmentina* Flem. Typus 3. Gen. *Planorbis* Müll. Typus 4. Gen. *Anisus* Stud., *Bathyomphalus* Charp. und *Gyraulus* Charp. *A* Blindsäcke. Kn kugelige Anschwellung zwischen äußerem und innerem Penisschlauch. *Mr* Penisretraktor. *O* Öffnung des Penis. *P* Penisendstück. *Plv* papillenartiger Ringwulst, Stilettscheide. *Pp* äußerer Penisschlauch. *Rw* Ringwulst. *Sk* innerer Penisschlauch. *Vd* Vas deferens. — Nach O. BUCHNER.

und schlank. Die Öffnung liegt seitlich weit hinter der Penisspitze. An der Einmündung des Vas deferens in den Penis zwei Blindsäcke. Gattung *Segmentina* Flem.

Typus 3. Äußerer Penisschlauch groß, keulenförmig, von dem kürzeren inneren Penisschlauch äußerlich nicht abgesetzt; innen dagegen ein trennender, papillenartiger Ringwulst. Penisendstück kurz, an der Spitze durchbohrt. Gattung *Planorbis* Müll.

Typus 4. Äußerer Penisschlauch kurz, distal geschwollen. Innerer Penisschlauch und Penisendstück sehr lang. Zwischen äußerem und in-

nerem Penisschlauch eine kugelige Anschwellung, innen beiderseits durch einen Ringwulst verengt. Penisendstück mit Stilett versehen, dem im Ruhezustand der proximale Ringwulst als Stilettscheide dient; unter dem Stilett liegt seitlich die Öffnung. Gattungen *Anisus* Stud., *Bathyomphalus* Charp. und *Gyraulus* Charp.

Der Penisretraktor setzt nach O. BUCHNER bei den Planorbiden an der Grenze zwischen äußerem und innerem Penisschlauch an. Bei Typus 1 und 3 soll der Penisretraktor außerdem einen schwächeren Zweig zum inneren Penisschlauch entsenden. Doch stimmt die Angabe wenigstens für Typus 1 (*Planorbarius* Fror.) nicht, bei dem nach F. C. BAKER auf der linken Seite vom kolumellaren Muskelsystem die beiden Penisretraktoren an dem äußeren und keine an dem inneren Penisschlauch ansetzen, während außerdem rechts an dem äußeren Penisschlauch einige, meist 4, Muskeln vorhanden sind, die von der Muskulatur des Integumentes des Kopfes ausgehen.

Das Stilett der Planorbiden, das unter den primitiven Basommatophoren bei einigen tropischen Ellobiiden wiederkehrt, besteht aus Konchin mit eingelagertem Kalk und stimmt in der Farbe im allgemeinen mit der Schale überein. Es wird an der keulenförmigen Spitze des Penisendstückes gebildet und wächst von seiner Basis aus, so daß zuerst die Stilettspitze, zuletzt die kronenförmig erweiterte Basis entsteht. Am Stilett sind deutlich Längsstreifen erkennbar, die auf Bruchstücken als kleine unregelmäßige Kanellierungen bemerkbar sind. Die wulstartig berandete Basis des Stiletts sitzt fest auf der keulenförmig über der seitlichen Penisöffnung erweiterten Spitze des Penisendstücks und wird bei der Kopula nicht vom Körper getrennt oder verloren. Funktionell ist es als Reizorgan bei der Begattung zu werten, wie das auch bei *Planorbarius corneus* L. für das Sarcobelum auf dem mit der Penisdrüse verbundenen Appendix der Fall ist. Mit dem oft zum Vergleich mit dem Stilett herangezogenen, gleichen Zwecken dienenden Liebespfeil der Stylommatophorenfamilie *Helicidae,* der in einem besonderen Pfeilsack als weißes kalkiges Gebilde erzeugt, ausgestoßen und damit vom Körper getrennt wird, hat das Reizorgan der Basommatophoren jedoch morphologisch nichts zu tun.

Auch die in der Familie *Ancylidae* zusammengefaßten Süßwasserbasommatophoren mit napfförmiger Schale lassen bei der verschiedenen Abstammung der einzelnen Gruppen erhebliche Unterschiede in den Geschlechtsorganen erwarten. Hinreichend bekannt sind bisher eigentlich nur die Geschlechtsorgane von *Ancylastrum fluviatile* Müll. Sie erscheinen eigenartig kompliziert. Die Acini der Zwitterdrüse gruppieren sich zu einem Kegel und münden gemeinsam. Der Zwittergang erweitert sich auf zwei Seiten in eine Anzahl von Vesiculae seminales. Die Eiweißdrüse ist groß und verzweigt. Der Ovidukt ist verhältnismäßig kurz, seitlich ausgebogen mit umfangreichen Drüsenballen besetzt, mit flaschenförmiger Bursa copulatrix. Der Spermiodukt hat am proximalen Teil eine Prostata mit wenigen großen fingerförmigen Drüsenschläuchen und

bleibt dann noch eine Strecke drüsig verdickt; das Vas deferens ist dann aber lang und dünn. Der sonst gedrungene Penis hat ein spitzes Penisendstück, das durch Chondroidelemente versteift ist, quergelagerte Zellen mit verdickter Membran; am proximalen Ende des Penisschlauches mündet ein langes, dünnes Flagellum. Die weibliche Öffnung liegt unter der Kieme, die männliche weiter vorn, hinter dem Fühler.

Über die Bildung der Zeugungsstoffe bei den Basommatophoren liegen vor allem Untersuchungen von H. MERTON an Planorbiden und Lymnaeiden vor. Die Zwitterdrüse besteht aus zahlreichen Acini, die in ein gemeinsames Atrium münden, das mit dem Zwittergang in Verbindung steht (Fig. 110). Die Grundlage der Acini wird von einem dichten Geflecht von Bindegewebs-

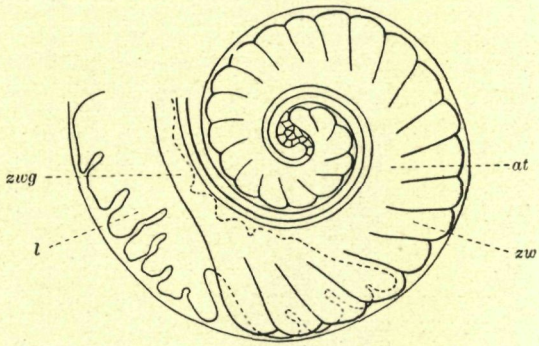


Fig. 110. *Planorbis planorbis* L. Schematischer Schnitt durch die Zwitterdrüse und den Endabschnitt des Mitteldarmsackes eines jungen Tieres. Die Schnittebene verläuft etwas schräg zur Medianebene, um die Beziehungen einer Acinusreihe zum Atrium zu zeigen. *at* Atrium. *l* Endabschnitt des Mitteldarmsackes. *zw* Acinus der Zwitterdrüse. *zwg* Zwittergang. Vergr. — Nach H. MERTON.

fasern gebildet, die miteinander netzartig verbunden sind und als Tunica die Unterlage für die Geschlechtszellen und ihre Hilfszellen bilden. Das Keimepithel ist auf das Atrium beschränkt; die Acini werden nicht von ihm ausgekleidet. Das zunächst indifferente Keimepithel besteht aus einem einschichtigen Syncytium, in dem die Kerne gleichmäßig verteilt sind. Mit Beginn der Bildung der Geschlechtszellen vergrößern sich einzelne Kerne und ändern die Anordnung ihres Chromatins. Die Entscheidung, ob eine Urgeschlechtszelle zu einer Spermatogonie oder einer Ovogonie wird, muß entwicklungsgeschichtlich sehr frühzeitig erfolgen. Die Spermatogonien bilden sich im Keimepithel in kleinen Gruppen aus, die kurz gestielt an der Oberfläche des Epithels sitzen, während die Ovogonien im Innern des Keimepithels immer noch von einer dünnen Plasmaschicht bedeckt liegen. Nach den Acini zu löst sich das Keimepithel auf und wird ganz niedrig, wobei die Epithelzellen an der Basis der Spermatogonien teilweise zu Basalzellen werden und die Ovogonien aus ihren Höhlungen

heraustreten. Darauf erfolgt die Einwanderung der Geschlechtszellen in die Acini, wo sie ihre weitere Entwicklung durchmachen.

Die Spermatogonien sind nicht fähig, sich selbständig vorwärts zu bewegen. Ihre Beförderung übernimmt die Basalzelle, mit der jede Spermatogonientraube verbunden ist. So wird diese von der Basalzelle entlang der Acinuswand in den Acinus hineingebracht; niemals

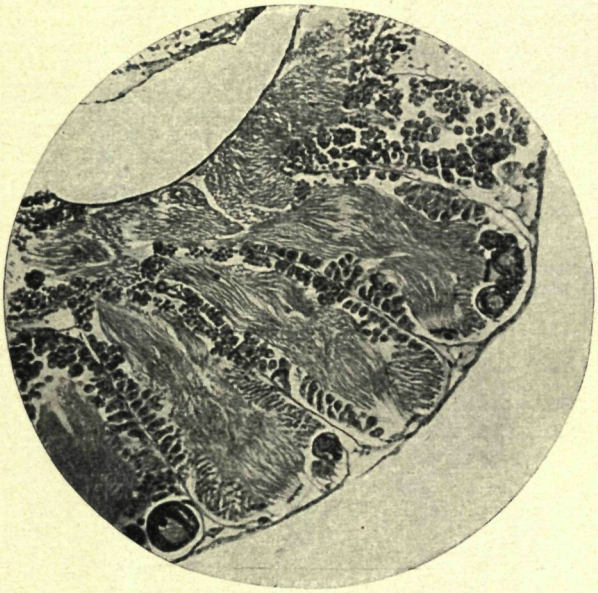


Fig. 111. *Planorbis planorbis* L. Einige Acini der Zwitterdrüse; oben das Atrium. Die an den Acinuswandungen sitzenden Spermatogonien und Spermatocytentrauben werden nach dem Grund zu größer. Am Grund selbst Spermatiden- und Spermienbündel, die das Lumen ausfüllen; erster Acinus von rechts in der Fläche getroffen, im zweiten Acinus von rechts auf der linken Seite eine Basalzelle mit Kern. Am Grund der Acini eine Anzahl Ovocyten. Der Spalt zwischen Ovocyten und Acinuswand ist infolge von Schrumpfung bei der Fixierung entstanden. Bouinsche Flüssigkeit, Hämatoxylin-Kongorot. Stark vergr. — Nach H. MERTON.

flottieren die Basalzellen frei im Acinuslumen. Während der Wanderung der Basalzellen nach dem Grund des Acinus erfolgen Reifeteilungen und Spermiogenese; deshalb sitzen am Rand eines Acinus immer jüngere Entwicklungsstadien als an seinem Grunde (Fig. 111).

Die jungen Spermatogonienstadien bilden eine Traube und stehen mit der Basalzelle durch einen Stiel in Verbindung (Fig. 112). Dieser verkürzt sich mit fortschreitender Entwicklung und verschwindet schließlich ganz; die Spermatocyten im Synapsisstadium sitzen oft mit Einzelstielen einem breiten Plasmapolster auf, in dem der Basalkern liegt. Während dieser Zustand auch noch bei der ersten Reifungsteilung erhalten bleibt, wird die Verbindung während der zweiten Teilung sehr

locker. In dem die Spermiogenese einleitenden Stadium, während dessen Dauer die Kerne der Spermatiden nunmehr der Basalzelle nahegerückt sind, wird die Verbindung der Spermatiden mit der Basalzelle anscheinend wieder enger. In den folgenden Stadien der Spermiogenese findet dann eine Kondensation der Kernsubstanz statt, der Zelleib der Spermatiden streckt sich, ein Achsenfaden wächst aus, und endlich bilden sich die Spiralfäden; während dieser Differenzierung senkt sich der Kopf der Spermatide meist tief in die Oberfläche der Basalzelle ein (Fig. 113).

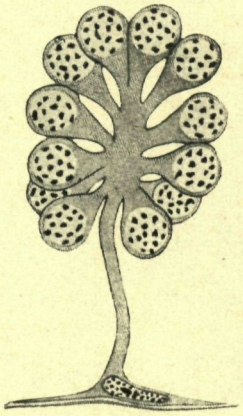


Fig. 112.
Planorbis planorbis L. Gestielte Spermatogonientraube; an der Basis Kern der Basalzelle. Der Basalzellteil selbst der Wand eines Acinus der Zwitterdrüse aufsitzend. Aus zwei Schnitten kombiniert. Vergr. 1200:1. Nach H. MERTON.

Während dieses Reifungsvorganges nähern sich die Basalzellen immer mehr dem Grund des Acinus; inzwischen haben ihr Kern und ihr Zelleib erheblich an Volumen zugenommen. Endlich bildet die sich immer mehr abplattende Basalzelle in ihrem Innern durch Teilung eine Reihe von Kinoplasmakugeln, und zwar so viele, als außen Spermatiden aufsitzen. Ist die Spermiogenese nahezu vollendet, so treten die Kinoplasmakugeln an die Oberfläche der Basalzelle, worauf sie an den Spermatiden entlanggleiten (Fig. 114); dabei bilden sie in der Bewegungsrichtung einen manschettenförmigen Fortsatz (Fig. 115). Erst nach Beendigung dieses Vorganges werden die Spermatozoen frei. H. MERTON ist der Ansicht, daß durch die Kinoplasmakugeln die Spermatozoen einen Überzug bekommen, der sie erst zu ihren lebhaften Bewegungen befähigt. Er konnte an Spermien, bei denen die Kinoplasmakugel noch am Kopfabschnitt saß, nur einfache, rotierende Bewegungen feststellen, wobei der Samenfaden ganz steif blieb; die reifen Spermatozoen dagegen, bei denen die Wanderung der Kinoplasmakugel beendet war, führten stark schlängelnde Bewegungen aus.

Die freien Spermatozoen verlassen die Acini durch das zentrale Lumen. Noch ohne eigene aktive Bewegung gelangen sie als Bündel in das Atrium der Zwitterdrüse und werden durch das Flimmerepithel, das den größeren Teil des Atriums auskleidet, nach dem Zwittergang zu getrieben. Dort lösen sich die Bündel meist erst auf, verbunden mit dem Einsetzen aktiver Bewegungen durch die Spermatozoen.

Die Ovogonien, wie auch später die jungen Ovocyten, sind ebenso wie die Basalzellen der Spermatogonien befähigt, amöboide Bewegungen auszuführen. So wandern die weiblichen Geschlechtszellen ohne Hilfszellen aus dem Keimepithel entlang der Acinuswände in die Acini (Fig. 116) Erst an deren Grunde werden sie von Nährzellen umgeben. Diese Nährzellen liegen den Eizellen flach an, umhüllen sie und können syncytial miteinander verschmolzen sein; niemals befinden sich aber Nährzellen auf der basalen Seite der Eizellen, wo letztere stets der Acinuswand ansitzen. Da die Ovozyten ohne Begleitung von Nährzellen am

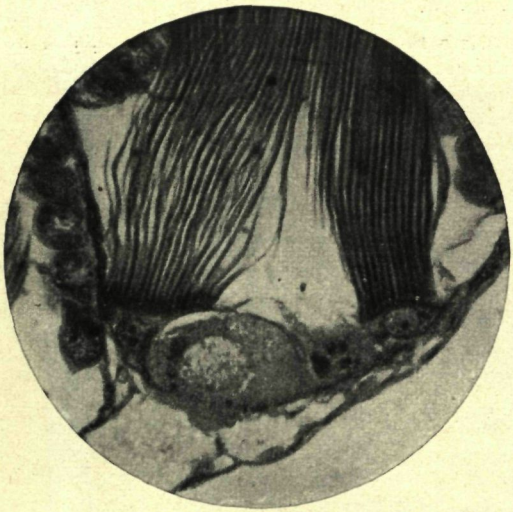


Fig. 113. *Planorbis planorbis* L. Grund eines Acinus der Zwitterdrüse. Zwei Basalzellen mit Kernen und aufsitzenden Spermatidenbündeln; dazwischen eine Ovocyte. Hermannsche Flüssigkeit; Nachbehandlung mit Holzessig. Stark vergr. Nach H. Merton.

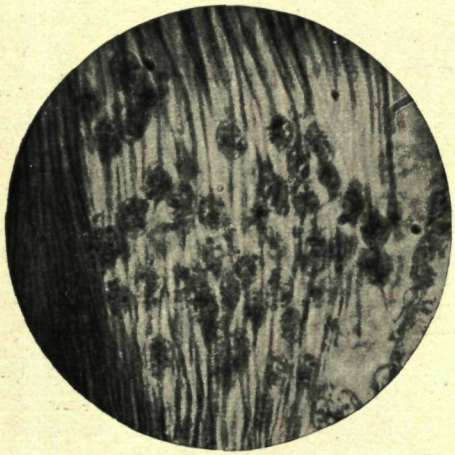


Fig. 114. *Planorbis planorbis* L. Kinoplasmakugeln an Spermatiden entlang gleitend. Hermannsche Flüssigkeit; Nachbehandlung mit Holzessig. Hom. Immers. 2 *mm* von Zeiss und Phoku. Nach H. Merton.

Grund der Acini eintreffen, müssen sie diese erst hier vorfinden. Es besteht eine gewisse Berechtigung für die Annahme, daß die Nährzellen die Basalzellen solcher Spermatogonien sind, die ihre Funktion den Spermien gegenüber erfüllt haben. So wachsen die Eizellen im Grunde der Acini immer stärker heran, so daß sie bald durch ihre Größe auffallen.

Die Ovozyten sitzen immer dicht an der Acinuswand. Die Basalzellen mit den männlichen Geschlechtszellen ziehen über die Ovocyten hinweg. Auch am Grund der Acini werden die Ovocyten von den Basalzellen mit ihren Spermatidenbündeln überlagert. Der Grund hierfür liegt zweifellos in ihrer verschiedenen Genese im Keimepithel.

Die reifen Eizellen lösen sich von dem Grund der Acini und gelangen wie die reifen Spermienbündel durch das zentrale Lumen der Acini in das Atrium und weiter in den Zwittergang.

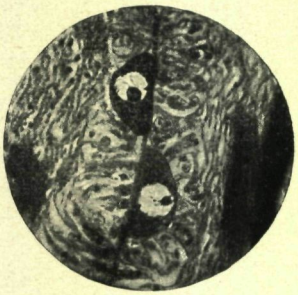


Fig. 116.
Planorbis planorbis L.
Zwei junge Ovocyten an der Trennungswand zweier Acini der Zwitterdrüse nach dem Grund der Acini wandernd.
Hermannsche Flüssigkeit; Eisenhämatoxylin. Stark vergr.
Nach H. MERTON.



Fig. 115.
Schematische Darstellung einer Kinoplasmakugel, an der Spermatide entlang gleitend, in der Bewegungsrichtung einen manschettenförmigen Fortsatz bildend. — Nach H. MERTON.

Die Gestalt der Spermatozoen ist bei allen euthyneuren Gastropoden ziemlich einheitlich. Bei den Basommatophoren ist der Kopfabschnitt der Spermien im allgemeinen klein, konisch oder oval, manchmal etwas gedreht, von rundem Querschnitt und mit homogenem Spitzenstück (Perforatorium). Vom Verbindungsstück steigt in der Längsachse des Kopfabschnittes in letzteren ein kleines Stäbchen eine kurze Strecke empor, an dessen vorderem Ende gewöhnlich ein proximales Zentriol nachweisbar ist. Das Verbindungsstück selbst ist sehr lang, mit einem Zentralkörperring am vorderen Ende; es besteht aus einem zentralen, gewöhnlich gestreckten, zuweilen gedrehten Achsenfaden, der von einer Hülle umgeben ist, die bei manchen Familien eine spiralig gewundene Struktur zeigt, ferner meist aus einem diesen Faden in bestimmter Richtung umwindenden äußeren Spiralfaden. Das Hauptstück des Schwanzfadens ist im allgemeinen kurz, sein Endstück zuweilen scharf abgesetzt. Von den hier in Betracht kommenden Basommatophorengruppen sind nur die Spermien wasserbewohnender Arten bekannt geworden, die vor allem G. RETZIUS eingehend beschrieben hat.

Die Spermatozoen von *Lymnaea stagnalis* L. (Fig. 117) sind besonders lang. Der Kopfabschnitt ist aber kurz und gedrungen, fast oval, mit

wenig spitzem Perforatorium. Von dem Verbindungsstück steigt wie bei den meisten Euthyneuren ein kurzes Stäbchen mit deutlich sichtbarem Zentriol in den Kopfabschnitt empor; letzterer wird hinten von einem Zentralkörperring getragen, der unter dem Mikroskop in Höhe des proximalen Zentriols am Kopfabschnitt als Querstreifen erkennbar ist, an dem außen 2 dunkle Körnchen erscheinen. Das sehr lange Verbindungsstück wird von 3 parallelen, in gleichen Abständen voneinander verlaufenden Spirallinien umwunden, deren Schraubenumgänge sich von vorn nach hinten immer länger ausziehen; von diesen 3 Linien sind zwei, die Seitenränder eines Spiralbandes, dunkler und stärker; die dritte verläuft weit schwächer in der Mitte. Scharf abgesetzt am hinteren Ende des Verbindungsstückes ragt ein langer, feiner Faden nach hinten, der als das Hauptstück des Schwanzfadens aufzufassen ist.

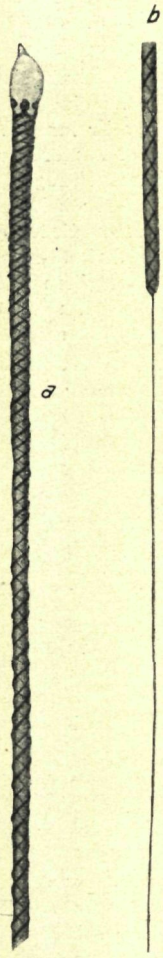


Fig. 117.
Lymnaea stagnalis L.
Spermatozoon.
a Vorderende.
b Ende des Verbindungsstückes mit Schwanzfaden. Stark vergr.
Nach G. Retzius.



Fig. 118.
Physa (*Physa*) *fontinalis* L.
Vorderende eines Spermatozoons.
Stark vergr.
Nach G. Retzius.

Bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. ist der Kopfabschnitt der Spermien (Fig. 118) rübenförmig und weist eine schwache Spiraldrehung auf. Am Verbindungsstück verlaufen zwei Spiralkämme in dexiotroper Anordnung parallel, so daß eine Doppelschraube entsteht, ohne daß aber eine Zerlegung in verschiedene Fäden möglich ist. An dem Ende des sich allmählich verschmälernden Verbindungsstückes sitzt dann ein für Basommatophoren ziemlich langes, schmales, helles Hauptstück des Schwanzfadens, an das sich ein meist recht kurzes Endstück anschließt.

Bei *Planorbarius corneus* L. ist der Kopfabschnitt der Spermien (Fig. 119) ausgesprochen rübenförmig, einerseits eingeknickt und mit langem, spitzem Perforatorium versehen. Das sehr lange Verbindungsstück zeigt eine dreifache Schraubenlinie, wobei immer der dritte Umgang stärker hervortritt. Dieser ist nach Untersuchungen an unreifen Spermatozoen das Spiralband, während die anderen beiden Spirallinien zum Stützfaden gehören; mazerierte Spermien lassen die Zusammenhänge erkennen (Fig. 119 b). Am unteren Ende des Verbindungsstückes sitzt ein verhältnismäßig langer, heller Schwanzfaden. Sein ziemlich dickes Hauptstück verschmälert sich nur ganz allmählich und setzt sich an seinem Ende in ein deutlich abgesetztes, noch helleres Endstück fort.

Ein Extrem stellt das Spermatozoon von *Ancylus lacustris* L. dar (Fig. 120). Der Kopfabschnitt ist außerordentlich lang und beträgt fast den vierten Teil des ganzen Spermiums. Er ist fadenförmig, kaum dicker als das Verbindungsstück, der ganzen Länge nach spiralig gewunden, mit einem nicht deutlich abgesetzten, spitzen Perforatorium (Fig. 120 b). Bei noch nicht vollständig ausgereiften Spermien ist der Kopfabschnitt noch kürzer und dicker, mit langer Spitze und noch weniger gedreht; mit zunehmender Reife wird der Kopfabschnitt des *Ancylus*-Spermatozoons immer dünner, wächst in die Länge und dreht sich stärker. Das Verbindungsstück zeigt am reifen Spermium vorn keinen Zentralkörper mehr und auch keine weitere Struktur, bildet vielmehr einen zylindrischen Faden, der allmählich dünner wird; nach Mazeration erkennt man jedoch, daß das Verbindungsstück aus einem feinen Achsenfaden besteht, der von einer verhältnismäßig dicken Mantelhülle umgeben ist. Das verjüngte Ende des Verbindungsstückes geht in das kurze, feine Hauptstück des Schwanzfadens über, das hinten ohne abgesetztes Endstück zugespitzt ausläuft. Der Schwanzfaden ist nicht einmal halb so lang wie der Kopfabschnitt.

Mit beginnender Geschlechtsreife wachsen in der Zwitterdrüse der Basommatophoren zuerst nur Spermatozoen, dann auch Eier heran. Bei jungen Tieren mit beginnender Geschlechtsreife findet man in den Acini der Zwitterdrüse wohl zahlreiche männliche Geschlechtsprodukte, jedoch nur vereinzelte und meist noch kleine Ovocyten; bei älteren Basommatophoren kann dagegen der ganze Grund der Acini mit Ovocyten angefüllt sein. Damit hängt zusammen, daß unter den wasserbewohnenden Arten die bei der Begattung als Männchen fungierende Schnecke sehr häufig auch die kleinere ist, was man vor allem bei Lymnaeiden feststellen kann. Doch ist man kaum berechtigt, hier von einer ausgesprochenen Protandrie zu sprechen. Die Rei-

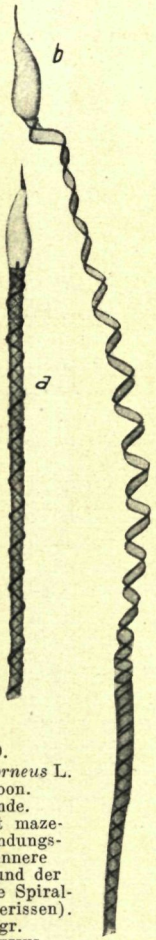


Fig. 119.
Planorbarius corneus L.
Spermatozoon.
a Vorderende.
b dasselbe mit mazeriertem Verbindungsstück (der innere Achsenfaden und der äußere, stärkere Spiralstrang sind abgerissen).
Stark vergr.
Nach G. Retzius.

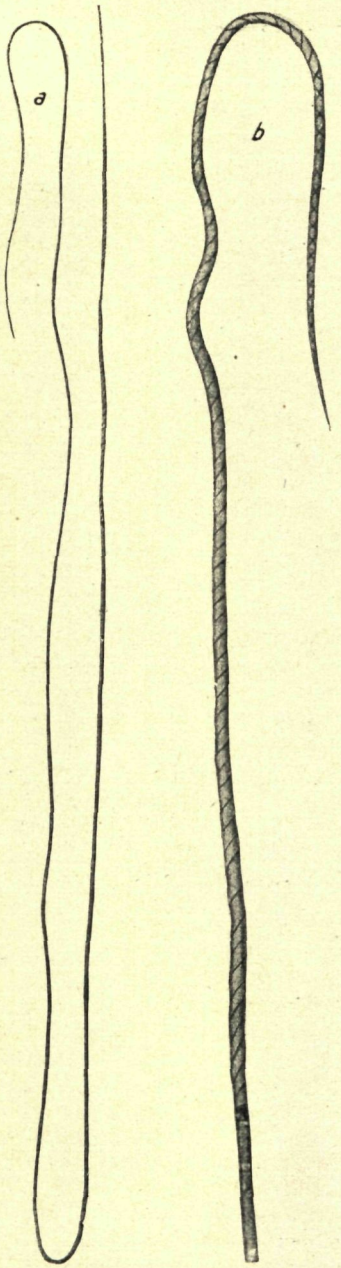


Fig. 120. *Ancylus lacustris* L.
Spermatozoon.
a ganzes Spermatozoon.
b vorderer Abschnitt eines solchen.
Stark vergr. — Nach G. Retzius.

fung der Ovocyten in den Acini der Zwitterdrüse ist zeitlich durch die vorausgehende Differenzierung der Nährzellen bedingt. Wenn diese aber die Basalzellen sind, die ihre Funktion bei der Reifung der männlichen Geschlechtszellen bereits erfüllt haben (vgl. S. IX. b 392), so muß die Entstehung von reifen Spermatozoen schon stattgefunden haben. Auf alle Fälle ist das Ziel der Entwicklung bei den Basommatophoren ein typisch zwittriger Geschlechtsapparat, der gleichzeitig Spermatozoen und Eizellen ausbildet.

Bei den Basommatophoren kommen Fälle, in denen Sperma und Eier zur Befruchtung frei ins Wasser ausgestoßen werden, nicht vor. Bei allen Arten findet normal eine Begattung und innere Befruchtung statt, und der Samen wird durch den Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung gebracht. Dabei wird das Sperma im allgemeinen frei übertragen; die Übertragung in einer besonderen Spermatophore kommt unter den Basommatophoren anscheinend nur bei den in dem zu behandelnden Gebiet nicht vertretenen *Siphonariidae* vor. Ein Sichfinden der Tiere zur Ausführung der Begattung ist zweifellos dadurch erleichtert, daß die Basommatophoren an ihrem Biotop meist sehr individuenreich vertreten sind und die Möglichkeit eines zufälligen Zusammentreffens sicher oft vorkommt. Darüber hinaus werden begattungslustige Tiere vielleicht auch die Schleimspuren von Artgenossen erkennen und diesen folgen. So können sicher in den Hauptzeiten der Begattung die Basommatophoren sich nicht selten zu Klumpen zusammenfinden; das läßt sich auch leicht an Lymnaeiden in Gefangenschaft beobachten. In dem Bestreben, Partner zur Kopula zu finden, kriechen die Basommatophoren mitunter auch auf die Schale von Schnecken anderer Artzugehörigkeit hinauf und versuchen die Begattung durchzuführen.



Fig. 121.
Radix limosa L.
Begattung.
Natürl. Größe.
Nach J. W. Taylor.

Trotzdem die Basommatophoren Zwitter sind, ist doch der Begattungsakt, wie auch bei den Cephalaspideen, in der Regel einseitig, d. h. das eine Tier fungiert ausschließlich als Männchen, das andere als Weibchen. Wenn eine begattungslustige Schnecke auf eine andere trifft, kriecht sie auf deren Schale, streckt den Penis hervor und führt ihn in die weibliche Geschlechtsöffnung des anderen Tieres ein (Fig. 121). Nicht immer gelingt das sofort. Manchmal kriecht die Schnecke lebhaft auf der Schale der anderen umher und führt mit dem ausgestreckten Penis Suchbewegungen aus, wobei dieser mitunter auch irrtümlich vorübergehend in andere Öffnungen unter der Schale geraten kann. Bei der Begattung ist nur das als Männchen fungierende Tier aktiv, das andere, die Rolle des Weibchens einnehmende Tier dagegen völlig passiv. Oft setzt das letztere auch seine Kriechbewegungen fort oder frißt weiter. Bei den wasserbewohnenden Arten kann es sogar gelegentlich vorkommen, daß das untere Tier zum Luftholen die Unterlage losläßt, an die Oberfläche steigt und den Luftvorrat seiner Mantelhöhle erneuert; der auf seiner Schale aufsitzende und die Begattung ausführende Partner wird mit nach oben genommen, ohne seine Tätigkeit zu unterbrechen. Nach

erfolgter Begattung kriecht im allgemeinen das als Männchen tätig gewesene Tier davon. Irgendwelche Vorspiele (Liebesspiele) zur Begattung sind bei den Basommatophoren ebensowenig bekannt geworden wie Nachspiele.

In dem Bestreben zur Ausübung der Begattung kann es nun vorkommen, daß eine begattungslustige Schnecke auf ein bereits kopulierendes Paar gerät. Es können sich nun zwei Fälle ereignen. Entweder das neu hinzukommende Tier führt seinen Penis ebenfalls in die Geschlechtsöffnung der als Weibchen fungierenden Schnecke ein und verdrängt daraus den Penis des ersten Partners. Oder aber das neu hinzukommende Tier gerät mit seinem Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung des bei dem Paar als Männchen tätigen Individuums. Es fungiert dann die unterste Schnecke nur als Weibchen, die letzte nur als Männchen, während die mittlere Männchen für die untere und Weibchen für die folgende ist. Solche Fälle lassen sich während der Hauptpaarungszeiten vor allem an Lymnaeiden leicht beobachten. Das Hinzukommen einer vierten Schnecke, die die dritte begattet, ist eine sehr seltene Ausnahme. Daß noch weitere Tiere zur Begattung herantreten, so daß Ketten entstehen, wobei das vorderste allein als Weibchen, das hinterste nur als Männchen fungiert, während die Mittelglieder beide Geschlechtsfunktionen ausüben, oder daß diese Ketten sich gar zu Ringen schließen, indem das letzte Tier wieder vom ersten begattet wird, ist mehrfach im Schrifttum erwähnt worden und theoretisch durchaus möglich. In Wirklichkeit dürften solche Ketten jedoch äußerst selten sein; mir sind trotz jahrzehntelanger Beschäftigung mit den Basommatophoren solche Fälle nicht vorgekommen.

Bei den sich nach erfolgter einseitiger Kopula trennenden Tieren kann es sich nun ereignen, daß die Schnecke, die zuvor die männliche Funktion ausgeübt hatte, nun bei einer anderen darauffolgenden Begattung für ein weiteres Individuum als Weibchen fungiert, während das zuerst als Weibchen tätige Tier nunmehr als Männchen eine andere Schnecke besteigt. Der Zufall kann es auch mit sich bringen, daß die Partner der ersten Begattung sich erneut zu einer Kopula zusammenfinden, aber mit vertauschter Geschlechtstätigkeit. Man kann das beispielsweise bei ausgewachsenen auf der Schale markierten Lymnaeiden in der Gefangenschaft gelegentlich beobachten.

Der extreme Fall ist nun der, daß ein bei einer Begattung als Weibchen fungierendes Tier das Ende der Begattung nicht abwartet, sondern während es begattet wird, selbst aktiv wird, die Kriechunterlage teilweise losläßt, den Weichkörper vorstreckt, mit der Fußsohle auf die Schale des Partners hinaufkriecht, den Penis ausstreckt und seinerseits seinen Partner begattet. So kommt es zu einer ausgesprochen wechselseitigen Begattung. Eine solche mag ausnahmsweise bei Basommatophoren verschiedener Gruppen stattfinden; so ist sie bei unseren Lymnaeiden gelegentlich als Einzelfall zu beobachten. Allein bei den *Planorbidae* ist die wechselseitige Begattung häufiger. Oft kommt sie bei *Planorbis* Müll. und noch mehr bei *Planorbarius* Fror. vor. Allgemein findet wechselseitige Begattung bei den Gattungen *Anisus* Stud. und *Bathyom-*

phalus Charp. statt. Die Angabe, daß bei den Planorbiden wechselseitige Begattung die Regel seit, trifft jedoch nicht zu; bei vielen anderen Planorbiden findet man auch die für die Basommatophoren sonst übliche einseitige Begattung.

Die Dauer einer Begattung bei den Basommatophoren ist außerordentlich verschieden. Vielleicht kann sie durchschnittlich mit etwa einer Stunde angegeben werden; wechselseitige Begattungen dauern jedoch länger. Bevorzugte Tageszeiten für die Begattung konnten nicht ermittelt werden. Auch bevorzugen die Basommatophoren keine besonderen Orte zur Ausübung der Begattung. Das als Männchen fungierende Tier kriecht auf den Artgenossen hinauf, wo es ihn antrifft. So finden die Begattungen an den Stengeln und Blättern von Waserpflanzen statt, auch an Steinen und in Aquarien an den Glaswänden. Die Angabe von H. RIEPER, daß die Lymnaeiden niemals auf dem Boden kopulieren, trifft nur bedingt zu. Feinen Sand oder anderen lockeren Untergrund, auf dem die breite Fußsohle der Lymnaeiden schlecht Halt gewinnen kann, werden von diesen Tieren ohnehin gemieden; deshalb findet man dort auch keine kopulierenden Paare. Auf Gesteinsboden und gröberen Steinen im Wasser trifft man jedoch sich begattende Lymnaeiden häufig an. Die landbewohnenden Basommatophoren begatten sich wohl vor allem bei feuchtem, warmem Wetter.

Bei den meisten Basommatophoren kann ferner eine Selbstbegattung vorkommen, wobei das Tier den ausgestreckten Penis in die eigne weibliche Geschlechtsöffnung einführt. Bei isoliert gehaltenen Exemplaren von wasserbewohnenden Basommatophoren sind Selbstbegattungen verschiedentlich festgestellt worden. Aber auch in Behältern mit zahlreichen Tieren ereignen sich solche Fälle; am meisten lassen sie sich bei Lymnaeiden antreffen. An *Planorbis planorbis* L. wurde sogar einmal beobachtet, wie bei einem in einseitiger Kopula befindlichen Paar das als Weibchen fungierende Tier plötzlich seinen Penis ausstreckte, diesen nach verschiedenen Bewegungen in die eigene weibliche Geschlechtsöffnung einführte und den Penis des anderen Tieres daraus verdrängte, so also zur Selbstbegattung überging. Dieser letztere Fall ist wahrscheinlich so zu erklären, daß das untere Tier die bei *Planorbis planorbis* L. oft vorkommende wechselseitige Begattung ausführen wollte, dabei aber versehentlich in die eigene weibliche Geschlechtsöffnung geriet.

Außer einer Selbstbegattung gibt es bei den Basommatophoren auch eine innere Selbstbefruchtung, die ich früher nicht vermutete in der Annahme, daß ein Durchgang des Spermas durch die Bursa copulatrix vor der Befruchtung notwendig sei; dorthin kann aber eigenes Sperma bei den Basommatophoren nur durch Selbstbegattung gelangen. Doch ist an dem Vorkommen einer inneren Selbstbefruchtung nicht zu zweifeln, weil auch isolierte Basommatophoren mit funktionsunfähigem, reduziertem Penis normale Eier hervorbringen können. Bei den Basommatophoren treten nämlich gelegentlich Exemplare mit vollkommen rückgebildetem Penis auf, die zu einer Begattung vollständig unfähig sind. Unter den hier in Betracht kommenden Arten

sind solche Tiere bei *Physa (Physa) fontinalis* L. und *Radix limosa* L. festgestellt worden. Bei einigen in dem zu behandelndem Gebiet nicht vertretenen Arten, bei der Physide *Physa (Physa) acuta* Drap. und der Planorbide *Bulinus (Diastropha) contortus* Mich. hat man derartige Formen ohne Penis in einzelnen Populationen sogar gehäuft angetroffen. Sie sind anscheinend als Mutanten zu werten.

Die Fähigkeit einer Eiablage und Fortpflanzung einzelner isolierter Tiere durch Selbstbegattung oder Selbstbefruchtung ist innerhalb der Basommatophoren bei den einzelnen Familien verschieden stark entwickelt. Allgemein verbreitet ist sie bei den Lymnaeiden. Von den hier in Betracht kommenden Arten züchtete M. NOURRY und A. POPOVICI-BAZNOSANU *Lymnaea stagnalis* L. bis zur dritten, E. HOLZFUSS gar bis zur vierten durch Selbstbefruchtung entstandenen Generation. Von *Radix limosa* L. (als *Limnaea peregra* Müll. bezeichnet) erhielt P. PELSENEER 6 solcher Generationen und A. E. BOYCOTT und C. DIVER in verschiedenen Stämmen ihrer Zuchten dieser Art mehr als 10 aufeinanderfolgende, durch ein Elterntier erzeugte Generationen. Wenn somit die Lymnaeiden sich leicht durch Selbstbefruchtung fortpflanzen können und die Jungen zu kräftigen Tieren heranwachsen, so ist doch der Ansicht von E. D. CRABB über die praktische Bedeutung der Selbstbefruchtung bei diesen Tieren nicht beizuflichten. Er ist nämlich nach Untersuchungen an der nordamerikanischen *Lymnaea stagnalis appressa* Say und an Exemplaren von *Galba (Galba) palustris* Müll. derselben Herkunft zu dem Ergebnis gelangt, daß die Selbstbefruchtung des Einzeltieres die normale Fortpflanzungsform dieser Schnecken ist und daß bei ihnen der Begattung keinerlei Bedeutung für die Fortpflanzung zukommt. Diese Auffassung dürfte schon aus dem Grunde nicht zutreffen, weil in den mit *Lymnaea stagnalis* L. ausgeführten Zuchten des Verf. Abweichungen in der Pigmentstärke des einen Kopulanten in der Nachkommenschaft des anderen aufgetreten sind. Auch die von A. E. BOYCOTT, C. DIVER und ihren Mitarbeitern angelegten Zuchten von *Radix limosa* L. zur Untersuchung der Erblichkeit der umgekehrten Windungsrichtung sprechen für die normale Fortpflanzung dieser Tiere durch Begattung neben der Möglichkeit einer Selbstbefruchtung.

Was die Physiden anbelangt, so hat E. HOLZFUSS bei *Physa (Physa) fontinalis* L. und bei *Physa (Physa) acuta* Drap. von isolierten Tieren Nachkommenschaft erhalten. Beide Arten konnte Verf. ohne Schwierigkeiten bis zur dritten durch Selbstbefruchtung entstandenen Generation züchten.

Weniger leicht pflanzen sich in Einzelhaft gehaltene Vertreter gewisser Planorbiden und Ancyliden fort. W. H. CHADWICK erhielt von einem in erwachsenem Zustand isolierten Exemplar von *Anisus (Disculifer) vortex* L. nach 16 Monaten befruchtete Eier, die als durch Selbstbefruchtung erzeugt angesehen wurden. Doch erscheint dieser Versuch bei der langen Lebensdauer der Spermatozoen nach einer Begattung nicht ganz beweiskräftig. Ähnliches gilt vielleicht auch in dem Fall der Haltung eines erwachsen isolierten Exemplares von *Planorbarius corneus* L. durch K. SOFFEL; das Tier setzte allerdings während der ganzen

Dauer der 3 Jahre währenden Beobachtungszeit zahlreiche befruchtete Eier ab. Einwandfreie Selbstbefruchtung erwähnt E. HOLZFUSS für die Arten *Planorbarius corneus* L. und *Planorbis planorbis* L. (als *marginatus* Drap.). Ferner hat C. ALLEN von einem seit dem Auskriechen aus dem Ei in Einzelhaft gehaltenen Exemplar von *Planorbarius corneus* L. in 3 Jahren eine spärliche Anzahl von Laichballen erhalten, aus denen aber nur 5 Junge aus dem nach 2 Jahren abgesetzten Laich auskamen. Bei Versuchen des Verf. mit Exemplaren der Arten *Planorbarius corneus* L., *Planorbis planorbis* L. und *Ancylus lacustris* L., die vom Ausschlüpfen aus dem Ei an isoliert gehalten wurden, ergab sich, daß solche Tiere dieser Arten sich bei weitem nicht so allgemein fortpflanzen, wie das bei den Lymnaeiden und den *Physa*-Arten der Fall ist. Eine Anzahl von Tieren blieb überhaupt ohne Nachkommenschaft; die anderen legten meist Laichballen mit geringerer Eizahl ab als wie die zum Vergleich gehaltenen begatteten Exemplare derselben Art. Daß diese Beobachtung jedoch nicht allgemein auf alle Planorbiden und Ancyliden verallgemeinert werden darf, ist aus Angaben im Schrifttum zu schließen, wonach verschiedene ausländische Planorbiden sich anscheinend leicht durch Selbstbefruchtung fortpflanzen können.

Die Wanderungen des übertragenen Spermas in den Geschlechtsgängen des begatteten Tieres bedürfen bei den Basommatophoren noch weiterer Untersuchungen. Wenn man eine solche Schnecke kurz nach der Begattung öffnet, so finden sich die Spermatozoen in großer Menge im Ovidukt. Ob bei den Basommatophoren das Sperma allgemein zunächst in die Bursa copulatrix gelangt, erscheint mir, wenigstens für die wasserbewohnenden Arten, unsicher, denn es fanden sich unter den nach der Kopula geöffneten Exemplaren von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., *Lymnaea stagnalis* L. und *Planorbarius corneus* L. auch solche, deren Ovidukt Spermatozoen aufwies, während in der Bursa copulatrix keinerlei Sperma zu sehen war. Es ist unwahrscheinlich, daß die Spermatozoen in diesen Fällen bereits alle die Bursa copulatrix verlassen haben sollten; eher ist zu vermuten, daß hier das übertragene Sperma unmittelbar in den weiblichen Gang gelangt ist. Stets aber finden sich im Ovidukt bewegliche geschwänzte Spermatozoen.

Ferner dient die Bursa copulatrix bei den Basommatophoren sicher nicht dazu, das empfangene Sperma längere Zeit aufzubewahren. Vielmehr zeigen bereits wenige Tage nach der Kopula die in der Bursa enthaltenen Spermatozoen mit der Wassertemperatur zunehmende Zerfallserscheinungen. Allgemein ist mit Beginn der Geschlechtstätigkeit der Tiere die pralle Bursa copulatrix mit einer schleimigen Masse erfüllt, in der sich oft Körperchen in verschiedenem Grad der Auflösung befinden Das werden wohl meist Spermatozoen sein; doch fanden sich dort (bei *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., *Lymnaea stagnalis* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. beobachtet) auch Eireste und weiterhin oft noch verschiedene Fremdkörper. Spermatozoen in Auflösung wurden bei Lymnaeiden in einigen Fällen selbst bei isoliert aufgezogenen Exemplaren angetroffen; sie werden wahrscheinlich von einer Selbstbegattung herrühren. Meist ist die Bursa copulatrix solcher isoliert herangewachsener Tiere während

der Geschlechtsperiode wohl auch prall; doch gelingt es meist nicht, die Herkunft des Inhalts zu erkennen.

Nach der Begattung dürfte also das Sperma den weiblichen Gang aktiv hinaufwandern; die in der Bursa copulatrix zurückbleibenden Spermatozoen verfallen baldiger Auflösung. Aber schon etwa zwei Tage nach der Begattung ist der Ovidukt frei von Spermien. Es ist anzunehmen, daß sie dann bereits den Zwittergang erreicht haben. Dort ist fremdes Sperma allerdings nicht von eigenem zu unterscheiden; aber nur dort können die Spermatozoen geblieben sein. In den Vesiculae seminales können sie wahrscheinlich lange lebensfähig aufbewahrt werden. Im Zwittergang sind dann aber wohl vielfach die von einer Begattung stammenden Spermatozoen gegenüber dem eigenen Samen in der Minderzahl. Es ist daher auffallend, daß nach den Zuchtergebnissen doch normal auf eine Fremdbefruchtung zu schließen ist. Aus irgend einem bisher noch nicht geklärten Grund scheint also das fremde Sperma besonders wirksam zu sein. Nur wenn solches nicht zur Verfügung steht, wird eigenes Sperma in zunehmendem Maße die Befruchtung ausführen. Ein Durchgang der Spermatozoen durch die Bursa copulatrix ist bei den Basommatophoren dabei anscheinend nicht notwendig; das lehrt bereits die Fortpflanzung isolierter Individuen mit nicht funktionsfähigem Penis (vgl. S. IX. b 398 bis 399). Daß die Fähigkeit einer Befruchtung der Eier durch eigenes Sperma bei den einzelnen Arten der Basommatophoren nicht gleich stark entwickelt ist, geht aus der sehr unterschiedlichen Erzeugung von Nachkommenschaft durch isoliert herangewachsene Tiere hervor (vgl. S. IX. b 399—400). Die Annahme einer verschiedenen Wirksamkeit der Spermatozoen im Zwittergang macht es auch verständlich, daß bei den Basommatophoren andererseits bei der Begattung durch ein artfremdes Tier keine Artbastarde erzeugt werden, vielmehr dann das eigene Sperma die Befruchtung ausführt und arteigene Nachkommenschaft erzeugt wird (vgl. S. IX. b 451). Allgemein dringt bei der Befruchtung, wenigstens bei den Süßwasserbasommatophoren, das ganze Spermatozoon einschließlich Schwanzfaden in das Ei ein. Das haben bereits K. v. KOSTANECKI und A. WIERZEJSKI für *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. angegeben. Inzwischen konnte dasselbe an verschiedenen Lymnaeiden und Planorbiden beobachtet werden.

Allen Basommatophoren gemeinsam ist eine Eiablage. Viviparie ist nirgends beobachtet worden. Über den Laich der in Betracht kommenden strandbewohnenden Arten ist man nur unzureichend unterrichtet. Die Eier von *Ovatella bidentata* Mont. und *Phytia myosotis* Drap. werden in Haufen von 10—25 Stück am Land abgelegt. Über die Gestalt des Laiches bei wasserbewohnenden Basommatophoren liegen vor allem Untersuchungen von A. D. NEKRASSOW vor. Die Eier dieser Tiere sind stets zu mehreren von einer gemeinsamen Hülle, einer durchsichtigen Kapsel aus Schleim, umgeben, die dort, wo sich die Schnecken sonst aufzuhalten pflegen, auf einer Unterlage, an Stengeln und Blättern von Wasserpflanzen, an Steinen, Holz, anderen Molluskenschalen, auch auf lebenden Artgenossen, im Aquarium ferner an den Glasscheiben, mit einer flachen Seite festgeklebt sind; auf dem Sand des Bodens wird der Laich aber nie verankert. Nur die Lymnaeiden des Tiefwassers legen ihre kleinen Laichballen meist lose ab, ohne Fest-

heftung auf einer Unterlage, was mit dem Fehlen einer solchen auf Schlammboden zu erklären sein dürfte. In Aquarien gehaltene Schnecken heften bei sauerstoffarmem Wasser ihre Laichkapseln meist näher der Wasseroberfläche an als bei sauerstoffreichem Wasser, was wohl damit zusammenhängt, daß die Tiere infolge ihres Sauerstoffbedürfnisses sich ohnehin dann weiter oben aufhalten. In den von klarem Schleim ausgefüllten Laichkapseln befinden sich die Eier ohne besondere Anordnung. Innerhalb der einzelnen Arten ist die Zahl der Eier und damit die Größe der Laichballen von der Größe, dem Alter und dem Ernährungszustand des Individuums, sowie von den Daseinsbedingungen der Umwelt abhängig und bei Arten, die in sehr verschiedenen Biotopen gedeihen können, oft recht wechselnd. Ferner nimmt die Eizahl innerhalb der Laichballen bei demselben Tier gegen Ende einer Laichperiode oft ab. Auch die Eigröße schwankt etwas und ist wohl nicht immer ein so sicheres Artunterscheidungsmerkmal, wie das A. D. NEKRASSOW annahm, da sich die Größenbereiche der Eier bei den verschiedenen Arten mitunter überschneiden.

Bei den *Lymnaeidae* ist der Laichballen ein über der festgeklebten Fläche konvexer Klumpen von ovaler bis länglicher Gestalt. Die Kapsel besteht aus einer geschichteten, meist ziemlich dicken, doch durchsichtigen Hülle, in der die Eier in dem hellen Schleim eingebettet liegen. Jedes Ei ist von zwei Membranen umgeben, einer inneren, die dünn, fest und stark lichtbrechend ist, und einer dicken, mehrschichtigen Außenmembran. Von der äußersten Schicht der Außenmembran des Eies verlaufen oft Stränge durch den Schleim zur Kapselwand. Durch diese Befestigung behalten die Lymnaeideneier ihre Lage innerhalb des Laichballens.

Unter den Laichballen der im Gebiet von Nord- und Ostsee vorkommenden Basommatophoren erreicht der Laich von *Lymnaea stagnalis* L. die größte Länge. Er hat bei einer Breite und Dicke von 7—8 *mm* im allgemeinen eine Länge bis 55 *mm*, selten mehr; doch wird im Brackwasser diese Größe nicht erreicht. Die Gestalt des Laiches richtet sich in hohem Maße nach der Unterlage. Wenn er auf einer ebenen Fläche abgesetzt werden kann, ist er nur unbedeutend seitlich gebogen, weit weniger als das bei den *Radix*-Arten der Fall ist; an Schilfstengeln abgelegter Laich von *Lymnaea stagnalis* L. ist meist gerade. Die umhüllende Kapsel des Laiches von *Lymnaea stagnalis* L. zeichnet sich im Vergleich mit denen anderer Lymnaeiden durch größere Festigkeit aus. Sie ist mehrschichtig, und ihre Ränder sind glatt; nur an der Stelle, wo die Schnecke das Absetzen des Laichballens beendet, entsteht ein Pfropfen von unregelmäßiger Gestalt (Fig. 122). Die Kapselhülle ist infolge des Druckes, den die Eier von innen ausüben, auf der Oberfläche oft schwach wellig. Die Eizahl schwankt von 2 bis 275; doch sind es meist zwischen 70 und 100 Eier. Die Eigröße beträgt in der Länge durchschnittlich 1,3 *mm*, in der Breite etwas weniger als 1 *mm*, gemessen nach der Grenze der inneren Eimembran. Das Ei von *Lymnaea stagnalis* L. ist das größte innerhalb der Familie. Eine Schichtung der gegenüber den anderen Lymnaeiden

verhältnismäßig dünnen äußeren Eimembran ist bei dieser Art kaum erkennbar; sie ist nach außen ziemlich scharf abgesetzt.

Die Laichballen der *Galba*-Arten haben ovale bis nierenförmige Gestalt. Bei *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. sind sie entsprechend den ver-

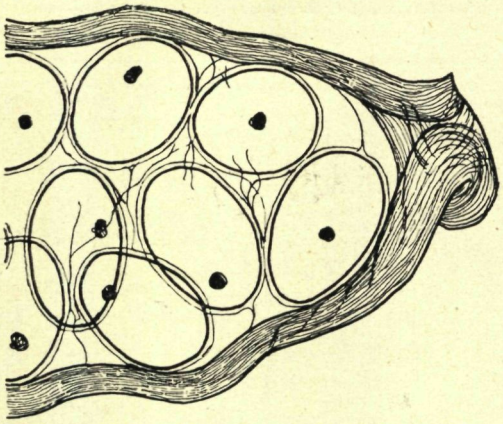


Fig. 122. *Lymnaea stagnalis* L.
Teil des Laiches von oben. Vergr. 16:1.
Nach A. D. Nekrassow.

schiedenen Standortsmodifikationen der Art und unter den sehr wechselnden Bedingungen, unter denen sie zu leben vermag, oft recht unterschiedlich in Größe und Aussehen. Die Laichballen mit wenigen Eiern

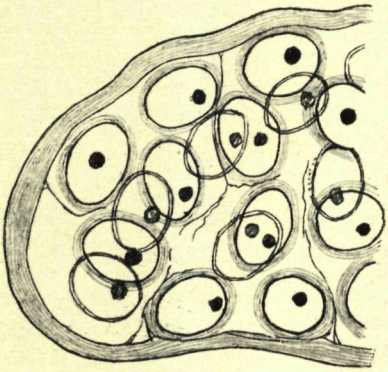


Fig. 123. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll.
Teil des Laiches von oben. Vergr. 11:1.
Nach A. D. Nekrassow.

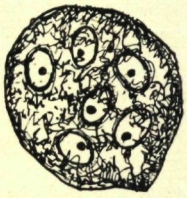


Fig. 124.
Galba (*Galba*) *truncatula* Müll.
Laich von oben.
Vergr. 9:1.
Nach A. D. Nekrassow.

sind oval, oft fast rundlich, solche mit hoher Eizahl länger und nierenförmig. Die deutlich geschichtete Laichhülle ist ziemlich glatt und bei hoher Eizahl oft infolge des Druckes der Eier etwas wellig (Fig. 123). Große nierenförmige Laichballen können etwa 40 *mm* lang werden, bei

einer Breite und Dicke von 6 *mm*. Kleine runde Laichballen haben mitunter nur einen Durchmesser von 4 *mm*. Die Eizahl schwankt von 2 bis etwa 90. Die Eier sind durchschnittlich 0,8 *mm* lang und 0,65 *mm* breit. Die von der äußeren Eimembran abgehenden Stränge sind bei den *Galba*-Arten weit schwächer als bei den anderen europäischen Lymnaeiden. In großen Laichen von *Galba (Galba) palustris* Müll. sind sie immerhin deutlich, in kleinen Laichen dagegen oft kaum erkennbar. Der Laich von *Galba (Galba) truncatula* Müll. (Fig. 124) ist oval, sehr häufig fast rund;

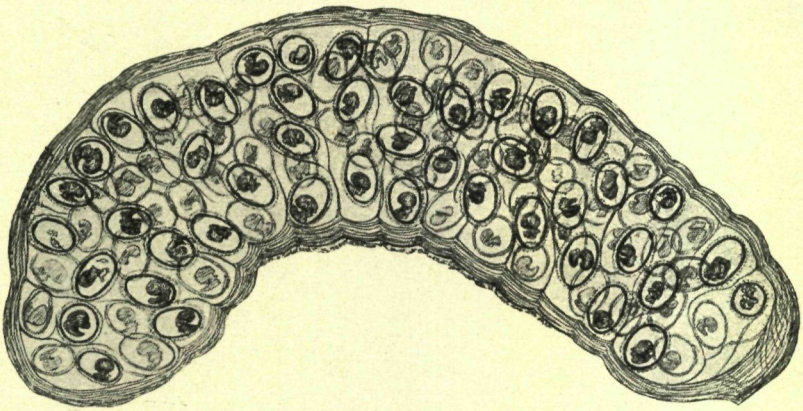


Fig. 125. *Radix auricularia* L. Laich von oben. Vergr. 7:1. Nach A. D. Nekrassow.

seine Länge beträgt 2—6 *mm*, seine Breite 1,5—4,5 *mm*. Er wird meist in kleinen Pfützen und Gräben abgesetzt und ist auf seiner Oberfläche vielfach mit Schmutzklümpchen, Sandkörnern oder Algen bedeckt. Die Laichhülle ist verhältnismäßig dünn. Die Eizahl schwankt von 2 bis 25; meist sind etwa 6 bis 10 in einem Gelege. Es handelt sich um die kleinsten Eier bei unseren indigenen Lymnaeiden; sie sind durchschnittlich 0,75 *mm* lang und 0,6 *mm* breit. Stränge an der äußeren Eimembran sind nicht erkennbar.

Bei den *Radix*-Arten ist die Gestalt des Laichballens wurstförmig gebogen, falls er auf einer ebenen Unterlage abgelegt werden kann (Fig. 125). Das ist beispielsweise der Fall, wenn er an Steinen im Wasser, auch an der Glasscheibe des Aquariums angeheftet wird. Wenn der Laich dagegen im Gewirr der Wasserpflanzen abgesetzt wird, bekommt er meist eine sehr unregelmäßige Gestalt, ist oft wurmförmig gebogen, manchmal sogar S-förmig. Er ist entsprechend den Umweltsbedingungen für die Tiere oft recht verschieden groß; er wird bis 40 *mm* lang, bei einer Breite und Dicke von 6—8 *mm*, nur selten größer. Die Schichtung der Laichhülle ist ziemlich grob; die Eier liegen in ihr bei großer Eizahl sehr eng, so daß die Oberfläche der Laichhülle oft recht wellig erscheint. Die Anzahl der Eier beträgt je nach den äußeren Lebensverhältnissen 10 bis 350, selten mehr. Die Eier sind durchschnittlich 1 *mm*

lang und 0,8 *mm* breit. Die äußere Eimembran ist dick und läßt die konzentrische Schichtung gut erkennen; die ansitzenden Stränge sind recht stark. Eine Unterscheidung der einzelnen Arten nach dem Laich ist wohl kaum möglich. Wenn der Laichballen in einer Ebene abgesetzt worden ist, so scheint er bei *Radix auricularia* L. etwas stärker gebogen zu sein als bei den anderen Arten. Auch ist bei ihr die Eizahl vielleicht durchschnittlich etwas höher als bei ihren Verwandten; doch ist bei ihrer starken phänotypischen Beeinflussbarkeit eine solche Angabe ohne praktische Bedeutung für die Erkennung der Arten.

Von den *Physidae* kommt hier nur *Physa (Physa) fontinalis* L. in Betracht. Ihr Laich ist kurz oval und sehr hoch und konvex (Fig. 126). Seine Länge beträgt etwa 10 *mm*. Die mehrschichtige Laichhülle ist be-

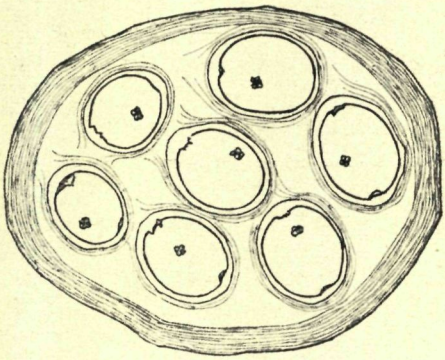


Fig. 126. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L.
Laich von oben. Vergr. 12:1.
Nach A. D. Nekrassow.

sonders klar und durchsichtig, nie wellig, da die Eier in ihr nicht gedrängt liegen. Die Eizahl beträgt 6 bis 20, selten mehr. Die Eier sind kurz oval und an einem oder beiden Polen etwas eingedrückt; sie sind durchschnittlich 0,95 *mm* lang und 0,75—0,8 *mm* breit. Die Eier sind mit zwei Membranen versehen, einer anscheinend recht festen inneren und einer durch scharf ausgeprägte Schichtung ausgezeichneten äußeren, von deren Schichten sich zwei besonders deutlich markieren. An den Eipolen sind diese Schichten häufig etwas verdickt. Stränge, wie sie an den Eiern der Lymnaeiden vorhanden sind, kommen bei den Physiden nicht vor; doch blättern die Ränder der äußersten Membranschichten an den Eipolen oft auseinander.

Die Laiche der *Planorbidae* sind rundlich oval und flach scheibenförmig. Ihre normale Gestalt erhalten sie, wenn sie auf ebener Fläche angeheftet werden. Bei der Befestigung an Stengeln, schmalen Blättern und dergleichen werden die Ränder des Laichballens rings um den Gegenstand herumgebogen (Fig. 128); das kommt vor allem bei den größeren Arten vor. In der flachen Laichhülle, deren Gallerte fester

als die der Lymnaeidenlaiche ist, liegen die Eier in einer einzigen Schicht; doch drücken sie einander oft dermaßen, daß die runde Eiform in eine polygonale übergeht. Die Eier besitzen nur eine Eimembran, die der inneren Eimembran der Lymnaeiden und Physiden entspricht; auch fehlen vollständig irgendwelche Stränge, wie sie für die meisten Lymnaeiden charakteristisch sind.

Planorbarius corneus L. erzeugt einen Laich von dem Umriß etwa einer Palette. Der ganze Laich ist rötlich, was durch die Eiweißfärbung verursacht wird; die Hülle und der Schleim sind aber an sich farblos. An der Oberseite der Laichhülle verlaufen längs der Ränder einander parallele Linien (Fig. 127), von denen der zentrale Teil der Kapsel meist frei ist. Diese Linien zeigen an, wie der Laich entstanden ist. Ein flaches, 2—3 Eidurchmesser breites Band von Eiern wird ringsherum am Außenrand abgelegt; bei der Rückkehr zum Ausgangspunkt biegt das Band nach innen ein und füllt mit seinem Ende die Lücke im Innern des Ringes aus. Der Laich von *Planorbarius corneus* L. wird 15—30 *mm* lang. Die Eizahl beträgt etwa 2—70. Die Eier sind oval oder polygonal, letzteres, wenn sie einen stärkeren Druck aufeinander ausüben; ihre Länge beträgt etwa 1,2 bis 1,35 *mm*.

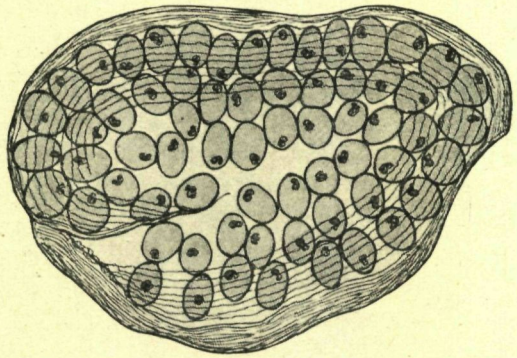


Fig. 127. *Planorbarius corneus* L. Laich von oben. Vergr. 5:1. Nach A. D. Nekrassow.

Die Laichballen der Gattung *Planorbis* Müll. sind flache Kapseln von etwa 5—8 *mm* Länge mit einem Eiweiß von gelblicher Farbe; ihre Eizahl beträgt bis etwa 30 (Fig. 128). Die Eier sind kleiner als bei *Planorbarius corneus* L., etwa 0,5—0,55 *mm* groß. Bei den kleinen Planorbiden ist die Gestalt der Laichballen nicht prinzipiell voneinander verschieden; zur Festlegung etwaiger Abweichungen erscheinen Vergleiche größerer Serien bei den einzelnen Arten notwendig. Bei *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. enthält der scheibenförmige Laich von 4—5 *mm* etwa 10—15 meist nicht gedrückte Eier. Der Laich der *Gyraulus*-Arten ist noch kleiner; bei *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus*

Müll. (Fig. 129) ist er etwa 3—4 *mm* groß, mit 5—10 Eiern. Bei der Gattung *Segmentina* Flem. ist der Laich flach und oval. Bei *Segmentina* (*Segmentina*) *nitida* Müll. enthält er bei einer Länge von 3—5 *mm* bis 15 Eier von durchschnittlich 0,75 *mm* Länge und 0,7 *mm* Breite, die meist stark gedrückt und daher polygonal sind. Ähnliches gilt auch für *Segmentina* (*Hippeutis*) *complanata* Drap.; nur beträgt die Eizahl nicht mehr als 5—10.

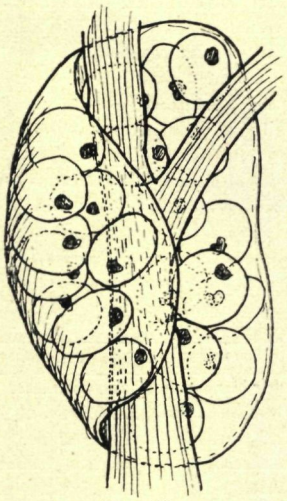


Fig. 128.
Planorbis planorbis L.
Laich, an einem Stengel befestigt.
Vergr. 20:1.
Nach A. D. Nekrassow.

Der Laich von *Ancylus lacustris* L. (Fig. 130) ähnelt sehr dem der kleinen Planorbiden. Man findet ihn an den Stengeln von Schilf und Wasserlilien, sowie an den Wasserpflanzen, an denen sich die Art aufhält. Seine Gestalt ist die einer flachen, runden Scheibe mit einem Durchmesser von 2—5 *mm*. In einer recht dünnen Hülle liegen die 2—10 Eier, ohne daß sie im allgemeinen gepreßt würden. Sie haben nur eine einzige Eimembran wie die Planorbiden und weisen keinerlei Befestigungen durch Stränge auf. Sie sind durchschnittlich 0,5 *mm* lang und 0,4 *mm* breit und gehören wohl zu den kleinsten Eiern von wasserbewohnenden Basommatophoren. Ihre Kleinheit ist auf einen verhältnismäßig geringen Vorrat an Eiweiß zurückzuführen; der Embryo ist auch in frühen Stadien nicht kleiner als bei gleich großen Planorbiden.

Die Eiablage der wasserbewohnenden Basommatophoren erfolgt vor-

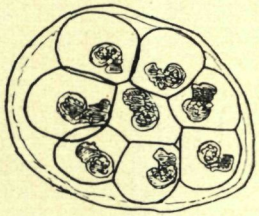


Fig. 129.
Gyraulus (*Gyraulus*) *albus* Müll.
Laich von oben. Vergr. 17:1.
Nach A. D. Nekrassow.

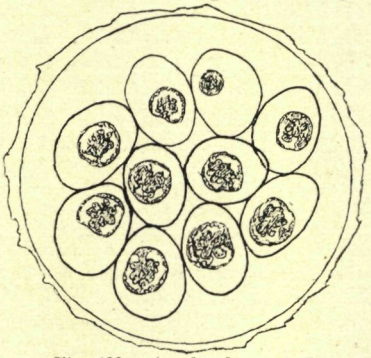


Fig. 130. *Ancylus lacustris* L.
Laich von oben. Vergr. 25:1.
Nach A. D. Nekrassow.

zugsweise nachts, am häufigsten wohl in den frühen Morgenstunden; die Belichtung spielt dabei wohl keine Rolle, denn es werden auch

Laichballen abends und morgens bei vollem Tageslicht des Sommers abgelegt. Auch läßt sich eine laichende Schnecke durch helles künstliches Licht nicht stören und ist dann gut zu beobachten. Gelegentlich kommt auch ein Ablaichen den Tag über vor, so beispielsweise hauptsächlich bei den Lymnaeiden und den kleinen Planorbiden. Eine vor der Eiablage stehende Schnecke beginnt im allgemeinen mit dem Ablaichen, sobald man sie in frisches Wasser setzt. Vor dem Laichen werden die Bewegungen der Schnecke langsam, und dann bleibt sie still sitzen, nicht voll ausgestreckt, bei rechts gewundenen Arten die rechte, bei linksgewundenen die linke Körperseite zurückgezogen. Der hervorquellende Laichballen wird unter die vordere Fußsohle gebracht und mit dem Kopf auf der Unterlage befestigt. Die ganze Eiablage dauert bei den Basommatophoren nur einige Minuten, selten länger. Unmittelbar nach der Ablage sind die Laichkapseln weich, quellen aber in wenigen Stunden unter Wasseraufnahme auf und werden zu einer zähen oder festen Gallerte.

Entwicklungsgeschichte Die Metamorphose zur endgültigen Form der Erwachsenen vollzieht sich bei den Basommatophoren in der Regel während der Entwicklung innerhalb des Eies; nur bei einigen, in dem zu behandelnden Gebiet nicht vorkommenden, primitiven Gruppen kommt es zur Bildung einer freien Veligerlarve, die sich in ihrer Ausbildung an diejenigen der Cephalaspideen anschließt.

Im allgemeinen setzt gleich nach der Eiablage der Furchungsprozeß der Eier ein, der total und inäqual verläuft, wie bei den meisten Mollusken nach dem Spiraltypus erfolgt und wohl im Prinzip bei allen Basommatophoren gleich ist.

Über diese Furchung liegen für die hier vertretenen Basommatophoren vor allem Arbeiten von C. RABL, H. FOL, K. v. KOSTANECKI und besonders A. WIERZEJSKI vor, welch letzterer eingehend die Ontogenese von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. untersucht hat. Neuerdings sind die ersten Stadien der Entwicklung des Eies von J. COMANDON und P. DE FONBRUNE auch kinematographisch aufgenommen worden.

Das Ei hellt sich an dem durch die Richtungskörperchen gekennzeichneten animalen Pol stark auf, indem der Dotter nach dem vegetativen Pol gedrängt wird. Dann erfolgt die erste Furche meridional zum animalen Pol, wodurch das Ei in zwei Blastomeren zerlegt wird. Dabei liegt aber die Kernteilungsspindel in einem Winkel schräg zur Hauptachse des Eies geneigt (Spiralfurchung); dadurch ist schon die Dexiotropie oder Laeotropie der nächsten Teilung bestimmt. Die zweite Furche verläuft ebenfalls meridional, doch senkrecht zur ersten, so daß vier in einer Ebene liegende Blastomeren entstehen. Die Kernteilungsspindeln verlaufen wieder in einem Winkel zur Eiachse und stellen sich je nach der Neigung der ersten Teilungsspindel schräg dexiotrop oder laeotrop. So kommt es, daß in der ersten Furche am animalen Pol eine Brechungslinie oder Polarfurche entsteht. Von den vier entstandenen Blastomeren berühren bei der dexiotropen Teilung die vordere rechte und die hintere linke Blastomere einander am animalen Pol in der Polar-

furche; die vordere linke und die hintere rechte Blastomere sind dagegen am animalen Pol getrennt und stoßen nur am vegetativen Pol in einer zur oberen senkrechten Furche zusammen. Bei der laeotropen Teilung berühren sich am animalen Pol die vordere linke und die hintere rechte Blastomere; auch sonst gleicht die Anordnung spiegelbildlich der

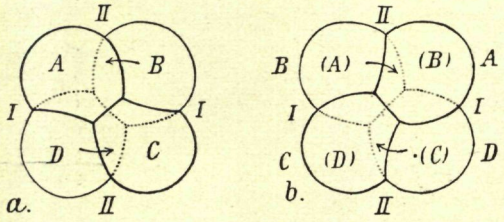


Fig. 131.
a Schema der laeotropen, *b* der dexiotropen Furchung.
Nach A. WIERZEJSKI.

bei der dexiotropen Teilung. In dieser Lage der Polarfurche zeigt sich der Unterschied zwischen rechts- und linksgewundenen Schnecken (Fig. 131); die Polarfurche entspricht der Querachse des sich entwickelnden Embroys.

Die dritte Furche verläuft äquatorial, ist aber nach dem animalen Pol verschoben (inäquale Furchung) und teilt die 4 Blastomeren in 4 nach dem animalen Pol zu gelegenen Mikromeren (das erste Quartett) und 4 Makromeren. Eine Folge der Verlagerung der Kernteilungsspindeln und damit der Teilungsrichtung bei der Spiralfurchung ist, daß die 4 Mikromeren nicht gerade über den dazugehörigen Makromeren, sondern nach rechts oder links verschoben auf den Zwischenräumen zwischen den oberen Kuppen der Makromeren liegen. Im weiteren Verlauf der Furchung wechseln stets dexiotrope und laeotrope Teilungen miteinander ab; dadurch ordnen sich die Zellenkränze in regelmäßiger Wechsellage zueinander an, was einer günstigen Raumausnützung entspricht.

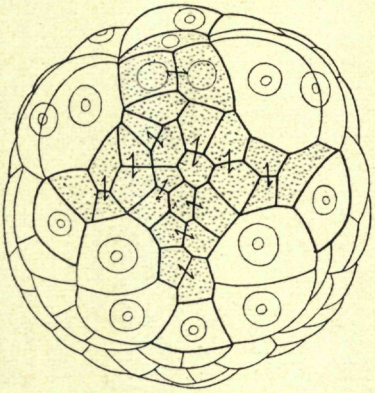


Fig. 132. *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Keim, 30zellige Kreuzfigur am animalen Pol. Nach A. WIERZEJSKI.

Die auf die Bildung des ersten Quartettes folgenden beiden Furchungen verlaufen ebenfalls äquatorial und lassen das zweite und dritte Quartett in Richtung auf den animalen Pol entstehen. Unter Bildung von Tochterzellen durch die 3 Quartette entsteht am animalen Pol über

den Makromeren eine Haube kleiner dotterarmer Zellen. In ihr bilden Abkömmlinge des ersten Quartetts, zu denen noch solche aus dem zweiten Quartett an den Enden hinzukommen, eine Kreuzfigur (Fig. 132), wie sie auch bei anderen Mollusken festgestellt worden ist. A. WIERZEJSKI hat an *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. den Verlauf der Furchung und das Schicksal der einzelnen Abschnitte des Keimes genau verfolgt.

Schon bei der ersten Furchung umschließen die Blastomeren eine Furchungshöhle, die anfangs ein linsenförmiger, später ein kugeliger Hohlraum ist. Bei dem weiteren Verlauf der Teilungen läßt sich eine wechselnde Abnahme oder Zunahme und eine sich ändernde Gestalt der bald einheitlichen, bald in ein System von Spalten aufgelösten Furchungshöhle feststellen. Im allgemeinen ist sie bei den Basommatophoren nicht so groß, als wie man das bei den Stylommatophoren gewöhnt ist.

Die Gastrulation beginnt nach A. WIERZEJSKI bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L., wenn der Keim reichlich 200 Blastomeren umfaßt; davon kommen auf die Entodermplatte 33—35, auf das Kreuz 34—38, auf das sekundäre Mesoderm 10—16 und auf das primäre Mesoderm 4 Makromeren und gegen 10 Mikromeren. Zu diesem Zeitpunkt ist der Keim abgeflacht und apikal eingesenkt, so daß er bei Beginn der Gastrulabildung oben und unten eingestülpt erscheint. Unter gleichzeitiger Vermehrung der Zellen vertieft sich die Gastrula und verengt sich ihre runde Öffnung. Schon etwa vom 145-Zellenstadium an bemerkbar, zeigt sich jetzt immer deutlicher die Ausbildung der Asymmetrie, hervorgerufen durch die ungleiche Teilung der seitlichen Mikromeren, die eine rechte und eine linke Vorwölbung erzeugen, von denen die rechte bei linksgewundenen Arten, die linke bei rechtsgewundenen Arten stärker ist.

Weitere Teilungen führen zur Ausbildung von Organen. Als Embryonalorgane, die beim Ausschlüpfen der jungen Schnecke aus dem Ei bereits wieder verschwunden oder im letzten Stadium des Abbaues befindlich sind, haben das Velum, die Kopfblase (Cephalocyste), der Eiweißsack, das embryonale Exkretionsorgan (Protonephridien) und die Nuchalzellen zu gelten; die für die meisten Stylommatophoren charakteristische Schwanzblase (Podocyste) wird bei den Basommatophoren nicht entwickelt.

Das Velum, das bei den Arten mit freier Larve diese als Larvenorgan im Wasser schwebend erhält und sie zu einer pelagischen Lebensweise befähigt, ist bei denjenigen Basommatophoren, bei denen die Metamorphose innerhalb des Eies abläuft, durchaus rudimentär, am meisten wohl bei den *Ancylidae;* es kommt nur als Bewegungsorgan des Embryos im Ei in Betracht (Fig. 133, 135). Es entsteht vorn oberhalb der Mundöffnung. Schon vor seiner Bildung zeigen sich an der künftigen Stelle Wimpern. Mit ihnen beginnt das Rotieren des Embryos. Das Velum tritt dann über dem Mund als ein Band blasser Zellen hervor, die jederseits mit einigen großen Zellen abschließen, die durch Vakuolen aufgequollen sind und keine Wimpern tragen. Es verschwindet meist bereits längere Zeit vor dem Ausschlüpfen.

Die Kopfblase (Cephalocyste) entsteht durch Vorwölbung der apikalen Einsenkung des Keims. Sie ist bei den Basommatophoren wenig ausgeprägt und erreicht nie solche Größe wie bei der Mehrzahl der Stylommatophoren. Ihr Epithel ist durch abgeplattete Zellen gebildet. Ihr Inneres wird von zerstreut liegenden Mesodermzellen in lockerer Anordnung durchzogen. Die Cephalocyste ist nicht zu rhythmischen Kontraktionen befähigt und kann daher keine Zirkulation der Körpersäfte des Embryos hervorrufen, wie man zeitweise annahm, sondern kann nur vom Fuß aus passiv bewegt werden. Da bei rotierenden Bewegungen des Embryos im Ei die Cephalocyste an der Innenseite der Eimembran entlanggleitet, wird durch ihre dünnen Wände hindurch die Atmung des Embryos vermittelt.

Das Sauerstoffbedürfnis bei der Atmung löst auch die Bewegung des Embryos im Ei aus; sie erfolgt mit der Kopfseite voran. Zuerst ist es eine rotierende Bewegung, die man nach der Gastrulation des Keimes feststellen kann und die durch die Wimpern der Velarzone hervorgerufen wird. Bei *Lymnaea stagnalis* L. setzt diese Bewegung etwa am 3. oder 4. Tage ein, bei kleineren Arten oft etwas früher. Zunächst ist sie ziemlich gering, verstärkt sich aber rasch, so daß sie bei Sauerstoffbedürfnis dann recht intensiv sein kann. Das läßt sich leicht beobachten, wenn Schneckenlaich von der Sonne beschienen wird. Auch unter dem Binokular lassen sich Schneckenembryonen, die anfangs ruhig im Ei lagen, durch Bestrahlung zu lebhaften Bewegungen veranlassen, die jedoch aufhören, sobald man abblendet. Dieselben lebhaften, rotierenden Bewegungen erreicht man durch Zusatz von warmem Wasser in den Behälter, woraus hervorgeht, daß das erhöhte Sauerstoffbedürfnis bei Temperaturerhöhung die Bewegung veranlaßt und diese nicht etwa phototaktisch hervorgerufen wird. Umgekehrt wird durch Temperaturerniedrigung die Rotation verlangsamt. Durch die Bewegungen des Embryos wird die Flüssigkeit im Ei durchmischt und die Diffusion durch die Eimembranen erleichtert. Mit zunehmender Entwicklung des Embryos geht die rotierende Bewegung immer mehr in ungleichmäßige Bewegungen über, bis endlich die junge Schnecke ihre Fußsohle verwenden kann und im Innern des Eies an dessen Wand umherkriecht (Fig. 136).

Ernährt wird der Keim durch ein embryonales Dotterorgan, den Eiweißsack, in dem der im Ei enthaltene Eiweißvorrat aufgespeichert ist. Schon frühzeitig sondert sich nämlich das Entoderm in zwei Zellkategorien, von denen die eine das Bildungsmaterial für Mittel- und Enddarm ist; die Zellen der anderen nehmen an Größe zu und stellen das Dotterentoderm dar. Während der Entwicklung des Keimes nimmt der Eiweißvorrat allmählich ab und ist am Ende der Embryonalzeit im allgemeinen aufgebraucht. Die Funktion des Eiweißsackes ist mit dem Ausschlüpfen der jungen Schnecke vorüber, und seine zerfallenen Zellen werden durch die inzwischen gebildeten Mitteldarmsäcke im endgültigen Verdauungsystem des Tieres als erste Nahrung verdaut.

Ein weiteres Embryonalorgan ist das paarige embryonale Exkretionsorgan, die Protonephridien, die meist als

„Urnieren" bezeichnet werden (Fig. 133, 135). Sie werden als Ektodermeinstülpungen angelegt und befinden sich in den beiden Körperseiten des Embryos. Es handelt sich um je ein geknicktes Rohr, dessen längerer

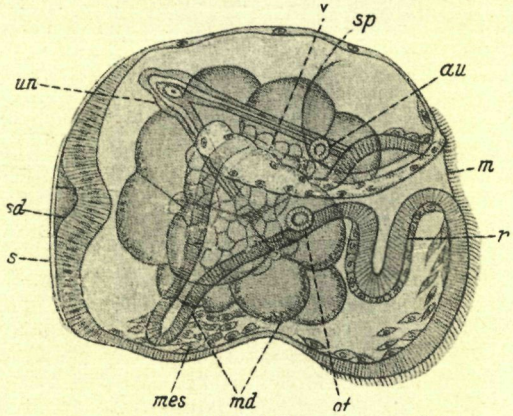


Fig. 133. *Planorbis*. Embryo von der Seite. *au* Auge. *m* Mund. *md* Mitteldarm. *mes* Mesoderm. *ot* Statocyste. *r* Radulatasche. *s* Schale. *sd* Einsenkung in der ersten Schalenbildung. *sp* Scheitelplatte. *un* Protonephridium. *v* Velum. Vergr. — Nach C. Rabl.

Schenkel vorn etwa zwischen Sinnesplatten und Eiweißsack mit einem geschlossenen Wimperapparat beginnt und dessen kurzer Schenkel über dem Fuß nach außen mündet (Fig. 134). In das Lumen des Rohres

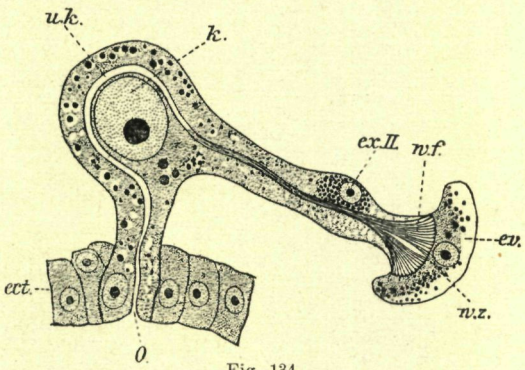


Fig. 134.
Schema eines Protonephridiums der Basommatophoren. *ect.* Ektoderm. *e. v.* Endvakuole. *ex. II* kleinere Exkretionszelle. *k.* Kern der Riesenzelle. *O.* Öffnung des Protonephridiums. *u. k.* Kanal. *w. f.* Wimperflamme. *w. z.* Wimperzelle. — Nach J. Meisenheimer.

gerichtet, schlägt vom blinden Ende eine mächtige, lange Wimperflamme (Fig. 134). Die Protonephridien der Basommatophoren bestehen aus je 4 Zellen. Der Knick des Organs wird durch die Vorwölbung seiner

Riesenzelle hervorgerufen. Diese und eine weitere Zelle bilden von der Öffnung des embryonalen Exkretionsorganes aus einen Kanal nach innen, der um die Vergrößerung der Riesenzelle in einer Schlinge verläuft. Diese beiden bis zur Öffnung des Protonephridiums reichenden Zellen unterscheiden sich sofort von den die Öffnung umgebenden Ektodermzellen durch ihre bedeutende Größe. Nach innen weist das Organ noch 2 weitere Zellen auf. Obwohl die sich bis zur Öffnung erstreckende zweite Zelle an der Exkretion beteiligt ist, wie durch die Exkretkörner in ihr zu erkennen ist, so wird doch die Exkretion in der Hauptsache von der Riesenzelle und dann von der dritten Zelle bewerkstelligt. In der dritten Zelle liegt der Kern stets auf der entgegengesetzten Seite als in der Riesenzelle. Am blinden Ende des Protonephridiums läuft die dritte Zelle in einen feinen Saum um das sich trichterförmig erweiternde Lumen aus. Dieses wird kappenartig durch die gewölbte vierte Zelle abgeschlossen. Die vierte Zelle besitzt in der konvexen Hälfte eine Endvakuole, in die der Kern sich eindrückt, auf der konkaven Seite die bereits erwähnte Wimperflamme. Die Protonephridien unterscheiden sich bei den einzelnen Basommatophorengruppen durch eine verschieden starke Vorwölbung der Riesenzelle, um die der ausführende Kanal in einer entsprechenden Schlinge verläuft. Dieses embryonale Exkretionsorgan bildet sich etwa gleichzeitig mit der Cephalocyste zurück und ist beim Auskriechen der jungen Schnecke restlos verschwunden.

Zu den Embryonalorganen sind auch noch die sogenannten Nuchalzellen (Nackenzellen) zu rechnen, über deren Funktion und Bedeutung noch keine Klarheit besteht; ihre großen Vakuolen mit glänzenden Körnern lassen aber auf eine exkretorische Tätigkeit schließen. Solche Zellen sind bei *Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae* und *Ancylidae* nachgewiesen und dürften wohl allen Basommatophoren eigen sein. Ihr Auftreten ist zeitlich bei den einzelnen Gruppen verschieden; so finden sie sich bei Physiden bereits an solchen Embryonen, bei denen die Radula noch nicht vorhanden oder kaum angedeutet ist, bei Planorbiden dagegen erst, wenn die Radula bereits zu sehen ist. Es handelt sich um Zellen mesodermalen Ursprungs an den dorsalen Rändern der Scheitelplatten. In der ersten Zeit ihres Auftretens sind diese auffälligen Zellen in zwei Gruppen paarig angeordnet, vereinigen sich aber dann zu einem medianen Haufen, wobei jedoch jede Nuchalzelle ohne Zusammenhang mit benachbarten frei im Bindegewebe liegt. Sie unterscheiden sich von den anderen benachbarten Mesodermzellen durch ihre Struktur und ihre Größe, die mit Ausnahme der großen Eiweißzellen sämtliche Zellen des Embryos übertrifft. Noch vor dessen Ausschlüpfen aus dem Ei gehen die Nuchalzellen in Verlust, indem sie einzeln aus dem Hautepithel zwischen den auseinanderweichenden Ektodermzellen nach außen heraustreten, nachdem sich an den betreffenden Stellen zunächst kleine Höcker gebildet haben. Die freien Nuchalzellen zerfallen dann; ihre glänzenden Körnchen sinken im Eiweiß nieder und bleiben an der Eimembran liegen.

Von bleibenden Organen des Embryos wird der wimpernde Fuß (Fig. 135) zunächst als einheitlicher Höcker unter dem Mund an-

gelegt; dann verlängert er sich zweilappig nach hinten, indem die Mitte einsinkt. Bei den Ancyliden sollen diese Lappenbildungen fehlen. Mit der zunehmenden Streckung des Fußes beginnen mit der Zeit stärker werdende Kontraktionen seiner Muskelfasern. Dadurch wird neben der durch die Wimpern hervorgerufenen rotierenden Bewegung des Embryos auch eine Bewegung innerhalb seines Körpers erzeugt. Wenn nämlich der Fuß durch Kontraktion der Muskelfasern nach rückwärts gezogen wird, flacht sich der Nacken ab, wölbt sich aber hervor, wenn die Muskeln erschlaffen. Durch diese Bewegung wird die Hämolymphe durch den

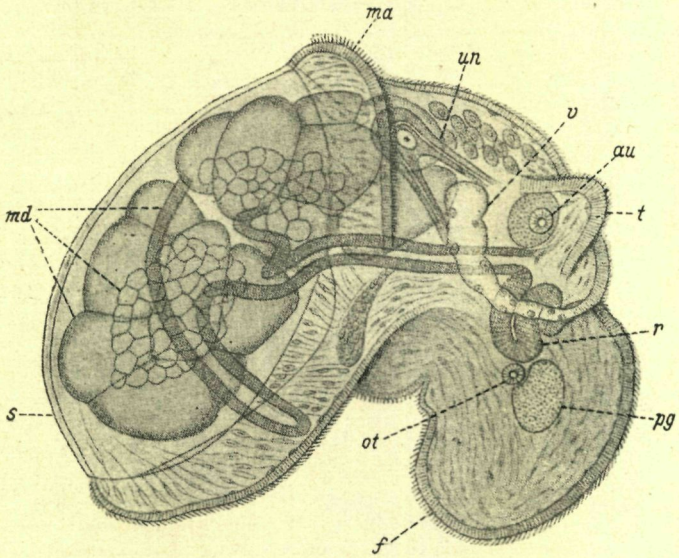


Fig. 135. *Planorbis.* Älterer Embryo von der Seite.
au Auge. *f* Fuß. *ma* Mantelrand. *md* Mitteldarm. *ot* Statocyste. *pg* Pedalganglion. *r* Radulatasche. *s* Schale. *t* Tentakel. *un* Protonephridium. *v* Velum. Vergr. Nach C. Rabl.

Körper getrieben zu einer Zeit, wo die Kreislauforgane noch nicht vorhanden sind. Die Fußdrüse entsteht erst verhältnismäßig spät als mediane Einstülpung am vorderen Fußrand.

Die Entstehung der Schale beim Embryo beginnt mit der Einsenkung eines kreisförmig begrenzten Bezirkes von dorsalen Ektodermzellen, der meist irreführend als „Schalendrüse" bezeichnet wird. Durch Wachstum wölbt sich diese Anlage darauf wieder vor und scheidet ein zartes, hyalines, zunächst allein aus organischer Substanz bestehendes Periostrakumhäutchen ab, das sich vom Mutterboden leicht ablöst (Fig. 133). Dieser Boden ist der beginnende Mantel; seine Begrenzung durch einen wulstartigen Kranz stärker hervortretender und schon frühzeitig bewimperter Ektodermzellen wird zum Mantelrand (Fig. 135). Das weitere Schalenwachstum geht bei den Basommatophoren durchweg kontinuierlich vor sich. Die Schale wird durch das Wachstum tiefer, durch

verschieden rasches Wachstum an den Rändern spiralig und je nach der Anlage rechts- oder linksgewunden. Infolge der Ablagerung von Kalk verliert die wachsende Schale allmählich ihre ursprüngliche Biegsamkeit und Elastizität. Die erste Bildung kleiner Kalkkörnchen ist schon vom Kappenstadium der Schale an zu beobachten; die Kalkablagerung nimmt dann mit dem Wachstum des Embryos zu.

Die Einstülpung der Mantelhöhle erfolgt vor dem entsprechend der Windungsrichtung nach rechts oder nach links gedrängten After, zunächst als seichte Grube, die sich aber allmählich vertieft und weiter ausbreitet, so daß der After und die Ausmündung des inzwischen als endgültiges Exkretionsorgan angelegten Nephridiums in sie einbezogen werden; infolge Verwachsung ist die Öffnung der Mantelhöhle nach außen endlich nur auf das Atemloch (Pneumostom) beschränkt. Schon bald nach Anlage der Mantelhöhle tritt ihre Wand mit dem Gefäßsystem in Verbindung, indem sich dieses in die Wand vorschiebt und das respiratorische Netz bildet. Aber schon vor der Ausbildung dieser Gefäße scheint die Wandung der Mantelhöhle dem Gasaustausch des Embryos zu dienen, denn mit ihrer Anlage tritt in der Entwicklung der Kopfblase ein Stillstand ein; das embryonale Respirationsorgan wird also allmählich durch das bleibende ersetzt.

Nephridium und Herz entwickeln sich aus einer gemeinsamen Anlage wahrscheinlich mesodermalen Ursprungs. Wenn der Bezirk der Schalenbildung beim Embryo je nach der späteren Windungsrichtung nach rechts oder links rückt, wird der Raum zwischen Ektoderm und Entoderm zu beiden Seiten des Enddarmes von zahlreichen großen Mesodermzellen erfüllt, die dann nach beiden Seiten der Darmanlage auseinanderweichen, wobei sich bei rechtsgewundenen Tieren rechts, bei entgegengesetzt gewundenen links ein rundlicher Haufen solcher Zellen ansammelt, während sich auf der anderen Seite die Mesodermzellen allmählich in Mesenchym auflösen. Im äußeren Teil des Zellhaufens differenziert sich die erste Anlage des Nephridiums, die mit den Protonephridien in keinem genetischen Zusammenhang steht, streckt sich dann in die Länge und höhlt sich aus; rechts, beziehungsweise links vom Enddarm wächst bei den Basommatophoren dann der Ureter zipfelartig nach innen als kurze ektodermale Einstülpung, in die das Nephridium durchbricht, so daß sein Lumen eine Verbindung nach außen erhält. Im Inneren differenziert sich der obere Abschnitt des Nephridiums unter Vakuolisierung seines Epithels und gleichzeitiger Faltenbildung. Schon vor dem Ausschlüpfen der Schnecke aus dem Ei beginnt beim Embryo das Nephridium zu arbeiten, was aus dem Auftreten von Konkrementen hervorgeht.

In der Nähe des inneren, blinden Teiles der Nephridialanlage bildet sich das Herz auf dem lockeren Zellhaufen als eine Rinne, die an ihren beiden Enden weit offen steht und in der Mitte, d. h. an der künftigen Grenze zwischen Atrium und Ventrikel, sich verengt. Die Ränder der Rinne falten sich dann hoch, bis sie sich berühren und zu einem Schlauch schließen; an der Verengung verdicken sich die Wände bis zur Berührung und bilden die Atrioventri-

kularklappe aus. Die beginnenden Pulsationen sind zuerst schwach und unregelmäßig, steigern sich aber dann allmählich bis zur Zahl der Herzschläge der auskriechenden Schnecke. Sie leiten wohl die histologische Differenzierung der Herzanlage ein, die am Ventrikel beginnt und dann erst an der Vorkammer einsetzt; sie vollzieht sich derart, daß die sternförmigen, reich verästelten Muskelzellen mit vorspringenden Kernen untereinander in Verbindung treten und allmählich die typische Struktur der Herzmuskulatur (vgl. S. IX. b 332) annehmen.

Noch bevor sich der Herzschlauch geschlossen hat, tritt bei den Basommatophoren das Perikard als Bläschen an der späteren Grenze zwischen Atrium und Ventrikel durch Wucherung der Wand auf der Seite des Eiweißsackes auf. Es vergrößert sich um das Herz herum und schließt sich endlich zum Ring. Als Rest eines Cöloms ist das Perikard sicher nicht anzusehen. In Richtung auf das Perikard bildet das Nephridium von seinem oberen Teil eine Verlängerung aus, die schließlich in das Perikard als Nephroperikardialgang eindringt. Alsbald treten in diesem Gang Flimmerhaare auf, die sich in Richtung vom Perikard gegen das Exkretionsorgan hin bewegen, so daß der Exkretionsstrom im Perikard beginnt.

Die Blutgefäße entstehen unabhängig vom Herzen als Lückenräume im mesodermalen Zellmaterial. Zunächst wird der Fuß von einem geräumigen Blutsinus durchzogen, der bis zur Schalenanlage und nach vorn bis zur Cephalocyste reicht. Durch allmähliche Verengung dieser von einer Schicht flacher Zellen umgebenen Räume entstehen die Gefäße. So bilden sich am offenen Ende des Herzschlauches die Körperaorta und die Lungenvene. Nach H. FOL soll bei den Basommatophoren die Aorta als Verlängerung des Ventrikels gebildet werden. Unter dem Mikroskop kann man am Embryo regelmäßig aufeinander folgende Kontraktionen der Blutsinus beobachten.

Der Darmkanal entsteht aus verschiedenen Abschnitten; an seinem Aufbau ist sowohl das Ektoderm, als auch das Entoderm beteiligt. Nachdem sich an der Gastrula der Blastoporus nach Aufnahme von Eiweiß in den zentralen Hohlraum vorübergehend geschlossen hat, während welcher Zeit also keine Verbindung mehr zwischen diesem Eiweiß und dem umgebenden vorhanden ist, entsteht der Mund nebst der ersten Anlage des Vorderdarmes, das Stomadäum, durch Einwucherung von Ektoderm als eine kurze schlauchartige Einstülpung. Die Mundöffnung nimmt bald die Gestalt eines longitudinalen Spaltes an, dessen vorderes, unmittelbar am Velum gelegenes Ende etwas breiter als das hintere Ende ist; diese Form wird dann während der gesamten Embryonalzeit beibehalten. Die Zellen um den Mund bilden Wimpern aus; auch in die Mundhöhle hinein setzen sich solche Wimperzellen fort; an der Decke der Pharyngealhöhle erhebt sich eine wimpernde Crista mit vakuolisierten Zellen; die Cilien strudeln das Eiweiß in den Darm. Sehr bald nach der Bildung des Stomadäums entsteht an dessen ventraler Wandung als weite Ausbuchtung die Anlage der Radulatasche (Fig. 133, 135), die rasch zu einem umfangreichen Blindsack heranwächst. Nach den Untersuchungen von A. WIERZEJSKI

an *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. entsteht die Radulatasche nicht als eine einzige, mediane Tasche, sondern aus zwei symmetrisch nebeneinander liegenden Taschen, die erst durch weitere Einsenkung zu einer einheitlichen Tasche werden. Auch der Ösophagus ist rein ektodermalen Ursprungs; er verbindet sich erst nachträglich mit der entodermalen Darmplatte. Die Pharyngealdrüsen entstehen erst sehr spät als zwei Ausstülpungen der Pharyngealhöhle, verlängern sich dann aber rasch entlang dem Ösophagus. Die Muskulatur der gesamten Vorderdarmanlage entstammt dem sekundären Mesoderm.

Mittel- und Enddarm sind entodermalen Ursprungs. Es wurde bereits darauf hingewiesen (S. IX. b 411), daß das Entoderm sich frühzeitig differenziert, wobei ein Teil der Entodermzellen an Größe zunimmt und den Eiweißsack bildet. Die ihre ursprüngliche kleine Gestalt beibehaltenden Zellen des Entoderms bilden einen äquatorialen Gürtel, der, am Stomadäum ansetzend, den zentralen Hohlraum umfaßt und sich nach hinten in einen kompakten Strang bis zum Ektoderm fortsetzt. Der Gürtel verbreitert sich später und ist die Anlage des Mitteldarmes; bei rechtsgewundenen Tieren ist die Verbreiterung auf der rechten Seite stärker als auf der linken, bei linksgewundenen umgekehrt. Infolge des Torsionsvorganges wird die ganze Mitteldarmanlage bald um ihre Längsachse gedreht. Der erwähnte Strang wird zum Enddarm. In ihm entsteht sehr bald ein feines Lumen; doch ist er zunächst beiderseitig geschlossen.

Die Mitteldarmanlage (Fig. 133, 135), die um die Gastrulahöhle herumwächst, wird zum Magen. Er ist zunächst ein einfacher Sack, der nach vorn mit dem Stomadäum in Verbindung tritt, indem der verlängerte Ösophagus sich mit ihm verbindet. Hinten geht der Enddarm ab, und an beiden Seiten bleiben Öffnungen, die Verbindungen mit dem Eiweißsack darstellen. Bereits in diesem Stadium besteht die Magenwand aus zwei deutlich voneinander abgegrenzten Zellschichten, einem hohen Zylinderepithel und einer dieses umhüllenden kleinzelligen Schicht, die später zur Muskelwand wird. Mit fortschreitender Entwicklung bilden sich am Magen einzelne Einschnürungen, die zu der für die einzelnen Gruppen der Basommatophoren charakteristischen Unterteilung des Magens führen. Die Mitteldarmsäcke entstehen durch Auswachsen der Magenwand, die allmählich den Eiweißsack umwächst. Dieser Vorgang beginnt an den beiden Stellen, wo die Eiweißzellen die Gastrulahöhle begrenzen. Da die Lücken der Wandung in ihrer Größe verschieden sind, erreichen auch die von ihnen ausgehenden Umwachsungen unterschiedliche Ausmaße, was sich noch an der Größe und verschiedenen Ausbildung von Mitteldarmsäcken beim erwachsenen Tier erkennen läßt. An dem Umwachsen des Eiweißsackes ist nur das Zylinderepithel des Magens beteiligt, das sich zum Epithel der Mitteldarmsäcke differenziert. Die Bildung der Mitteldarmsäcke beginnt etwa in der Mitte der Embryonalzeit und ist beim Ausschlüpfen der Schnecke beendet. Es wurde bereits darauf hingewiesen (S. IX. b 411), daß der Eiweißsack mit dem Umwachsenwerden durch die Mitteldarmsäcke allmählich zerfällt.

Von der hintersten Stelle einer Einmündung von Mitteldarmsäcken beginnt der Übergang des Mitteldarms zum Enddarm. Noch bevor letzterer sich nach außen öffnet, verlängert er sich, wobei es zur Ausbildung der Darmschlinge kommt. Erst im letzten Drittel der Embryonalzeit bricht der After durch; er entsteht dadurch, daß die Epithelzellen der Haut einfach auseinander weichen.

Das Nervensystem ist ektodermaler Herkunft. Das Epithel verdickt sich am Ort der Entstehung eines Ganglions durch Wucherung, wobei die nach innen wachsenden Ektodermzellen oft kaum von den Mesodermzellen zu unterscheiden sind, die nachher die Bindegewebshülle der Ganglien liefern; erst nachträglich sondert sich das Ganglion vom Ektoderm ab. Trotz der erheblichen Konzentration des Nervensystems bei den meisten Basommatophoren entstehen doch alle Ganglien einzeln für sich und nähern sich erst nachträglich. Kommissuren und Konnektive gehen aus Zellen der gleichen Herkunft hervor, die von den Ganglien einander zugesandt werden.

Die Cerebralganglien bilden sich auf dem Velarfeld zunächst als Ektodermverdickungen, die als Haufen unregelmäßig zueinander gelagerter Zellen zu beträchtlichem Umfang heranwachsen, bevor sie sich in die Tiefe verlagern. Dann, wenn schon ein Teil der Ganglien abgelöst ist, bilden sich am unteren Rand jedes Tentakels immer tiefer werdende Einsenkungen des Ektoderms, die Cerebraltuben, die als accessorische Lappen der Cerebralganglien die Laterallappen bilden (vgl. S. IX. b 355). Die Buccalganglien entstehen als Wucherungen der Wand des Stomadäums, das auch ektodermaler Herkunft ist, und zwar beiderseits der Radulatasche. Die Pedalganglien bilden sich am unteren Teil des Fußes. Die Pleural- und Parietalganglien werden in Form seitlicher, hinter dem Velum und etwas ventral gelegener Ektodermverdickungen angelegt, das unpaare Visceralganglion ebenso am Boden und Hinterende der Mantelhöhle; schon frühzeitig zeigt sich bei ihnen eine gewisse Asymmetrie.

Von Sinnesorganen entstehen die Fühler (Tentakel) durch Wucherung als höckerartige Erhebungen des Velarfeldes (Fig. 135); anfangs bestehen sie bloß aus Ektoderm, und erst später setzt sich das Mesoderm in sie hinein fort. Mit fortschreitender Entwicklung nehmen sie an Größe zu und bekommen an ihrer Oberfläche zarte Wimpern; schließlich bilden die verschiedenen Familien die für sie charakteristische Gestalt der Tentakel aus. Ebenso entstehen auch die Mundlappen als einfache Auswüchse.

Die Augen (Fig. 133, 135) entwickeln sich ungefähr gleichzeitig mit den Fühlern. Sie treten zuerst als kleine, rundliche, helle Flecken aus zylindrischen Ektodermzellen am unteren Rand der Tentakel auf, stülpen sich darauf in der Mitte ein, bis ein Bläschen entsteht, das sich schließlich vom Ektoderm ablöst, so daß das Auge nunmehr unter der Haut liegt. Einige Zeit nach Bildung der mit einer hellen Flüssigkeit gefüllten Augenbläschen entsteht in ihrem Innern als Ausscheidung der Zellen ein gelbliches, stark lichtbrechendes, kugeliges Gebilde von homogener Struktur, die Anlage der Linse. Hinter ihr bildet sich der Glaskörper. Am proximalen Teil der Augenblase beginnt die Ablagerung

von Pigment, zuerst noch wenig intensiv, dann aber an Stärke zunehmend, bis gegen Ende der Embryonalentwicklung die Pigmentablagerung tief dunkel erscheint.

Die Statocysten (Fig. 133, 135) entstehen etwa gleichzeitig mit den Augen, und zwar entwickeln sie sich aus kleinen Gruppen heller, zylindrischer Zellen des Ektoderms zu beiden Seiten des Fußes. Nachdem sich die Anlagen der Statocysten vom Ektoderm abgeschnürt haben, bilden sie kugelige, mit heller Flüssigkeit gefüllte Bläschen, deren äußere bindegewebige Hülle anfangs erheblich dünner als die eigentliche Statocystenwand ist. Die Statocysten rücken allmählich nach innen und hinten, wo sie sich den Pedalganglien anlegen, mit denen sie jedoch keine Beziehungen haben, da ihre Innervierung von den Cerebralganglien aus erfolgt. Die Zellen der Statocysten haben sich inzwischen abgeplattet, unter gleichzeitiger Bildung von Flimmerhärchen nach dem Innern des Hohlraumes zu. In der Flüssigkeit der embryonalen Statocysten werden dann als kleine stark lichtbrechende Körperchen die Statolithen gebildet.

Die Bildung der Geschlechtsorgane beginnt verhältnismäßig spät. Über ihre Entwicklung liegen hauptsächlich Angaben von H. EISIG und J. KLOTZ vor[1]), beide über Lymnaeiden. Da alle Untersuchungen an Basommatophoren aber schon längere Zeit zurückliegen, ist eine erneute Bearbeitung sehr erwünscht. Die Entstehung der Geschlechtsorgane der Basommatophoren soll aus drei getrennten Anlagen erfolgen, die erst später miteinander in Verbindung treten.

Die Anlage der Ausführgänge des Geschlechtsapparates ist bei den Basommatophoren embryonal zuerst als ein schlauchförmiges Gebilde festgestellt worden. J. KLOTZ konnte es nicht bis zu einer Verbindung mit dem Epithel verfolgen, fand vielmehr, daß es sich bereits vorher verlor, worauf er auf einen mesodermalen Ursprung schloß. Mir erscheint die Entstehung des Schlauches als ektodermale Einstülpung für wahrscheinlicher, wie das bereits an Stylommatophoren beobachtet werden konnte. Der Schlauch spaltet sich dann durch Einwachsen von Längsfalten in zwei Gänge, von denen der eine den männlichen Gang mit der Prostata ergibt, während der andere den weiblichen Gang darstellt. Durch weitere Abspaltung am Ovidukt wird die Bursa copulatrix gebildet, und zwar beginnt die Abspaltung an ihrem blinden Ende. Am proximalen Teil der weiblichen Anlage entsteht die Eiweißdrüse in Gestalt einer Anzahl schlauchförmiger Ausstülpungen, darunter die Nidamentaldrüse.

Als besondere Anlage des Genitalsystems soll nach den bisherigen Untersuchungen an Basommatophoren die Zwitterdrüse aus einem Zellhaufen des Mesoderms entstehen. Ein kurzer Fortsatz dieser

[1]) Fig. 1 auf Taf. XXV in der Arbeit von H. EISIG läßt übrigens deutlich erkennen, daß er nicht *Radix auricularia* L. untersucht hat, wie er vermutet, sondern *Radix neglecta* C. Bttg., die damals noch nicht von *Radix limosa* L. (= *ovata* Drap.) unterschieden wurde. J. KLOTZ, der auf Taf. I, Fig. 1 A die von H. EISIG gegebene Abbildung des Geschlechtsapparates reproduziert, ist auch der irrtümlichen Ansicht, daß es sich bei dieser Art um *Radix auricularia* L. handelt. Er unterscheidet von dieser eine andere, von ihm untersuchte und als *Radix ovata* Drap. angesehene Art, von der er angibt, daß ihre Bursa copulatrix (Receptaculum seminis) im Vergleich zu derjenigen von H. EISIGS Art einen noch kürzeren Kanal aufweist. Bei dieser Schnecke handelt es sich wirklich um *Radix limosa* L. (= *ovata* Drap.).

mesodermalen Anlage soll den proximalen Teil des Zwitterganges liefern, während angenommen wird, daß sein distaler Abschnitt ihm aus der bereits genannten Anlage der Ausführgänge entgegenwächst und sich schließlich mit ihm verbindet. Ob diese Angaben den Tatsachen entsprechen, erscheint zweifelhaft. Eine Überprüfung ist erwünscht, ob nicht doch die Zwitterdrüse der Basommatophoren ektodermaler Herkunft ist und ihre Anlage, ähnlich wie bei Stylommatophoren, am Anfang derjenigen der Ausführorgane als Einstülpung in die Tiefe wächst.

Unabhängig von den übrigen Teilen des Geschlechtsapparates entsteht bei den Basommatophoren der Penis. Er wird durch eine Einstülpung des Ektoderms gebildet, und zwar bei Embryonen rechts gewundener Tiere unweit der Basis des rechten Tentakels, bei linksgewundenen Schnecken dagegen des linken Fühlers. Dann folgt innere Faltenbildung und Gliederung in die einzelnen Abschnitte des ausgebildeten Penis. Zur Penisanlage gehört bei den höheren Basommatophoren auch das Vas deferens, soweit es distal in der Leibeshöhle liegt. Der im Integument liegende proximale Teil des Vas deferens dürfte wohl durch Schließung der Samenrinne entstanden sein.

Die Bildung der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates aus ihren embryonal bereits erkennbaren Anlagen geht aber erst postembryonal vor sich, worauf dann die histologische Differenzierung der Gewebe folgt.

Die Dauer der Entwicklung im Ei ist bei den Basommatophoren in hohem Maße von günstigen oder ungünstigen Umweltsbedingungen abhängig. Bei den wasserbewohnenden Arten wird sie vor allem durch die Wasserwärme beeinflußt. Die Entwicklungsdauer beträgt im späten Frühjahr und im Sommer durchschnittlich 2—3 Wochen, wobei die Lymnaeiden im allgemeinen etwas mehr Zeit bis zum Schlüpfen brauchen als wie Physiden, Planorbiden und Ancyliden; auch hat es den Anschein, als ob die kleineren Arten meist etwas früher ausschlüpfen als die großen. Durch kühlere Temperaturen wird jedoch die Entwicklungsdauer gelegentlich bis auf ungefähr 6 Wochen verlängert; bei Kälte läßt sich aber der Laich monatelang entwicklungsfähig erhalten. Bei den wasserbewohnenden Basommatophoren kann also die Entwicklung durch Erhöhung der Temperatur sehr wohl beschleunigt werden. Werden jedoch bei Laboratoriumsversuchen Wassertemperaturen von 28—30° *C* erreicht, so entwickelt sich der Laich unserer einheimischen Arten zuerst sehr rasch, stirbt dann aber ab, und es kommt nicht zum Ausschlüpfen von Jungtieren; das zeigt an, daß die normalen Temperaturen überschritten sind. Immerhin müssen unter gewissen Bedingungen auch höhere Temperaturen ertragen werden können, denn es finden sich wasserbewohnende Basommatophoren, vor allem Vertreter der sehr anpassungsfähigen *Radix*-Arten, noch in Thermalquellen bis etwa 50° *C*.

Auch von weiteren Umweltsfaktoren wird die Entwicklung der Embryonen beeinflußt. Änderungen im Salzgehalt des Wassers wirken durch die Eimembran sehr wohl auf den Keim ein und bringen ihn zum Absterben. Nur einen ganz allmählichen Wechsel im Salzgehalt des Wassers kann der Laich der Basommatophoren ertragen, was auch entsprechend der Widerstandsfähigkeit der einzelnen Arten gegenüber

Salzkonzentrationen verschieden ist. Will man im Laboratoriumsversuch Laich unter gewissen Salzkonzentrationen sich entwickeln lassen, so geht man am sichersten, wenn man alte Tiere allmählich in Salzwasser eingewöhnt und dann den von diesen abgesetzten Laich verwendet.

Eine Abhängigkeit des Embryos besteht ferner von dem Kalkgehalt des Gewässers. Der Embryo braucht die durch die Eimembran hindurchdiffundierenden Kalksalze zur Festigung seiner allerdings noch hauptsächlich aus organischen Stoffen aufgebauten Embryonalschale. In kalkfreiem Wasser zur Entwicklung gebrachter Laich schlüpft nicht aus und stirbt meist bald ab. Ob die Eimembranen der landbewohnenden Basommatophoren Spuren von Kalksalzen enthalten, um den Embryo mit diesem wichtigen Stoff zu versorgen, ist nicht bekannt.

Trotzdem die Embryonen der wasserbewohnenden Basommatophoren also Mineralstoffe durch Eimembranen aufnehmen, ist nach dem ersten Quellen im Anschluß an das Ablaichen weder am einzelnen Ei noch am ganzen Laichballen während der Entwicklung des Keimes eine meßbare Gewichtsveränderung festzustellen. Die Aufnahme muß also sehr gering sein oder durch Stoffwechselabgabe wieder ausgeglichen werden. Auch eine merkbare Größenveränderung des Eies ist in der Entwicklungszeit nicht zu beobachten. Die Laichkapsel dient nur zum Schutz der Eier; werden solche den Laichballen entnommen, so entwickeln sie sich einzeln im Wasser ganz normal.



Fig. 136. *Lymnaea stagnalis* L. Embryo, kurz vor Beginn der Torsion der Schale, im Ei an der Eimembran entlangkriechend. Vergr. Nach M. Nourry.

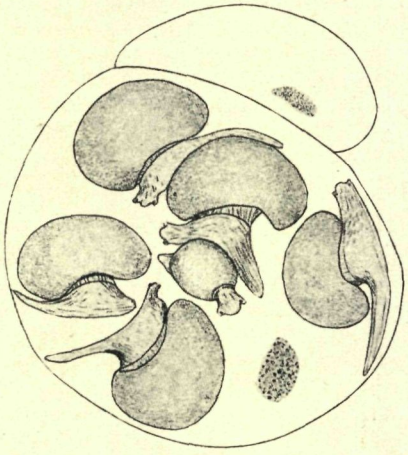


Fig. 137. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. Ei mit 6 selbständigen, nicht verwachsenen Embryonen, von denen einer im Wuchs zurückgeblieben ist. Vergr. — Nach E. D. Crabb.

Das Ausschlüpfen aus dem Ei erfolgt bei den hier in Betracht kommenden Basommatophoren bereits in der endgültigen Gestalt der Erwachsenen, so daß sie nachher nur noch an Größe zuzunehmen und namentlich die Geschlechtsorgane funktionsfähig zu entwickeln brauchen. Manche andere Organe werden wohl noch weitergebildet, wie beispielsweise die Schale, die oft entsprechend der mechanischen Bean-

spruchung verschieden ausgebaut wird (vgl. S. IX. b 436—440), oder sie werden ihrer endgültigen Funktion zugeführt, wie etwa die Mantelhöhle, die bei den meisten Tieren später zur Atmung atmosphärischer Luft dient; aber in dem Bauplan der Schnecke wird nichts mehr geändert. Die schon vor dem Ausschlüpfen tagelang an der Innenfläche der Eimembran mit der Sohle entlangkriechende Jungschnecke (Fig. 136) führt bereits die typischen Radulabewegungen gegen die Unterlage aus wie die alten Tiere. Dadurch wird die Eimembran immer dünner, bis sie endlich dem Druck des Embryos nachgibt und aufplatzt, worauf die junge Schnecke die Eihülle verläßt. Sticht man ein Ei mit einer solchen kriechenden Jungschnecke an, so verläßt diese vorzeitig die Eihülle und kann sich normal weiterentwickeln, obwohl die übrigen Eier desselben Laiches oft erst nach einigen Tagen auskriechen. Innerhalb eines Laiches schlüpfen die Jungtiere auch nicht alle gleichzeitig aus, jedoch in der Regel im Verlauf von einem bis zu drei Tagen, wenn auch die Zeitspanne ausnahmsweise bis zu einer Woche betragen kann. Einzelne Embryonen eines Laichballens sterben manchmal auf früher Entwicklungsstufe, so daß nicht immer alle Eier auskommen.

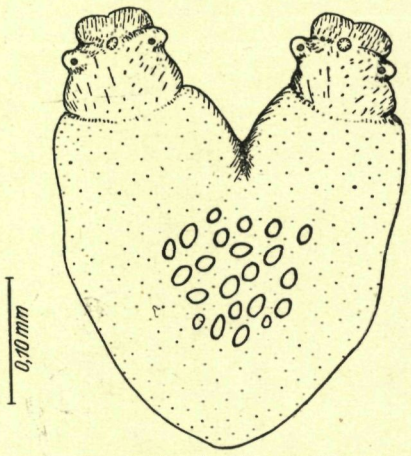


Fig. 138. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. Zwei verwachsene Embryonen. Sie starben wenige Stunden nach Anfertigung der Zeichnung. Vergr. — Nach E. D. Crabb.

Auch Eier mit zwei oder gar drei und mehr Embryonen finden sich gelegentlich (Fig. 137). Solche Eier unterscheiden sich in der Größe jedoch nicht von den Eiern desselben Laichballens mit nur einem Embryo. Selten schlüpft aus solchen Eiern mit mehreren Embryonen die entsprechende Anzahl normaler Jungtiere; meist sind es weniger, weil einige vorher zugrunde gehen. Doch kommt es manchmal auch zu Verwachsungen (Fig. 138); wenn solche Mißbildungen nicht bereits im embryonalen Stadium absterben, gehen sie doch bald nach dem Ausschlüpfen zugrunde.

In den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei ist das Bedürfnis nach Nahrung bei den jungen Basommatophoren anscheinend sehr gering, denn man sieht sie nur ausnahmsweise auf der Nahrungssuche. Dieses Verhalten mag darin seine Erklärung finden, daß die zerfallenden Zellen des Eiweißsackes, dessen Funktion mit dem Ausschlüpfen des jungen Tieres vorüber ist, in dem endgültigen Verdauungssystem der Schnecke als Nahrung verdaut werden, worauf bereits auf S. IX. b 411 eingegangen ist. Auch bleiben die

jungen Schneckchen manchmal noch einige Tage in der Laichkapsel, deren Gallerte nicht selten angefressen wird, bis sie sich endlich verteilen. In den engen Laichkapseln der Planorbiden werden sie meist rascher ins Freie gedrängt als in den geräumigeren Laichen der Lymnaeiden. Eine Beschleunigung in dem Verlassen des Umkreises der Laichkapsel wird bei den wasserbewohnenden Basommatophoren aber häufig durch das Sauerstoffbedürfnis der Jungtiere verursacht. Wenn auch an manchen Biotopen den Tieren zeitlebens eine Hautatmung zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses genügt (vgl. S. IX. b 315), so ist das doch an den meisten Stellen bald nicht mehr der Fall. Die Schnecken werden dann negativ geotaktisch (vgl. S. IX. b 364) und streben nach oben zum Wasserspiegel, wo sie in ihre Mantelhöhle atmosphärische Luft aufnehmen (vgl. S. IX. b 316—320). Man sieht also bei der Aufzucht von Basommatophoren im Laboratorium die aus dem Ei geschlüpfte Brut sich je nach den Umweltsbedingungen meist bald an der Wasseroberfläche des Behälters ansammeln. Dort halten sich die Jungtiere nach Aufnahme einer durch die dünne Schale hindurch erkennbaren Luftblase in ihre Mantelhöhle gewöhnlich noch einige Zeit auf, bis endlich der erwachende Hunger sie zwingt, auf Nahrungssuche auszugehen; dieser Zeitpunkt kann oft erst nach über einer Woche eintreten, während die Tiere aus Sauerstoffbedürfnis bald nach dem Ausschlüpfen zur Oberfläche getrieben wurden.

Das weitere Wachstum der jungen Basommatophoren wird in hohem Grade von den Umweltsbedingungen beeinflußt, wenn auch die aus einem Laichballen stammende Brut sich nicht stets ganz gleichmäßig zu entwickeln braucht, wie man im Laboratoriumsversuch leicht feststellen kann. Immerhin lassen optimale Verhältnisse die jungen Schnecken erheblich an Größe zunehmen; so wachsen beispielsweise die Tiere unter üppigen Nahrungsverhältnissen zu großen Exemplaren heran, während Nahrungsmangel Zwergwuchs hervorruft. Kühle Temperaturen verzögern das Heranwachsen der Jungtiere. Lange Winter, bei den landbewohnenden Arten auch regenarme Trockenzeiten und bei den Wasserschnecken ein Austrocknen der Gewässer, können das Wachstum der Schnecken zeitweise unterbrechen. Die Schnelligkeit in der Erreichung der Geschlechtsreife scheint hauptsächlich von den Temperaturverhältnissen abhängig zu sein. In warmen Gegenden und zu warmen Jahreszeiten wird die Geschlechtsreife schneller erreicht als bei niedrigen Temperaturen. Mit der Erreichung dieses Zustandes sind bei den Schnecken manchmal gewisse Reifemerkmale im Bau der Schale verbunden; Abweichungen in der Gestalt des letzten Schalenumganges, die Verstärkung der Schalenmündung und die Ausbildung von Mündungsarmaturen haben zweifellos ihre Ursachen in der Anschwellung und dem Gewicht der reifenden Geschlechtsorgane. Die landbewohnenden Basommatophoren scheinen erst geschlechtsreif zu werden, wenn sie erwachsen sind und die Schale völlig ausgebildet haben. Bei den hier in Betracht kommenden wasserbewohnenden Arten tritt jedoch die Geschlechtsreife vielfach schon vor der Zeit ein, in der das Tier völlig erwachsen ist. Auffällig ist das vor allem bei den *Lymnaeidae*,

ist aber wohl in verschiedenem Grade bei sämtlichen Arten unserer einheimischen Basommatophoren des Wassers der Fall.

Geschlechtsreif werden im allgemeinen die im Frühjahr aus dem Ei gekrochenen wasserbewohnenden Basommatophoren noch gegen Ende des Sommers oder im Herbst desselben Jahres; der Zeitpunkt wechselt nach der Wassertemperatur des Biotops. Es kann also beispielsweise eine im Frühjahr ausgekrochene *Lymnaea stagnalis* L. bereits im August desselben Jahres ablaichen. Ausgewachsen sind die Tiere dann noch nicht. Mit einer wesentlichen Beeinflussung durch äußere Faktoren sind auch die Angaben über besonders kurze oder lange Zeiten bis zum Eintritt der Geschlechtsreife bei Schneckenzuchten in Aquarien zu erklären; so laichte bei den Versuchen von A. POPOVICI-BAZNOSANU *Lymnaea stagnalis* L. unter günstigen Verhältnissen in einigen Fällen bereits in dem jugendlichen Alter von 37 Tagen, während im Gegensatz hierzu Exemplare derselben Art in einer Zucht von R. SCHODDUYN erst nach 2 Jahren Laich absetzten. Es ist vielleicht auch bemerkenswert, daß im Laboratoriumsversuch der Beginn des Ablaichens junger Lymnaeiden meist zu verschiedenen Zeiten eintritt, je nachdem die Tiere gemeinsam in einem Behälter oder in Einzelhaft gehalten werden. Während zusammen aufgezogene Lymnaeiden mitunter schon sehr frühzeitig mit der Begattung und Laichablage beginnen, wachsen ihre Geschwister aus demselben Laichballen, die in Einzelhaft gehalten werden, im allgemeinen noch weiter heran, um dann erst zu einem späteren Zeitpunkt mit dem Absetzen von selbstbefruchtetem Laich anzufangen.

Die Laichperiode unserer wasserbewohnenden Basommatophoren beginnt im Frühjahr mit der Erwärmung des Wassers, die jeweils nach Gegend, nach der Schwankung im örtlichen Einsatz warmer Witterung, sowie nach der Art des Gewässers verschieden ist, meist etwa im März oder April[1]). Auch bei den verschiedenen Arten setzt die Laichperiode nicht immer gleichzeitig ein. So beginnen die *Radix*-Arten mit der Kopula und auch der Eiablage meist schon in kühlerem Wasser als *Lymnaea stagnalis* L. Das Absetzen von Laich ist nach einem gewissen Anstieg in der ersten Zeit, etwa bis Ende Mai, besonders häufig und nimmt dann allmählich ab, dauert aber den ganzen Sommer und Herbst über an und hört mit dem September auf. Im Spätsommer und noch mehr im Herbst beginnen dann aber oft auch die jungen im Frühjahr desselben Jahres geborenen Schnecken mit dem Ablaichen, wenn auch meist nicht so lebhaft wie die Tiere im Frühjahr. Die Beteiligung der Jungtiere am Laichgeschäft hat zu der irrtümlichen Behauptung Veranlassung gegeben, *Lymnaea stagnalis* L. habe zwei Begattungs- und Laichperioden im Jahr, eine im Frühjahr und eine im Herbst; tatsächlich ist das nicht der Fall. Von Oktober bis zum Frühjahr laichen die Schnecken im Freien nicht. Von Oktober bis Mitte Dezember konnten, trotz gegenteiliger Angaben im Schrifttum, dem Freiland

[1]) Dem Freiland entnommene wasserbewohnende Basommatophoren können im allgemeinen im Frühjahr durch Einsetzen in Wasser von erhöhter Temperatur sehr bald zum Absetzen von Laich gebracht werden.

entstammende Exemplare von wasserbewohnenden Basommatophoren auch in warmen Aquarien nicht zur Laichablage gebracht werden. Von Januar ab läßt sich bei solchen ins warme Laboratorium versetzten Tieren dagegen ein Ablaichen erreichen, womit also der normal im Frühjahr einsetzende Laichbeginn um annähernd ein Vierteljahr vorverlegt wird; ausnahmsweise kann sogar vielleicht einmal ein Laichballen gegen Ende Dezember erzielt werden. Wenn jedoch die Tiere in der Gefangenschaft geboren sind oder gar durch mehrere Generationen leben und in geheizten Räumen gehalten werden, so können sich allerdings die Laichperioden oft wesentlich verschieben, so daß dann auch gelegentlich Laich in Wintermonaten erzielt wird, wenn sonst Freilandtiere nicht laichen; immerhin ist auch bei solchen Tieren mit veränderten Laichzeiten eine Ruheperiode in der Eiablage festzustellen, die möglicherweise dann sogar in das Frühjahr fallen kann.

Die strandbewohnenden Basommatophoren des Landes laichen erst spät im Jahr, anscheinend nicht vor Mai, und nur den Sommer über, nicht später als Anfang September.

Die Zahl der von einer Schnecke während ihres Lebens abgesetzten Laichkapseln ist nach den Umweltsbedingungen anscheinend recht verschieden. Sie kann unter Umständen sehr erheblich sein. So geht die oft große Fruchtbarkeit der Lymnaeiden aus den von E. HOLZFUSS angelegten Zuchten von *Lymnaea stagnalis* L. hervor, wobei im Aquarium von einem durch Selbstbefruchtung sich vermehrenden Exemplar der Art vom 17. 5. 1911 bis 25. 6. 1912 im ganzen 168 Laichballen mit durchschnittlich etwa 60 Eiern erzielt wurden. K. KÜNKEL erhielt von zwei im Aquarium aus dem Ei aufgezogenen Exemplaren von *Lymnaea stagnalis* L. während eines Lebens von zwei Jahren etwa 3000 bzw. 2800 Eier; die eine hatte 30, die andere 28 Laichballen abgesetzt, wobei die Laichkapseln durchschnittlich 100 Eier aufwiesen. Auch die Zeitabstände zwischen zwei Laichablagen sind ebenso wie die Ausmaße der Eikapseln sehr verschieden; ihre Größe ist außer von den Umweltsbedingungen auch von der mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Laichperiode und von dem Alter des Tieres abhängig. J. HAZAY bekam von 6 ausgewachsenen Exemplaren von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L., die er in einen Behälter einsetzte, während des Monats Mai im ganzen 42 Laichballen, von denen allerdings viele unbefruchtet waren.

Was die Lebensdauer der Basommatophoren anbelangt, so sind sie, trotz mancher gegenteiliger Ansicht im Schrifttum, in der Mehrzahl sicher einjährig. Gewisse Schwankungen hängen mit den klimatischen Verhältnissen zusammen, unter denen sie geschlechtsreif geworden sind, wodurch anscheinend auch der ganze Lebensablauf beeinflußt wird. Es schwankt also das Alter meist zwischen 8 und 15 Monaten. Die im Frühjahr aus dem Ei geschlüpften Tiere, die noch im Herbst mit dem Ablaichen begannen, wachsen bei den meisten Arten erst nach der winterlichen Ruheperiode unter Fortsetzung des Laichgeschäftes im Frühjahr des folgenden Kalenderjahres aus und sterben dann zu Beginn des Sommers. Die später ausgeschlüpfte Brut wird im allgemeinen in demselben Kalenderjahr nicht mehr geschlechtsreif, sondern

erst in dem folgenden, lebt aber entsprechend länger in diesem zweiten Kalenderjahr. Durch warme Sommer kann der Eintritt der Geschlechtsreife aber bei manchen kleinen Basommatophorenarten, die in kleinen Tümpeln leben können, derart beschleunigt werden, daß im Sommer sogar 2 oder gar 3 Generationen entstehen. Zwei Jungtiergenerationen kommen in warmen Sommern nicht selten bei manchen Populationen von *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. vor, was auch im Laboratorium leicht zu erzielen ist. Die gefürchtete Leberegelschnecke *Galba (Galba) truncatula* Müll. kann es unter günstigen Bedingungen sogar auf 3 Generationen in einem Sommer bringen, wobei aber die dritte Jungtiergeneration in dem betreffenden Jahre nicht mehr geschlechtsreif wird.

Ob *Lymnaea stagnalis* L. in Gebieten kühlen Klimas, in denen ihre Entwicklung gehemmt ist, wesentlich über 15 Monate alt wird, erscheint zweifelhaft. Länger leben von den hier in Betracht kommenden Basommatophoren allein die großen Arten der Planorbiden, die Vertreter der Gattungen *Planorbis* Müll. und *Planorbarius* Fror., die dann auch entsprechend länger laichen. *Planorbis planorbis* L. und *Planorbis carinatus* Müll. erreichen anscheinend ein Alter von 1½ bis 2 Jahren; *Planorbarius corneus* L. wird als einzige unserer Basommatophoren 2 bis 3 Jahre alt. In Gefangenschaft werden die wasserbewohnenden Basommatophoren gelegentlich älter als im Freiland. So werden *Lymnaea stagnalis* L. und *Galba (Galba) palustris* Müll. im Aquarium bis 2 Jahre alt, selten älter; *Planorbarius corneus* L. erreicht ausnahmsweise sogar ein Alter von 5 oder gar 6 Jahren.

Die in dem Gebiet der Nord- und Ostsee vorkommenden landbewohnenden Basommatophoren dürften auch nicht wesentlich über ein Jahr alt werden und wohl nach Ablauf der im zweiten Kalenderjahr ihres Lebens eintretenden Laichperiode absterben.

Während des Lebens können die Basommatophoren manche verlorengegangenen Körperteile regenerieren. Mehrfach ist über regenerierte Tentakel bei wasserbewohnenden Basommatophoren berichtet worden. Eine solche Regeneration kann für die Schnecken von Bedeutung sein, weil die Tentakel nicht selten durch verschiedene Wassertiere, vor allem durch Fische und im Frühjahr auch durch Molche, abgebissen werden. In Aquarien, in denen Schnecken neben Fischen gehalten werden, kann man sich leicht davon überzeugen. Gelegentlich treten unter den Regeneraten Mißbildungen auf, die wohl hauptsächlich dadurch entstehen, daß die Tentakelteile unvollständig abgerissen wurden. Es kommt dann zu Doppelfortsätzen (Fig. 139), Mehrfachbildungen oder sonstigen Anomalien (Fig. 140).

Untersuchungen, ob die Augen der Basommatophoren regeneriert werden, sind anscheinend nicht angestellt worden. Da das aber sowohl bei Stylommatophoren, als auch bei Prosobranchiern vorkommt, ist es wohl auch für die Basommatophoren anzunehmen.

Ausbesserungen sind an der Schale der land- und vor allem der wasserbewohnenden Basommatophoren stellenweise sehr häufig; völlig kann die Schale jedoch nie regeneriert werden. Ein der Schale

künstlich beraubtes Tier macht wohl den Versuch dazu, indem es kalkhaltiges Sekret abscheidet; jedoch stirbt es nach wenigen Tagen ab.

In normaler Weise können Beschädigungen der Schale nur ausgebessert werden, wenn der Mantelrand mit der Mantelrinne bei der Retraktion des Tieres in die Schale zu der Bruchstelle gelangen kann. Die Schnecke zieht dann den Mantelrand zurück, stülpt die Mantelrinne über den Rand der Bruchstelle und bildet den Schalenabschnitt neu. So werden vor allem Brüche aus der Schalenmündung

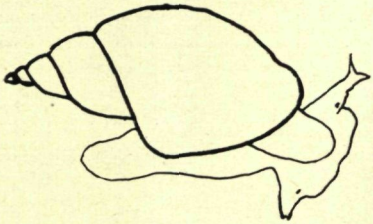


Fig. 139. *Lymnaea stagnalis* L. Exemplar mit gegabeltem Fühlerregenerat. Nach A. Bauer.

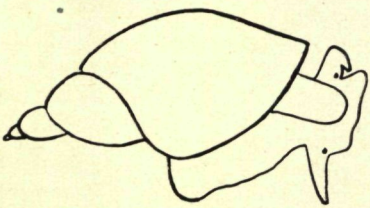


Fig. 140. *Lymnaea stagnalis* L. Exemplar mit mißgebildetem Fühlerregenerat. — Nach A. Bauer.

vollständig normal durch neue Schalenteile mit Periostrakum und der üblichen Schalenstruktur ersetzt; nur ihre meist unregelmäßig markierte Begrenzung läßt später die Ausbesserung der Schale erkennen. Ist ein Loch im letzten Teil der Schale entstanden, das sich unterhalb des zurückgezogenen Weichkörpers befindet, so kommt es bei entsprechender Größe des Loches gelegentlich vor, daß die sich wieder aus der Schale vorschiebende Schnecke statt aus der Schalenmündung durch die neue Öffnung hervortritt und diese dann als Schalenmündung ausbaut; dadurch entstehen die sich vereinzelt findenden Schalenmißbildungen mit 2 Schalenmündungen (Fig. 141).



Fig. 141. *Radix auricularia* L. Schale mit 2 Mündungen. Natürl. Größe. Nach J. W. Taylor.

Kleinere Löcher und Bruchstellen in der Schale, die nicht im Bereich des Mantelrandes des Tieres liegen, werden durch Ausscheidung eines kalkigen Sekretes geschlossen, das sich zu einem zarten, strukturlosen organischen Häutchen verdichtet, in das zahlreiche Kalkkörperchen einzeln oder gruppenweise eingelagert sind, und das nach Verstärkung durch weitere Kalkausscheidungen zu einer festen, scholligen Neubildung wird. Dieser fehlt stets das Periostrakum, das nur von der Mantelrinne abgesondert werden kann, ebenso wie die Feinstruktur der normalen Schale. Die Regenerate stellen ein Gemisch von Vaterit und Aragonit dar, in dem zunächst der Vaterit überwiegt, vielleicht anfangs sogar allein auftritt, während im Verlauf des Dickenwachstums der Neubildung der Anteil an Aragonit zunimmt[1]).

[1]) Das Auftreten von Vaterit, der unter gewöhnlichen Bedingungen sehr schnell in eine der stabileren Modifikationen des Calciumcarbonats überzugehen pflegt, ist wohl dadurch zu erklären, daß eine solche Umsetzung durch gleichzeitige Bildung größerer Mengen von Eiweißkolloiden und Schleim teilweise verhindert wird.

Wenn Schalenbruchstücke oder auch Fremdkörper sich an solchen Stellen befinden, wo die Schale einer Schnecke gerade ausgebessert wird, so werden sie nicht etwa abgestoßen, sondern in das neue Schalenstück mit eingebaut. Auch in der Zone der Schalenmündung kann das vorkommen. Im Laboratoriumsversuch lassen sich die Basommatophoren, ebenso wie andere Schnecken, daher leicht dazu bringen, künstlich auf ihnen befestigte Schalenteile anderer Arten ihrer Schale einzubauen. Auch werden größere Löcher in den Schalen von wasserbewohnenden Basommatophoren, die unter natürlichen Verhältnissen wohl meist den Tod des Tieres zur Folge haben, im Laboratorium durch Regenerate verschlossen, wenn man das Loch künstlich verklebt (etwa durch Papier mit Kollodiumäther, den man an der Luft erstarren läßt).

Bei größeren Schalendefekten wird in der Natur wohl auch der Versuch einer Ausbesserung gemacht, jedoch meist nicht zu Ende

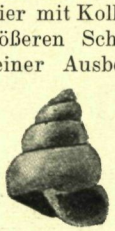


Fig. 142.
Planorbis planorbis L.
Skalaride Schale.
Vergr. 3:1.
Nach J. W. Taylor.





143 144
Fig. 143 und 144.
Planorbis carinatus Müll.
Abnorm gewundene Schalen.
Vergr. — Nach J. W. Taylor.

geführt, was dann mit dem Tod der Schnecke endigt. Doch können bei Planorbiden mit tellerförmiger Schale nach stellenweisem Verlust des Periostrakums manchmal die gesamten älteren Windungen in säurehaltigen Gewässern fortgefressen sein, so daß die Schale in der Mitte ringförmig durchbohrt ist; das Tier hat dennoch durch Kalkausscheidungen seine dekollierte Schale wieder geschlossen und seine Weichteile geschützt. In welchem Umfang Schalenbeschädigungen bei Basommatophoren durch Neubildung ersetzt werden können, richtet sich nach der Größe der Verletzung, ist aber auch von den Umweltsbedingungen der Schnecke abhängig. Es ist allgemein zu beobachten, daß ein Ersatz von Schalenteilen bei Wasserschnecken nicht so rasch wie bei Landschnecken vor sich geht und auch in geringerem Maße möglich ist. Dennoch finden sich auch unter den Wasserschnecken nicht selten Krüppel, die eine erheblich mißgebildete Schale haben und deren mehrfache mechanische Verletzungen von dem Tier stets wieder ausgeflickt worden sind.

Zu den während des Lebensablaufs der Schnecken entstehenden Krüppeln gehören auch die phänotypischen Skalaride und ähnlich mißgestaltete Schalen. Durch Fremdkörper kann das Tier im regelmäßigen Bau der Schale gestört werden, worauf von dem Hindernis ab die Schale in einem anderen Winkel weitergebaut wird; das kann manchmal zu einer Loslösung der Schalenumgänge in verschiedenem Grad führen. Schon das Festkleben von Wasserlinsen (*Lemna*) ruft mitunter derartige Veränderungen hervor. Häufig

finden sich solche Schalenmißbildungen an Stellen, wo die Muschel *Dreissensia polymorpha* Pall. in Massen auftritt und sich dann deren Brut nicht selten auch an den Schalen von Wasserschnecken ansetzt. Besonders bizarre Formen von Schnecken mit anormalen Schalenwindungen treten unter den *Planorbidae* auf (Fig. 4, 142—145). Es ist nicht immer leicht, die Ursache solcher phänotypisch hervorgerufenen Mißbildungen nachträglich zu entdecken, so daß leicht Verwechslungen mit genotypisch bedingten ähnlichen Formen vorkommen können (vgl. S. IX. b 448); liegt das lebende Tier vor, so läßt sich durch Zucht die Frage leicht entscheiden.

Gelegentlich werden Mißbildungen in der Schale auch durch Verletzungen einzelner Stellen des Mantelrandes oder der Mantelrinne her-

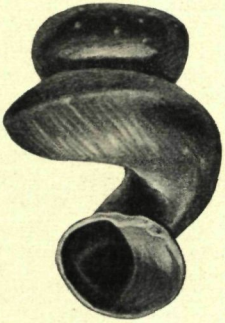


Fig. 145.
Planorbis planorbis L.
Unregelmäßig gewundene Schale mit losgelöstem letzten Umgang. Vergr. 6:1.
Nach E. Hofmann.

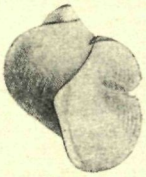


Fig. 146.
Radix auricularia L.
Schale mit einer Furche im letzten Umgang, die auf eine Verletzung des Mantelrandes zurückzuführen ist. Natürliche Größe.
Nach J. W. Taylor.



Fig. 147.
Radix limosa L.
Schale mit weißer Bänderung, die auf Verletzungen der Mantelrinne zurückzuführen ist. Vergr. 1,5:1.
Nach J. W. Taylor.

vorgerufen. Das mag in der Natur gelegentlich durch räuberische oder ektoparasitische Würmer geschehen; es läßt sich im Laboratoriumsversuch durch künstliche Beschädigungen nachahmen. Bei Verletzungen des Mantelrandes treten auf dem weiteren Schalenzuwachs deutliche, nach innen eingesenkte Rillen auf (Fig. 146). Beim Ausfall einzelner Stellen der Mantelrinne entsteht auf der Schale eine Bänderung, die durch das Fehlen des Periostrakums an diesen Stellen hervorgerufen wird und die bei trockenen Schalen weiß erscheint (Fig. 147). Bei umfangreichen Verletzungen dieser Art können mitunter breitere Zonen auf der Schale derart verändert sein[1]).

[1]) Solche Tiere mit unregelmäßiger Schalenfärbung infolge von Verletzungen der Mantelrinne werden neben anderen phänotypischen Abweichungen in der Farbe auch in meiner Arbeit über „Die Farbenvarianten der Posthornschnecke *Planorbarius corneus* L. und ihre Bedeutung" (pag. 141 und 142, letzter Absatz) erwähnt. Sie kommen meist vereinzelt vor, können jedoch örtlich gehäuft auftreten, wenn die Voraussetzungen für solche mechanischen Verletzungen vermehrt gegeben sind (vielleicht durch besondere Häufigkeit räuberischer oder ektoparasitischer Feinde). M. Rotarides hat dieser Frage ebenfalls seine Aufmerksamkeit gewidmet (Zool. Anzeiger, Bd. 103, Leipzig 1933, pag. 215). Er fand an *Planorbarius corneus* L. bei Trematodenbefall keinerlei örtlichen Verlust der Pigmentablagerung in der Schale, was sich übrigens auch mit meinen Beobachtungen deckt. Diese Entoparasiten rufen anscheinend die erwähnten Beschädigungen der Mantelrinne im allgemeinen nicht hervor.

Allgemeine Biologie Chemische Einflüsse der Umwelt. Was die chemischen Einflüsse des Biotops anbelangt, so ist das Vorkommen der in den Küstengebieten lebenden Basommatophoren hauptsächlich von den folgenden 3 Faktoren abhängig: 1. dem Salzgehalt, 2. dem Gehalt an organischen Abfallprodukten, 3. dem Kalkgehalt.

Der Salzgehalt ist oft entscheidend darüber, ob ein Gewässer durch die Schnecken überhaupt besiedelt werden kann oder nicht. Da die wasserbewohnenden Basommatophoren des Nord- und Ostseegebietes ausgesprochene Süßwassertiere sind, so ist ein Gewässer für diese Schnecken um so geeigneter, je weniger Kochsalz es enthält. Doch können die meisten Basommatophoren des Süßwassers geringe Salzkonzentrationen ertragen. Bei Besprechung des Vorkommens dieser Schnecken ist bereits darauf eingegangen worden (vgl. S. IX. b 272—276), denn ihre Ausbreitung im Gebiet der Nord- und Ostsee wird weitgehend von dem Salzgehalt des Wassers beeinflußt. Die Mehrzahl der hier vorkommenden Basommatophoren kann noch in einem Salzgehalt von 3‰ leben. Doch sind einige Planorbiden empfindlicher gegenüber salzhaltigem Wasser; am wenigsten kann von den einheimischen Basommatophoren anscheinend *Ancylastrum fluviatile* Müll. Salzwasser ertragen, das auch sonst unter ihnen am anspruchsvollsten in bezug auf die Reinheit des Wassers ist. Unter den Planorbiden hält allein *Planorbis planorbis* L. einer höheren Salzkonzentration des Wassers stand (sicher bis mindestens 4‰) und verhält sich darin ebenso wie *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. Am widerstandsfähigsten gegenüber Brackwasser sind im allgemeinen die *Lymnaeidae*, von denen einige auch anderen widrigen chemischen Einflüssen der Umwelt trotzende Arten in höheren Salzkonzentrationen leben können; so ertragen vor allem *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., vielleicht auch *Lymnaea stagnalis* L., einen Salzgehalt von 6‰, sowie *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. gar einen solchen von 8‰.

Dieser Salzgehalt wird von den genannten Wasserschnecken nur dann ertragen, wenn die Tiere ständig in ihm leben oder in langsamer, stufenweiser Überführung an ihn gewöhnt werden. Ein rascher Wechsel der Salzkonzentration, wie vor allem eine plötzliche Überführung der Süßwasserschnecken in Wasser mit einem höheren Salzgehalt, führt dagegen im allgemeinen den Tod der Schnecken herbei. Schon 1816 hat F. S. BEUDANT das im Laboratoriumsversuch an verschiedenen Basommatophoren des Süßwassers festgestellt[1]). Auch in der Natur kommt es stellenweise gar nicht selten vor, daß im Küstengebiet in eine Ansammlung süßen oder schwach brackigen Wassers durch irgendein Ereignis plötzlich stärker salzhaltiges Wasser einströmt, wodurch die den Salzgehalt nicht ertragende Fauna abgetötet wird. Schalen von Süßwasserschnecken liegen dann in Mengen umher, ohne daß lebende Exemplare zu finden sind.

[1]) F. S. BEUDANT erwähnt unter den von ihm durch allmähliche Erhöhung der Salzkonzentration an salzhaltiges Wasser gewöhnten Basommatophoren außer Lymnaeiden und Planorbiden neben *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. auch „*l'Ancyle fluviatile* (*patella lacustris*)". Es steht also nicht eindeutig fest, mit welchem Vertreter der *Ancylidae* der Versuch ausgeführt wurde; die größere Wahrscheinlichkeit spricht für *Ancylus lacustris* L.

Auch in der Ostsee selbst mögen an den Grenzen der Existenzmöglichkeit der Basommatophoren infolge überraschenden Strömungswechsels solche Tiere gelegentlich durch Zunahme des Salzgehaltes getötet werden. Eine stärkere Aussüßung kleiner Brackwassertümpel in der Strandzone durch starke Regengüsse mag andererseits wohl die marinen Faunenelemente zu schädigen, jedoch nicht die auch im Süßwasser gedeihenden Arten.

Der Gehalt eines Gewässers an organischen Abfallprodukten kann sich sowohl fördernd als auch hemmend auf das Vorkommen der Basommatophoren auswirken. Da für sie faulende organische Stoffe pflanzlicher und auch tierischer Herkunft vorzugsweise als Nahrung in Betracht kommen, so ist das Vorhandensein gewisser Mengen solcher Stoffe diesen Tieren förderlich. Auch ermöglicht der Wasserpflanzenbewuchs den Schnecken eine bessere Ausnutzung des Raumes; viele Arten, besonders die Planorbiden, leben hauptsächlich im Gewirr der Wasserpflanzen, und auch Lymnaeiden und Physiden suchen gern diesen Unterschlupf auf. Aber ein Zuviel an organischen Abfallprodukten ist den Basommatophoren abträglich. Allerdings ertragen die meisten Arten eine stärkere Verschmutzung des Wassers als die Prosobranchier, die im allgemeinen größere Ansprüche an dessen Reinheit stellen. Dieser Unterschied mag hauptsächlich in dem Sauerstoffgehalt der Gewässer begründet sein, denn Fäulnisvorgänge beanspruchen als Oxydationsprozesse den Sauerstoffgehalt des Wassers oft erheblich. Die Prosobranchier sind aber als Kiemenatmer von dem Sauerstoffgehalt des Wassers weitgehend abhängig, während die meisten Basommatophoren daneben atmosphärische Luft atmen können. In Laboratoriumsversuchen läßt sich beispielsweise an *Lymnaea stagnalis* L. leicht feststellen, daß Exemplare in stark verschmutztem Wasser häufiger zum Luftschöpfen aufsteigen als in durchlüftetem, reinem Wasser (vgl. S. IX. b 328). Mit dem Sauerstoffgehalt des Wassers dürfte auch die große Abhängigkeit von der Reinheit des Wassers zusammenhängen, die bei *Ancylastrum fluviatile* Müll. besteht, denn dieser Vertreter der Basommatophoren ist infolge reduzierter Mantelhöhle auf Haut- und Kiemenatmung angewiesen. Der ebenso atmende *Ancylus lacustris* L. lebt allerdings gewöhnlich in stehenden Gewässern, und zwar oft auch in stark verschmutztem Wasser. Doch sitzen die Tiere dieser Art dann meist an Schilfstengeln und dergleichen, die im Winde hin und her bewegt werden, unmittelbar unterhalb der Wasseroberfäche, wo das Wasser noch am sauerstoffreichsten ist. Ist das Wohngewässer ärmer an organischen Abfallprodukten, so findet man *Ancylus lacustris* L. gelegentlich auch tiefer im Wasser an Wasserpflanzen.

Nimmt der Gehalt an organischen Abfallprodukten in den Gewässern noch weiter zu, so wird auch den atmosphärische Luft schöpfenden Basommatophoren endlich ein Fortkommen unmöglich gemacht. In ausgesprochen faulem Wasser lebt keine Schnecke mehr. Am widerstandsfähigsten gegen Verschmutzungen des Wassers dürften von den in Betracht kommenden Basommatophoren *Radix limosa* L., *Radix neglecta* C. Bttg. und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. sein.

Was die allgemeine Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Basommatophoren anbelangt, so liegt das Optimum ihres Vorkommens zweifellos in alkalischen Gewässern. In ihnen sind die Schnecken vor allem in der Lage, bei sonst günstigen Lebensbedingungen zu besonders stattlichen Exemplaren heranzuwachsen. Man trifft solche vorzugsweise in einem p_H-Bereich von 7,5—8,5. Doch auch pflanzenreiche Gräben mit einem p_H-Wert bis 9 können von wohl ausgebildeten wasserbewohnenden Basommatophoren bevölkert sein (wobei allerdings die in solchen Gewässern oft starken täglichen Schwankungen in der p_H-Kurve zu berücksichtigen sind). Aber die Schnecken sind nicht auf alkalische Gewässer beschränkt; sie finden sich auch in neutralen und nicht allzu sauren Wasseransammlungen. Bis zu welchen p_H-Werten die Basommatophoren in sauren Gewässern bestehen können, dürfte bei den einzelnen Arten schwanken. Untersuchungen hierüber erscheinen notwendig. Die meisten der hier in Betracht kommenden Arten können sicher noch den p_H-Wert 6 ertragen; bei geringerem sind Schnekken im allgemeinen nur in kümmerlichen Exemplaren vertreten oder fehlen ganz. Häufig scheinen Arten mit festen kalkigen Schalen (etwa *Planorbarius corneus* L.) empfindlicher gegen saure Gewässer zu sein als Arten mit dünnen Schalen (etwa *Myxas glutinosa* Müll.). Somit sind die Grenzen für die Schwankungen der Wasserstoffionenkonzentration der Wohngewässer bei den Basommatophoren ziemlich weit, wenn auch Gewässer mit einem p_H über 7 wohl am günstigsten für diese Tiere sind. So ist es eine bei Landwirten bekannte Tatsache, daß nach der Verteilung von Kalk auf saure Wiesen die durch den Trematoden *Fasciola hepatica* L. hervorgerufene Leberegelseuche oft besonders stark unter dem Weidevieh auftritt. Das hat vermutlich darin seinen Grund, daß durch die Änderung des p_H-Wertes nach der alkalischen Seite die Lebensbedingungen für die als Zwischenwirte auftretenden Lymnaeiden verbessert werden und die Schnecken sich stärker vermehren. Die hauptsächlich als Zwischenwirt von *Fasciola hepatica* L. dienende *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. kann nach C. L. WALTON und W. R. WRIGHT allgemein in p_H-Werten zwischen 6,0 und 8,6 auftreten, eine Beobachtung, die bestätigt werden kann. Es ist übrigens nicht richtig, wenn S. MEHL angibt, daß *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. an verschiedene p_H-Bereiche gebunden und daß die kennzeichnenden Fundorte der letzteren Art schwach saure Gewässer sind. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. gedeiht wie die meisten Basommatophoren besonders gut in alkalischen Gewässern, wo vielfach auch Kolonien mit auffallend großen Tieren vorkommen. C. L. WALTON und W. R. WRIGHT trafen *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. bei einem p_H von 7,4—8,0. Tatsächlich kommen die beiden genannten *Galba*-Arten in demselben p_H-Bereich vor; doch scheint nach meiner Erfahrung für *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. die Grenze nach der sauren Seite etwas weiter zu sein. Diese beiden anpassungsfähigen Arten können sogar ausnahmsweise zusammen vorkommen, wenn sie auch sonst ihr Optimum in verschiedenen Biotopen haben (vgl. S. IX. b 254—255).

Für den Zusammenhang der Wasserstoffionenkonzentration des Bodengrundes mit dem Vorkommen der landbewohnenden Basommatophoren dürften ähnliche Verhältnisse gelten, wie sie bei den wasserbewohnenden Arten obwalten und wie sie auch W. R. G. ATKINS und M. V. LEBOUR für andere Landschnecken festgestellt haben. *Carychium minimum* Müll. wurde von W. R. G. ATKINS und M. V. LEBOUR auf einem Bodengrund mit einem p_H von 6,5—7, von mir aber auch bei einem p_H von 7,3 gefunden. Es ist anzunehmen, daß für die Art die Grenzen des p_H-Bereiches im Bodengrund weiter sind. Ähnliches dürfte für die strandbewohnenden Basommatophoren gelten, für die keinerlei Messungen vorliegen.

Durch den Gehalt an Humussäuren wird den Tieren der Aufbau der Schale erschwert oder endlich unmöglich gemacht. Bei größeren Anreicherungen an Humussäuren im Wasser weisen ferner die Schneckenschalen oft erhebliche Korrosionen auf; entstehen auf diese Weise Löcher in der Schale, so wird das Tier immer wieder zu Ausbesserungen an der Schale gezwungen. Zwar werden die Kalkschichten der Schneckenschale durch das organische Periostrakum hinreichend gegen den Angriff der Säuren geschützt, und Schalen mit unverletztem Periostrakum weisen nie Korrosionserscheinungen auf. Sobald aber der Schutz des Periostrakums fehlt, beginnt die Einwirkung des Säuregehaltes des Wassers. Beschädigungen dieser Art finden sich nicht allzu selten und treten an manchen Orten sogar zahlreich auf. Sie können durch mechanische Verletzungen sowie auch durch lebende Organismen hervorgerufen werden. Wenn die Mollusken auf Sand- oder Kiesboden durch das bewegte Wasser gerollt werden, besteht die Gefahr der Beschädigung des Periostrakums, falls nicht gar die Schale noch stärker in Mitleidenschaft gezogen wird; der Apex der Schale ist oft besonders gefährdet. Ein Überzug von Blaualgen und Bryozoen kann zwar als Schutz wirken; unter ihm findet man das unbeschädigte Periostrakum. Andere Algen aber legen die Kalkschichten frei (vgl. S. IX. b 454). Unter den Tieren, die das Periostrakum der Schale verletzen, sind vor allem andere Schnecken, auch Artgenossen, zu nennen, die den Bewuchs der Schale abweiden oder dort ihren Kalkhunger stillen (vgl. S. IX. b 345). Mit kalkbohrenden Tieren kommen die zu behandelnden Basommatophoren nicht zusammen.

Ein gewisser K a l k g e h a l t des Wassers ist für die in Betracht kommenden Basommatophoren allgemein als günstig zu bezeichnen. Kalk ist für die Schnecken zum Aufbau der Schalen notwendig. In ausgesprochen kalkarmen Gewässern werden von dort lebenden Basommatophoren Standortsmodifikationen mit sehr dünnen, zerbrechlichen Schalen ausgebildet. Doch bauen die Schnecken umgekehrt in besonders kalkreichen Gewässern nicht etwa übermäßig dicke, kalkreiche Schalen; solche werden vielmehr als Reaktion auf die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung erzeugt (vgl. S. IX. b 439). Ausreichender Kalkgehalt der Umgebung ist nicht nur von unmittelbarer Bedeutung für die Schnecken, sondern hat auch indirekte Vorteile für die Tiere im Gefolge, indem er die hemmenden Humussäuren neutralisiert und die Trübung des Wassers beseitigt. So werden durch die Anwesenheit von

Kalk widrige Verhältnisse aufgehoben, und oft wird durch ihn die Besiedlung eines Gewässers mit Schnecken erst ermöglicht. Wenn der Kalk allerdings in allzu großen Mengen sich niederschlägt und auch die Molluskenschalen mit einer dicken Kruste überzieht, so kann er auf die Entwicklung der Schnecken gelegentlich hemmend einwirken.

Eine Erwähnung verdient auch die physikalische Eigenschaft des Kalkbodens, daß er als schlechter Wärmeleiter die aufgenommene Sonnenwärme nur langsam wieder abgibt. Kalkuntergrund als Wärmespeicher ermöglicht daher vielen südlichen Tieren ein Vordringen nach Norden, wo sie dann ausgesprochen kalkstet sind, während das im Süden durchaus nicht der Fall ist und die betreffenden Arten auf den verschiedensten Bodenarten anzutreffen sind. Unter den Weichtieren ist eine derartige Abhängigkeit vom Kalkboden in der nördlichen Grenzzone des Verbreitungsgebietes bei Landschnecken häufig festzustellen, sowohl bei Stylommatophoren als auch bei landbewohnenden Prosobranchiern; für die Basommatophoren tritt diese Bedeutung der Kalkgebiete zurück.

Durch ungünstige chemische Einflüsse des Biotops entstehen allgemein bei den Basommatophoren kleine Tiere, die ausgesprochene Zwergformen darstellen, während unter zusagenden Lebensbedingungen sich oft besonders stattliche Exemplare herausbilden. Da die im Gebiet der Nord- und Ostsee beheimateten Basommatophoren ihr Optimum im Süßwasser haben, bilden sie mit Zunahme des Salzgehaltes Zwergformen aus. Basommatophoren aus der Ostsee sind durchweg kleiner als unter entsprechenden Verhältnissen im Süßwasser herangewachsene Tiere. Das ist in der Ostsee im allgemeinen von O nach W immer mehr der Fall (vgl. S. IX. b 275—276). Zwergformen der Basommatophoren finden sich ferner häufig in Gewässern mit großem Gehalt an organischen Abfallprodukten. So bleiben in sumpfigen Küstengewässern mit hohem Gehalt an Humussäuren im Gebiet der östlichen Ostsee die Schnecken oft noch kleiner als in benachbarten Teilen der freien Küstenstrecke mit gleichem Salzgehalt. Doch führt auch ein Mangel an organischem Detritus, wodurch eine Nahrungsknappheit herbeigeführt werden kann, zur Ausbildung von Zwergformen. So sind beispielsweise die zwerghaft kleinen Lymnaeiden aus den Tiefen der Alpenseen als Hungerformen zu werten; mit dem Vorkommen in der Tiefe an sich hat der Zwergwuchs nichts zu tun, wie denn auch an den in den größeren Seen des Ostseegebietes aus einiger Tiefe heraufgeholten Schnecken von einem Zwergwuchs nichts bemerkt worden ist.

Ein derartiges Zurückbleiben die Tiere im Wuchs an Orten mit ungünstigen Lebensbedingungen beruht auf einer allgemein geringeren Wachstumsintensität, nicht etwa auf einer kürzeren Lebensdauer oder einem frühzeitigen Wachstumsabschluß.

Mitunter kommt es bei solchen Basommatophorenarten, die gegenüber unterschiedlichen chemischen Einflüssen der Umwelt eine große Widerstandskraft besitzen, zu erheblichen Größenunterschieden zwischen den an den einzelnen Biotopen herangewachsenen Populationen. Unter den hier in Betracht kommenden Arten ist das besonders bei den *Lymnaeidae* auffallend. So kann *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. unter günstigen Existenzbedingungen eine Schalenlänge von 36 *mm* erreichen,

während sie im Brackwasser der Ostsee, in humusreichen Wasserlöchern und in den nahrungsarmen Tiefen der Alpenseen oft nur 7 *mm* lang wird. Bei der Lymnaeidengattung *Radix* Montf., deren Vertreter unter sehr verschiedenartigen Umweltsbedingungen leben können und recht widrigen Verhältnissen standhalten, wurden Zwergformen oft als besondere Arten angesehen. So ist *Radix lagotis* Schrank eine Zwergform von *Radix auricularia* L. und *Radix pereger* Müll. eine solche von *Radix limosa* L.; doch haben derartige Benennungen von Standortsmodifikationen keine nomenklatorische Berechtigung.

An den Schalen wasserbewohnender Basommatophoren und auch anderer Wasserschnecken, die unter besonders günstigen Daseinsbedingungen herangewachsen sind, trifft man nicht selten eine gewisse Runzelbildung auf der Oberfläche an, die als Hammerschlägigkeit bezeichnet wird (Fig. 12). Diese Erscheinung tritt auf, wenn es bei günstigen Verhältnissen zu einem raschen Wachstum der Schale und zur Anlage breiter Zuwachsstreifen kommt. Bevor unter dem zuerst gebildeten dünnen Periostrakum Kalk als Stützschicht abgelagert wird, kommt es bei breiten Flächen zu der erwähnten Runzelbildung, die dann durch den Kalk fixiert wird. Bei den Landschnecken dagegen bildet sich Hammerschlägigkeit bei Schalen, die unter der austrocknenden Wirkung starker Sonnenbestrahlung herangewachsen sind.

Physikalische Einflüsse der Umwelt. Von den physikalischen Einflüssen der Umwelt wirkt die Wasserbewegung am stärksten auf das Molluskenleben ein. Eine schwache Wasserbewegung ist dem Gedeihen eines reichen Bestandes von Basommatophoren nur förderlich, denn sie sorgt für reines, sauerstoffreiches Wasser, spült einen Teil der organischen Abfallprodukte fort und verhindert somit die Anreicherung von Humussäuren. Von den Basommatophoren ist *Ancylastrum fluviatile* Müll. im allgemeinen an diese die Reinheit des Wassers gewährleistende Wasserbewegung gebunden.

Mit zunehmender Stärke der Wasserbewegung wird die Zahl der Basommatophorenarten geringer, denn manche können den mechanischen Kräften des Wassers nur schwer trotzen. Das gilt sowohl für das fließende Wasser im Bach oder Fluß als auch für den Wellenschlag in der Brandungszone größerer Seen und der Ostsee. Allgemein ist festzustellen, daß die Schnecken durch die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung von einer im Wasserpflanzengewirr kletternden Lebensweise zu einer am Boden sitzenden und kriechenden gezwungen werden. Können sich die Tiere mancher Arten mit schmaler Kriechsohle nicht genügend an dem Boden festhalten und bieten sie der Wasserbewegung zu große Angriffsflächen, so ist nur dort eine Existenzmöglichkeit für solche Schnecken gegeben, wo sie sich unter größere, nicht durch das Wasser bewegte Steine zurückziehen können. In den Küstenabschnitten der östlichen Ostsee findet sich unter derartigen Steinen und in Gesteinsspalten zuweilen eine starke Ansammlung solcher Tiere, die sonst dem an der betreffenden Stelle herrschenden Wellenschlag nicht widerstehen können; von den

Planorbiden lebt dort neben *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. auch *Planorbis planorbis* L.

Eine Reihe von Basommatophoren kann jedoch in bewegtem Wasser gut fortkommen. Von den in dem behandelten Gebiet vertretenen Arten sind das besonders eine Reihe von *Lymnaeidae,* vor allem die verschiedenen *Radix*-Arten, sowie *Lymnaea stagnalis* L., während die *Galba*-Arten mit ihren hochgewundenen Schalen bei kleiner Schalenmündung weniger erfolgreich den mechanischen Kräften des Wassers Widerstand leisten können, wenn auch *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. nicht ganz der Brandungszone der Seen und der Ostsee fehlt. Von Planorbiden trotzt am besten *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. der Wasserbewegung; manchmal gesellt sich *Physa* (*Physa*) *fontinalis L.* zu ihm.

Die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung sind die Veranlassung zur Ausbildung ganz bestimmter Standortsmodifikationen der Mollusken. Bei den hier in Frage kommenden Schnecken sind sie am stärksten bei den Lymnaeiden ausgeprägt. Im bewegten Wasser werden die Tiere gezwungen, sich möglichst breit mit der Haftfläche ihres Fußes auf einer stabilen Unterlage, meist am Boden, festzuheften, um nicht fortgespült zu werden. Diese Lebensweise wirkt sich nun in der Gestaltung der Schale aus, denn nach dem Fuß richtet sich die Form des ihn umgebenden, plastisch veränderlichen Mantelrandes, der die Schale absondert. Im Verlauf des Wachstums der Schnecke bildet der Mantelrand nach allen nicht behinderten Seiten entsprechend der mechanischen Beanspruchung des Haftorgans einen verschieden stark erweiterten Mündungsteil aus. Im bewegten Wasser herangewachsene Schalen haben also gegenüber solchen von Tieren aus ruhigem Wasser eine größere Schalenmündung.

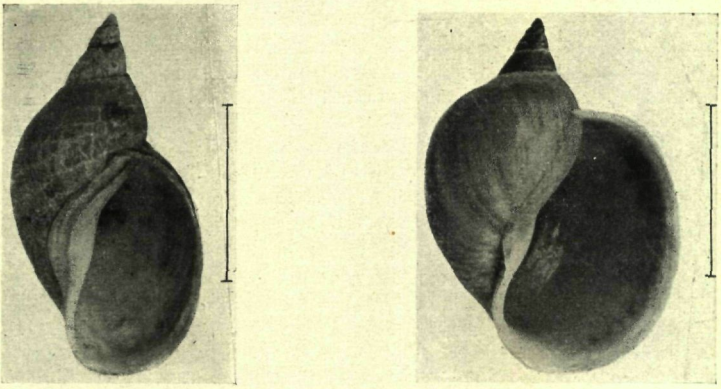
Die Gestalt der Schalenmündung bei den Lymnaeiden wird ebenfalls durch die mechanischen Einflüsse der Wasserbewegung auf das Tier abgeändert. Gegenüber Schnecken aus ruhigem Wasser erscheint die Schalenmündung von Exemplaren, die durch das bewegte Wasser zu einem breiten Festhaften des Fußes gezwungen wurden, abgerundet und wird bei den *Radix*-Arten schließlich fast kreisrund. In der Brandungszone größerer Seen und der Ostsee kann der Wellenschlag so heftig sein, daß das beiderseits abfließende Wasser die Gestalt der Schalenmündung stromlinienförmig in der Kriechrichtung verschmälert. Da die Kriechrichtung der Lymnaeiden nicht mit der Schalenachse gleichlaufend ist, so weisen die Schalen derartiger Standortsmodifikationen oft recht sonderbare Formen auf. In der ständigen Strömung eines Flusses bilden sie sich nicht. Das scheint seinen Grund darin zu haben, daß in der Brandungszone die mechanische Einwirkung nicht dauernd ist wie in der Strömung des Flusses; zwischen den einzelnen Wellen liegt eine kurze Spanne der Ruhe, und außerdem ist nicht stets ein so starker Wellenschlag. Dadurch werden in der Brandungszone noch mechanische Beanspruchungen durch den Wellenschlag ertragen, die in ständiger Einwirkung als Strömung von den Tieren nicht ausgehalten werden; wird die Strömung zu stark, so fehlen die Schnecken. In fließendem Wasser kommt es bei den Lymnaeiden also nur zur Abrundung der Schalenmündung, während ein starker Wellenschlag eine Verschmälerung in der Kriechrichtung erzeugen

kann. In der ständigen Strömung des Flusses preßt die Schnecke bei starker mechanischer Beanspruchung dauernd die Schalenmündung auf die Unterlage, welcher Anreiz zu einer Verbreiterung des Mundsaumes der Schale führt; vor allem bei *Radix auricularia* L. aus Flüssen ist das zu beobachten. Daß übrigens die Standortsmodifikationen der Lymnaeiden in starker Brandung unter schwierigen Daseinsbedingungen leben, zeigen die zahlreichen Unregelmäßigkeiten im Bau der Schale und deren von mechanischen Verletzungen herrührende Narben. Als Extrem der Schalen mit stromlinienartig in der Kriechrichtung verschmälerter Mündung sind solche gelegentlich anzutreffende Exemplare zu werten, deren breiter und flacher Oberrand das Haften erleichtert und deren verschmälerter Unterrand in der Kriechrichtung schnabelartig verlängert ist, wodurch das Wasser beiderseits leichter abströmt.

Der durch die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung beeinflußte Aufbau der Schale bedingt auch eine Verkürzung des Gewindes der Schale. Je geringer die Höhe des Schalengewindes aber ist, oder je mehr sie im Bauplan der betreffenden Schnecke phänotypisch auf ein geringes Maß verkürzt werden kann, desto besser ist die Art für das Leben in der Brandungszone geeignet. Hochgewundene Schalen bieten der Wasserbewegung große Angriffsflächen, und Schnecken mit solchen Schalen können Strömung und Wellenschlag schwer standhalten. Der Idealtyp in dieser Richtung ist die Schale in einfacher Napfform ohne Gewinde, wie sie in der Brandungszone der Meere beispielsweise durch die Prosobranchiergattung *Patella* L. und die Basommatophorengattung *Siphonaria* Sow. dargestellt wird. Auch die verschiedenen Ancyliden mit napf- oder kappenartiger Schale sind entsprechend gebaut. Aber auch bei manchen *Lymnaeidae* werden phänotypisch Schalenformen erzeugt, die sich dem Idealtyp oft erheblich nähern; solche Schalen weisen ein verkürztes Gewinde auf, das bei manchen Arten der letzten umfangreichen Windung vollkommen eingefügt wird. Tiere, die mit derartigen Schalen auf der Unterlage festsitzen, bieten dem Wasser einen bedeutend geringeren Widerstand als Schnecken mit hochgewundener Schale. Von den einheimischen Lymnaeiden entstehen solche Standortsmodifikationen am ausgeprägtesten bei den verschiedenen *Radix*-Arten. Diese sind deshalb außer ihrem Vorkommen in stehendem Wasser auch die häufigsten Lymnaeiden in bewegtem Wasser; und zwar lebt *Radix auricularia* L. hauptsächlich in strömendem Wasser, also in Flüssen, während *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. vornehmlich die Brandungszone großer Seen besiedeln, ohne daß für diese anpassungsfähigen Tiere darin eine scharfe Scheidung bestünde. Die Standortsmodifikationen der *Radix*-Arten aus wellenbewegtem Wasser sind von manchen Bearbeitern dieser Tiere noch in der jüngsten Zeit als getrennte Arten angesprochen worden; man hat sie meist als *Lymnaea ampla* Hartm. unterschieden. Die anatomische Untersuchung des Weichkörpers dieser Tiere läßt über ihre Zugehörigkeit zu den genannten *Radix*-Arten keinen Zweifel zu; als Standortsmodifikationen verdienen sie keine besondere Benennung.

Auch *Lymnaea stagnalis* L., die bereits in stehenden Gewässern eine bauchig erweiterte letzte Schalenwindung hat, lebt zahlreich im Wellenschlag der Brandungszone größerer Seen und der östlichen Ostsee, wäh-

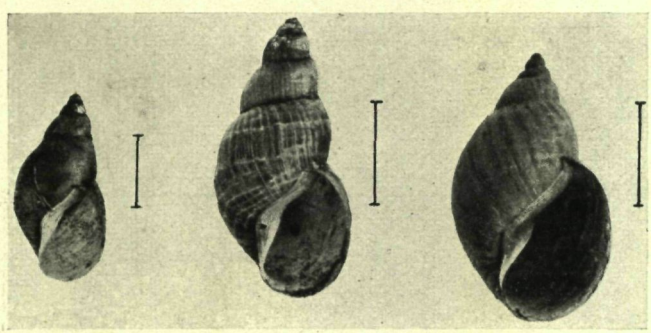
rend sie die ständige Strömung der Flüsse meidet und dort auf die ruhigen Altwasser und Buchten angewiesen ist. In der Brandungszone finden sich von *Lymnaea stagnalis* L. ebenfalls Standortsmodifikationen mit er-



148 149

Fig. 148 und 149. *Lymnaea stagnalis* L. Schalen.
Fig. 148. Exemplar aus der östlichen Ostsee.
Fig. 149. Exemplar aus der Brandungszone der östlichen Ostsee.
Vergr. 2:1. — Originale.

heblich verkürztem Schalengewinde (Fig. 149). Selbst *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. hat stellenweise die Uferzone größerer Seen und der östlichen Ostsee besiedelt, wo die sonst im Gewirr der Wasserpflanzen sich aufhaltende Schnecke wie die anderen dort lebenden Lymnaeiden zu



150 151 152

Fig. 150, 151 und 152. *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. Schalen.
Fig. 150 und 151. Exemplare aus der östlichen Ostsee.
Fig. 152. Exemplar aus der Brandungszone der östlichen Ostsee.
Vergr. 2,5:1. — Originale.

einem seßhaften und auschließlich am Boden kriechenden Tier geworden ist; sie bildet dann Reaktionsformen mit etwas erweiterter Schalenmündung und mäßig verkürztem Schalengewinde aus (Fig. 152).

Eine weitere Eigentümlichkeit der Schalen von Basommatophoren, die unter starker mechanischer Beanspruchung in bewegtem Wasser herangewachsen sind, ist ihre oft erhebliche Festigkeit und Dicke gegenüber den Schalen von Tieren aus ruhigem Wasser. Die Wasserbewegung regt nämlich den Stoffwechsel und mit ihm die Ausscheidung und Ablagerung erheblicher Kalkmengen an. Der scheinbare Widerspruch, daß in größeren Wasseransammlungen, auch in der Ostsee, gelegentlich festschalige Lymnaeiden örtlich nicht weit von dünnschaligen Exemplaren gefunden werden, erklärt sich in der oft wesentlich verschiedenen mechanischen Beanspruchung an oft nicht weit voneinander entfernten Orten. Die Extreme in der Ausbildung der Ostseeformen sind die Schnecken aus der Brandung und die aus ruhigen, schlammreichen Küstengewässern.

Auffallend ist, daß gerade eine Schneckenart, die nach der Gestaltung der Schale als besonders geeignet für bewegtes Wasser erscheint, durchaus ein Tier stehender Gewässer ist. Es handelt sich um *Ancylus lacustris* L. mit seiner flachen, napfförmigen Schale ohne Windungen. Diese auf Kiemen- und Hautatmung angewiesene Schnecke kann dadurch in sauerstoffarmen Gewässern ausdauern, daß sie sich in der am ehesten sauerstoffhaltigen obersten Wasserschicht aufhält (vgl. S. IX. b 431). Dort sitzt sie meist nach Art einer Schildlaus an Pflanzenstielen, vor allem an Schilfstengeln (*Phragmites*), unmittelbar unter dem Wasserspiegel. Wird nun das Schilf im Wind hin und her bewegt, so kommt doch mitunter eine mechanische Beanspruchung des Tieres zustande; es wird ihm daher bei seinem verhältnismäßig schmalen Fuß durch die napfförmige Schale mit geringen Angriffsflächen für das Wasser wohl das Leben an dem betreffenden Biotop erst möglich sein. Da die mechanische Beanspruchung durch das Wasser nicht ständig aus einer Richtung kommt, bildet *Ancylus lacustris* L. nie die Form einer phrygischen Mütze aus, wie sie für das hauptsächlich in strömendem Wasser lebende *Ancylastrum fluviatile* Müll. charakteristisch ist und von diesem nur in der Brandungszone von Seen zur Napfform reduziert wird. Wenn die in größeren Wasseransammlungen an den Schilfstengeln angehefteten Exemplare von *Ancylus lacustris* L. durch Wellenschlag oder die Bewegung der Schilfstengel stärker mechanisch beansprucht werden, so werden die Seitenränder der Schale zu geraden Linien und der Hinterteil der Schale wird verschmälert; ihr Vorderteil ist dann am breitesten. Ihr breites und flaches Vorderende erleichtert aber das Haften, während an dem stromlinienförmig verschmälerten Hinterende dem Wasser ein geringerer Widerstand entgegengesetzt wird.

Schon bei *Ancylus lacustris* L. kommt es häufig vor, daß der Schalenrand nicht in einer Ebene liegt, vielmehr der Rundung des als Unterlage dienenden Pflanzenstengels folgt, wodurch Vorder- und Hinterrand oft hochgebogen sind. Noch auffallender ist eine derartige Beeinflussung des Baues der Schalenmündung bei Lymnaeiden, die in größeren Schilfbeständen leben. Beim Kriechen umklammert der Fuß des Tieres den schmalen Stengel, und in der Kriechrichtung ist dann die Schalenmündung durch den Widerstand der Unterlage oben und unten mehr oder weniger ausgebogen; an der Seite, wo der Mundsaum der

Schale frei ins Wasser ragt, ist er nicht selten eigentümlich umgeschlagen. Derartige Reaktionsformen sind vor allem bei *Lymnaea stagnalis* L. gelegentlich zu finden. Auch bei den *Radix*-Arten kommen sie vor; doch werden bei der im Vergleich zu *Lymnaea stagnalis* L. meist geringeren Größe dieser Tiere die Schilfstengel von dem Schneckenfuß seitlich weniger weit umklammert, weshalb solche Bildungen bei ihnen gewöhnlich weniger stark ausgeprägt sind.

Unter den physikalischen Einflüssen der Umwelt entscheidet oft die Trockenheit über das Leben der Basommatophoren. Die landbewohnenden Arten sind ausgesprochene Feuchtlufttiere; nur bei einer für die einzelnen Arten verschiedenen Spanne im Feuchtigkeitsgehalt der Luft können sich ihre Lebensfunktionen abwickeln. Immerhin ist eine günstige Auswertung der vorhandenen Feuchtigkeit gewährleistet, denn der Schneckenkörper ist durch eine schnelle Wasseraufnahme und eine sehr langsame Wasserabgabe charakterisiert. In trockenen Gebieten suchen die Tiere allerlei Schlupfwinkel auf, wo ihnen genügend Feuchtigkeit zur Verfügung steht; sie müssen dann oft eine recht verborgene Lebensweise führen und sind zeitweise im Freien kaum zu sehen. Perioden größerer Feuchtigkeit und der nächtliche Tau wird die Tiere an solchen Orten aus ihren Verstecken hervorlocken. Auch Wind kann eine austrocknende Wirkung auf den Schneckenkörper ausüben. In der Strandzone veranlaßt der Wind die strandbewohnenden Arten, sich an windgeschützten Stellen aufzuhalten oder in Schlupfwinkel zurückzuziehen.

Zeiten der Trockenheit, während derer die Landschnecken infolge des hohen Wasserverlustes nicht umherkriechen können, werden von diesen Tieren zurückgezogen in der Schale überdauert. Die schützende Schale wird dann bei anhaltender Trockenheit mit einem durch Schleimabsonderung gebildeten Epiphragma verschlossen. Dieses Epiphragma ist bei den landbewohnenden Basommatophoren des zu behandelnden Gebietes ein dünnes, oft irisierendes Häutchen, das nach außen gestoßen wird und verloren geht, wenn die Schnecke wieder aus der Schale hervortritt. Bei andauernder Trockenheit zieht sich der Weichkörper infolge Wasserverlustes immer weiter in die oberen Windungen der Schale zurück und kann dann auch ein zweites oder gar ein drittes, selten mehr Häutchen innerhalb der Schale bilden. Die Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit erreicht bei den landbewohnenden Basommatophoren nicht einen so hohen Grad wie bei den Stylommatophoren; Steppen und Wüsten werden beispielsweise durch landbewohnende Basommatophoren nicht besiedelt, wie diese Tiere überhaupt in der Landmolluskenfauna gegenüber Stylommatophoren und landbewohnenden Prosobranchiern zurücktreten.

Die wasserbewohnenden Basommatophoren verhalten sich beim Steigen und Sinken des Wasserspiegels ihrer Wohngewässer im allgemeinen recht passiv. Steigt das Wasser durch starke Regengüsse, so wird der vergrößerte Lebensraum allmählich von den Tieren besiedelt. Fällt jedoch der Wasserspiegel, so können die Wasserschnecken in der Uferzone leicht von ihrem Wohnraum ab-

geschnitten werden und in austrocknenden Pfützen zurückbleiben. In solchen Restlachen werden die Bewohner bei langsam erfolgendem Verdunsten des Wassers immer mehr im Raum zusammengedrängt; ihre Anreicherung kann manchmal an eng begrenzten Stellen erheblich sein. Bei vollständigem Schwund des Wassers findet man dann nicht selten die von der Trockenheit betroffenen Schnecken noch nesterweise beisammensitzen.

Ein Austrocknen der Gewässer kann für die wasserbewohnenden Basommatophoren gefährlich werden. Günstig liegen dabei die Verhältnisse für die Tiere, wenn das Gewässer reichen Bewuchs von Wasserpflanzen enthält; man findet die Schnecken dann zwischen und unter den Blättern verborgen, wo sie oft einigermaßen gegen Sonnenbestrahlung und vollkommene Austrocknung geschützt sind. Schon ein starker Bewuchs von Tümpeln mit Algen kann den Schnecken mitunter förderlich sein, wenn bei der Austrocknung des Gewässers die Algen eine oft harte Kruste bilden, unter der die Tiere sitzen. Auch in lockeren Schlamm können die Basommatophoren beim Rückzug des Wassers geraten und von ihm beim Eintrocknen umgeben werden. Die von dem Mißgeschick des Austrocknens der Wohngewässer betroffenen Basommatophoren bohren sich jedoch nicht nach Art mancher Muscheln tief in den Boden ein, obwohl das mehrfach angegeben wurde; die Mehrzahl der Arten läßt vielmehr den allmählichen Schwund des Wassers passiv über sich ergehen, und die Tiere werden zwischen den Pflanzen eingebettet, an denen sie gerade kriechen. Arten mit großer Schalenmündung, wie *Ancylus*, die *Lymnaeidae* und *Physidae*, pressen diese auf die Unterlage, wodurch die ärgste Austrocknung vermieden wird. Allein die *Galba*-Arten kriechen außerhalb des Wassers gelegentlich ein wenig weiter, um sich dann meist mit der Schalenmündung am Boden festzusetzen, falls nicht ein Kleben der Schale an den austrocknenden Wasserpflanzen die Tiere in der Bewegung hemmt. Nasser Boden nach einem Regen kann die Schnecken dann gelegentlich zu einer weiteren aktiven Fortbewegung auf eine kurze Strecke veranlassen. Besonders häufig wird *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. durch ein Austrocknen des Wohngewässers bedroht sein, da sie häufig in kleinsten Wasserlöchern, wie Fußstapfen von Weidevieh und Wagenspuren, lebt, die sich auf feuchten Wiesen mit Wasser füllen und bei trockenem Wetter leicht ihr Wasser wieder verlieren. Die Schnecken dieser Art sammeln sich beim Austrocknen der Pfützen oft in den durch die Trockenheit entstehenden Rissen im Schlamm. Sie sitzen dann nicht selten auch zwischen Landschnecken, vor allem den die Nähe des Wassers bevorzugenden *Succineidae*, und warten günstigere Zeiten ab.

Wenn Exemplare von *Lymnaeidae* während der Periode des Wachstums von der Austrocknung des Gewässers überrascht werden und den noch weichen Mundsaum auf den Boden aufpressen, so wird dieser gelegentlich nach außen umgeschlagen, wie das auch bei *Radix auricularia* L. als Reaktion auf strömendes Wasser ausgebildet wird. Übersteht ein solches aufs Trockene geratene Tier die ungünstige Periode und ge-

langt es wieder ins Wasser, so baut es nach seinen Körperdimensionen die Schale im alten Bauplan weiter; der während der Trockenheit umgebogene Mundsaum aber bleibt als Kante auf der Schale erhalten. Exemplare mit derartigen Kanten auf den älteren Schalenwindungen finden sich an entsprechenden Biotopen am ehesten bei *Lymnaea stagnalis* L. und den *Radix*-Arten.

Den wasserbewohnenden Basommatophoren wird das Ertragen von Zeiten außerhalb des Wassers dadurch erleichtert, daß sie wie auch die landbewohnenden Arten befähigt sind, durch Schleimausscheidungen ein häutiges Epiphragma zu bilden und durch dieses die Schalenmündung zu verschließen. Wie bei den Landschnecken wird das Epiphragma nach außen geöffnet und geht verloren, wenn das Tier im Wasser wieder aus der Schale hervortritt. Bei stärkerem Wasserverlust können Tiere mit nicht allzu großer Schalenmündung, die sich tiefer in die Schale zurückziehen, in der Lage sein, sich wie die landbewohnenden Arten mitunter auch durch ein zweites und drittes, selten mehr Häutchen innerhalb der Schale zu schützen. Ferner kann bei Schnecken mit großer Schalenmündung, die außerhalb des Wassers die Öffnung auf die Unterlage aufpressen, der Verschluß nach außen durch Bildung von Häutchen in den Lücken ergänzt werden.

Die Planorbiden mit scheibenförmig aufgerollter Schale können beim Austrocknen der Gewässer ihre Schalenmündung nicht auf eine Unterlage aufpressen; beim Rückgang des Wassers klebt ihre flache Schale gewöhnlich an Wasserpflanzen oder am Boden fest, wodurch die Schalenmündung meist frei liegt. Dieser Nachteil gegenüber den ihre Schalenmündung auf die Unterlage aufdrückenden Basommatophorenarten wird bei manchen Planorbiden dadurch ausgeglichen, daß die Schale eine sehr enge Mündung hat, wodurch ein Austrocknen erschwert wird. Die Planorbiden mit scheibenförmiger Schale ziehen sich dann auch hoch in diese zurück, wobei zunächst die ausgedehnte Mantelhöhle verkleinert wird. Bei manchen Gruppen wird das erste Epiphragma durch Kalkeinlagerung verstärkt und bildet einen weiß gefärbten, sehr wirksamen Verschluß. Schrumpft das Tier bei starker Trockenheit weiter ein, so sind etwa noch gebildete weitere Epiphragmen nur dünne Häutchen. Solche kalkigen Epiphragmen bilden unter den im Gebiet der Nord- und Ostsee in Betracht kommenden Planorbiden die Gattung *Bathyomphalus* Charp. und die Untergattung *Anisus* sens. strict. von *Anisus* Stud. aus, während bei den *Disculifer*-Arten der Gattung *Anisus* Stud. wohl nur häutige Epiphragmen anzutreffen sind[1]). Wenn die Tiere mit kalkigen Epiphragmen ins Wasser gebracht werden, so dauert es, je nach dem Grad der Austrocknung, meist eine gewisse Zeit, oft Tage, bis der Weichkörper aus der Schale hervorkommt; dabei wird der kalkige Verschluß nach außen aufgeklappt und geht verloren.

[1]) E. V. Kolpakoff bildet ein aus dem südöstlichen Rußland stammendes Exemplar von *Planorbarius corneus* L. ab mit einem gegen Austrocknung gebildeten weißen Hautverschluß, der möglicherweise auch Kalkeinlagerungen enthält; im Gebiet von Nord- und Ostsee sind mir aber bei der großen Posthornschnecke lediglich häutige Trockenheitsverschlüsse vorgekommen und auch diese nur bei wenigen Exemplaren.

Die Basommatophoren befinden sich während der Trockenheit in einem Zustand herabgesetzter Lebensfunktionen; der Körper behält aber seine Empfindlichkeit, und der Herzschlag ist nur verlangsamt. Wie lange die Tiere eine solche Austrocknung überstehen können, wird außer von dem verschiedenen Grad der Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit bei den einzelnen Arten in hohem Maße von der Umwelt abhängig sein; die gerade herrschende Witterung mit ihrer verschiedenen Temperatur, Luftbewegung, Luftfeuchtigkeit, Regenmenge und Sonnenbestrahlung, sowie die Feuchtigkeit und Art des Untergrundes und eine etwaige Einbettung in Wasserpflanzen und anderes Material ist von Bedeutung. Wenn diese Umweltsbedingungen günstig sind, können viele wasserbewohnende Basommatophoren manchmal mehrere Monate außerhalb des Wassers ausdauern, gelegentlich selbst über ein Jahr. Sogar im geheizten Zimmer bewahrte K. ZIMMERMANN Exemplare von *Gyraulus* (*Gyraulus*) *rossmaessleri* A. Schm. im Trocknen 3 Monate lang ohne Schaden für die Tiere auf. Kleine Schnecken werden oft besser geschützt eingebettet werden als große, weshalb man auch nicht allzu selten die Erfahrung machen kann, daß junge, noch nicht ausgewachsene Schnecken besser eine Austrocknung überstehen als die großen ausgewachsenen Exemplare. Doch darf man die Möglichkeit eines Überdauerns von Trockenperioden durch wasserbewohnende Basommatophoren außerhalb des Wassers nicht überschätzen. In vielen Fällen gehen die Tiere, vor allem bei Sonnenbestrahlung, in wenigen Tagen zugrunde. Das gilt auch für *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll., die doch so häufig außerhalb des Wassers nach Austrocknung von Pfützen anzutreffen ist; sie kann nur dann einige Zeit außerhalb des Wassers bestehen, wenn der Boden hinreichend feucht ist oder wenn sie sonst durch ihren Aufenthaltsort einigermaßen geschützt ist. Stets müssen die aus dem Wasser geratenen Exemplare der wasserbewohnenden Basommatophoren wieder vom Wasser erreicht werden, um erneut aufzuleben; selbst die *Galba*-Arten kehren nicht selbständig ins Wasser zurück. Planorbiden sind im allgemeinen widerstandsfähiger gegenüber einer Austrocknung als Lymnaeiden. So sind bei ausgetrockneten Gewässern oft zahlreiche Exemplare von *Planorbarius corneus* L. noch am Leben, wenn keine lebenden Tiere von *Lymnaea stagnalis* L. mehr festzustellen sind.

Der Laich der Basommatophoren ist im allgemeinen weniger widerstandsfähig gegen Austrocknung als die durch ihre Schalen geschützten Schnecken. Immerhin können die Laichballen beim Trockenliegen der Gewässer in Wasserpflanzen und anderem Material geschützt eingebettet sein, so daß sie während einer gewissen Zeit die Trockenheit überdauern. Ohne solchen Schutz trocknet der Basommatophorenlaich aber bald ein und ist nicht mehr entwicklungsfähig. Doch reicht seine Widerstandskraft soweit aus, daß er gelegentlich durch Vögel und größere Wasserinsekten auf dem Luftwege von einem Gewässer zum anderen passiv verschleppt werden kann. Über die austrocknende Wirkung des Luftzuges und seinen schädigenden Einfluß auf den Laich wasserbewohnender Basommatophoren hat M. NEIMAN Versuche angestellt,

indem sie auf seine Artzugehörigkeit nicht näher bestimmten Laich von Lymnaeiden und Planorbiden aus einem Arm der Düna bei Riga während einer Eisenbahnfahrt von 32—37 *km* Geschwindigkeit in der Stunde und während eines Fluges mit einem Flugzeug von 115—117 *km* Geschwindigkeit in der Stunde dem Luftzug aussetzte. Es zeigte sich, daß mit der Verlängerung der Expositionszeit die schädigende Wirkung des Luftzuges merklich zunimmt und daß ältere Embryonalstadien widerstandsfähiger sind als jüngere. Die Versuche ergaben jedoch, daß der Laich von wasserbewohnenden Basommatophoren so lange die Einwirkung des Luftzuges erträgt, daß eine passive Verschleppung durch die Luft auf kürzere Strecken durchaus möglich ist; so kann Lymnaeidenlaich, der mit einer Stundengeschwindigkeit von 37 *km* bei einer Lufttemperatur von 10° *C* und einer Luftfeuchtigkeit von 55% verfrachtet wird, in 2 Stunden auf 75 *km* verschleppt werden, ohne durchschnittlich mehr als 30% seiner Entwicklungsfähigkeit einzubüßen.

Was die Temperatur anbelangt, so ist ihr Einfluß auf die Atmung und die Entwicklung bereits auf S. IX. b 325—326 und IX. b 420 besprochen worden. Allgemein ist der Sommer die günstigste Zeit für die Basommatophoren. Allzu hohen Temperaturen durch starke Sonnenbestrahlung während der Sommermonate entziehen sich die landbewohnenden Basommatophoren durch Rückzug in allerlei Verstecke; doch scheint für sie an den meisten Orten die Gefahr einer Austrocknung durch die Sonne größer zu sein als die des Temperaturanstiegs. Für wasserbewohnende Arten können gelegentlich Gefahren dadurch entstehen, daß in Hitzeperioden bei starker Sonnenbestrahlung die Wassertemperatur in flachen Lachen derart ansteigen kann, daß das Leben der Tiere stellenweise beeinträchtigt wird; eine Wasserstemperatur von etwa 30° *C* auf längere Zeit ist den indigenen Arten sicher nicht zuträglich, und gelegentliche Wassertemperaturen von 40° *C* zur Mittagszeit vermögen selbst die widerstandsfähigen *Radix*-Arten meist zu schädigen, wenn diese mitunter auch Thermalquellen bis zu etwa 50° *C* besiedeln. Allzu hohe Temperaturen in Gewässern, wo diese häufig gleichzeitig durch starke Bildung von Fäulnisstoffen den Schnecken lästig werden, veranlassen manchmal die wasserbewohnenden Basommatophoren, über den Wasserspiegel hinauszukriechen. Das kommt in der Natur besonders bei kleinen flachen Lachen gelegentlich vor; starke Regengüsse, die den Wasserstand erhöhen, retten dann die Schnecken vor dem Untergang. So ist vor allem nicht selten zu beobachten, wie die Leberegelschnecke *Galba (Galba) truncatula* Müll. aus sonnenbeschienenen kleinen Pfützen an etwa vorhandenen Pflanzen und anderen Gegenständen aktiv in die Höhe kriecht, wo die Schnecken dann allmählich vertrocknen, wenn sie nicht wieder vom Wasser erreicht werden. Oft kommt diese Erscheinung auch bei Aquarienschnecken in kleinen Behältern vor, die der sommerlichen Sonnenbestrahlung ausgesetzt sind; die Tiere kleben dann außerhalb des Wasserrandes an der Glaswand fest und vertrocknen häufig, da sie selbständig nicht ins Wasser zurückkehren können. Bemerkenswert ist, daß *Planorbarius corneus* L. mit seiner gerundeten, schweren Schale nie

aus dem Wasser herauskriecht; auch bei der großen *Lymnaea stagnalis* L. ist diese Erscheinung nur bei jungen Exemplaren zu beobachten.

Die Winterkälte hemmt die Lebenstätigkeit der Basommatophoren, und zwar die der landbewohnenden Arten mehr als die der Wasserschnecken. Letztere ziehen sich im Winter im allgemeinen in tieferes Wasser zurück, wo vor allem in schlammreichen Gewässern der infolge der Fäulnisvorgänge wärmere Bodengrund sie wohl anzieht; doch kann man gelegentlich auch unmittelbar unter dem Eis, selbst am Eis, solche Tiere, vor allem Lymnaeiden, umherkriechen sehen. Bei stärkerem Frost kann es aber vorkommen, daß die Schnecken ganz vom Eis eingeschlossen werden, so daß sie in einem Eisblock festsitzen und darin auch den Winter überdauern. Schlägt man aus einem Eisblock die Tiere heraus, wobei fast stets die Schalen zerbrechen, so kann man beobachten, daß die Weichkörper der Schnecken in vielen Fällen infolge des tieferen Gefrierpunktes kolloider Substanzen nicht gefroren sind und daß meist die Kriechsohle durch Schleimabsonderung vom Eis getrennt ist. Taut man Teile eines Eisblockes, der solche Tiere mit nicht gefrorenen Weichteilen enthält, vorsichtig und allmählich auf, so kriechen die Insassen wieder munter umher. Trotzdem sind die Schnecken empfindlicher, als meist angenommen wird; ein Gefrieren ihres Weichkörpers ertragen sie entgegen manchen Angaben im Schrifttum nach meinen Untersuchungen nicht. Dagegen überleben sie im Versuch Unterkühlungen ohne Schaden. So erlitten beispielsweise Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. in unterkühltem Wasser von -2° *C* keinerlei Schaden. Beim Gefrieren scheint jedoch der Tod durch gewisse Zustandsänderungen der Flüssigkeit in den Zellen bald herbeigeführt zu werden. Somit ertragen also die wasserbewohnenden Arten mitunter selbst ein Einfrieren der Gewässer auf längere Zeit, wenn nur die Tiere selbst nicht gefrieren. Doch wenn lang anhaltender, starker Frost flache, schlammlose Gewässer bis auf den Grund einfrieren läßt, werden die Schnecken oft in weiten Gebieten abgetötet werden. So sind beispielsweise in strengen Wintern im Osten des Gebietes auf Viehweiden durch die Kälte diejenigen Exemplare von *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. gefährdet, die in kleinsten ausfrierenden Pfützen und Wasserlöchern sitzen und nicht durch Schlamm geschützt sind; die erneute Ausbreitung von Schnecken im Frühjahr erfolgt dann meist bei Überschwemmungen von den günstigeren Wasserstellen aus.

Wohl als einzige Art unserer einheimischen Basommatophoren wühlt sich *Planorbarius corneus* L. bei Temperaturen unter $+5^{\circ}$ *C* an Stellen, wo ihm Gelegenheit dazu geboten ist, in den lockeren Schlamm ein und verbringt dort, etwa 5 *cm* im Boden, die kalte Jahreszeit. In einem kaltstehenden Aquarium läßt sich dieser Vorgang leicht beobachten. Die Tiere kriechen zunächst auf dem Boden umher und senken sich dann langsam mit dem Fuß zuerst in den Untergrund ein; in festeren Boden vermögen sie sich jedoch nicht einzubohren. Im Schlamm sitzen dann die Tiere in die Schale zurückgezogen; durch das Zurückziehen des Weichkörpers wird eine gewisse Menge Schlamm in den Mündungsabschnitt der Schale hineingesogen. Im Frühjahr kommen

die Tiere bei der Erwärmung des Gewässers wieder aus dem Schlamm hervor.

Die Basommatophoren überwintern ausnahmslos als Schnecken in verschiedenen Altersstadien, nicht als Laich.

Variation. Die meisten wasserbewohnenden Basommatophoren reagieren außerordentlich stark auf die wechselnden Daseinsbedingungen der Umwelt und bilden unter diesen bereits besprochenen Einflüssen oft recht voneinander abweichende Standortsmodifikationen aus. Geltend macht sich einmal die Erzeugung von Zwergformen unter ungünstigen chemischen Einflüssen des Biotops, während günstige Verhältnisse der Umwelt stattliche Exemplare heranwachsen lassen (vgl. S. IX. b 434 bis 435). Dann beeinflussen auch die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung den Bauplan der Schale und sind die Veranlassung zu der Ausbildung besonderer Schalenformen (vgl. S. IX. b 435—440). Durch die Wechselwirkung unterschiedlicher chemischer und physikalischer Einwirkungen des Biotops entstehen Populationen jeweils besonderer Prägung. Bei stark auf Umweltseinflüsse ansprechenden Arten kann es unter einer Änderung solcher Umweltsfaktoren mitunter gar zu einer Verschiedenheit zwischen den einzelnen Generationen kommen. Die große potentielle Formenmannigfaltigkeit tritt vor allem bei den *Lymnaeidae* in Erscheinung. Die alte Systematik wußte sie nicht richtig zu deuten, legte oft solchen Schalenmerkmalen systematische Bedeutung bei, die in Wirklichkeit phänotypisch bedingt sind, und kam dadurch gewöhnlich zu irrtümlichen Abgrenzungen der Arten. Auf Grund der Anatomie des Weichkörpers lassen sich jedoch die Arten leicht voneinander abgrenzen und viele Ähnlichkeiten in der Ausbildung der Schale auf Konvergenz zurückführen.

Neben der bei den Basommatophoren besonders ausgeprägten Neigung zur Ausbildung von verschiedenen Standortsmodifikationen ist bei diesen Schnecken auch mitunter das Auftreten abweichender Mutanten in einer Population festzustellen. Eine solche Abweichung kann in einer Umkehr der Windungsrichtung (Inversion) bestehen. Die Schalen normal rechtsgewundener Arten sind dann linksgewunden und umgekehrt; auch Anal- und Geschlechtsöffnungen derartiger Tiere liegen auf der anderen Seite. Schnecken mit umgekehrter Windungsrichtung sind durchaus das Spiegelbild normal gewundener Tiere. Bei den Basommatophoren sind verkehrt gewundene Exemplare im allgemeinen recht selten. Arten, bei denen normalerweise rechts- und linksgewundene Tiere vorkommen (amphidrome Arten), sind bei den Basommatophoren kaum vertreten (einige Lymnaeiden des Pazifischen Inselgebietes) und fehlen in Europa. Bei den *Physidae* und *Lymnaeidae* hat man verkehrt gewundene Tiere einige Male festgestellt, und zwar sowohl bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. als auch bei sämtlichen in Betracht kommenden Lymnaeidenarten außer *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und *Myxas glutinosa* Müll. Was die Planorbiden anbelangt, so erwähnt J. W. TAYLOR für *Planorbis carinatus* Müll. von einem Fundort aus der Umgebung von Leeds in England neben Schalen mit unregelmäßiger Windung auch der normalen Richtung entgegengesetzt gewundene Exemplare. Doch

erscheint es unsicher, ob es sich hier tatsächlich um Tiere mit umgekehrter Windungsrichtung gehandelt hat und nicht etwa um Schalen, die nur durch ihre unregelmäßigen Windungen im Schalenbau eine Inversion vorgetäuscht haben; die Feststellung der Lage von Anal- und Geschlechtsöffnungen auf der rechten Seite hätte allein die Umkehr der Windungsrichtung einwandfrei erwiesen. Das gleiche dürfte für ein von J. W. TAYLOR als invers angesehenes, gleichzeitig skalarides Exemplar der Art *Anisus* (*Anisus*) *spirorbis* L. von Manchester gelten. Sonst ist anscheinend unter den *Planorbidae* keine Umkehr der Windungsrichtung bekannt geworden. Der Grund hierfür liegt bei den Planorbiden mit scheibenförmig aufgerollter Schale vielleicht zum Teil in dem äußerlich sicher wenig auffallenden Unterschied zwischen Schalen verschiedener Windungsrichtung. Auch bei den *Ancylidae* und bei den strandbewohnenden Arten des Gebietes sind invers gewundene Exemplare meines Wissens bisher noch nicht gefunden worden. Bei den Ancyliden mit reduzierter Windung der Schale läßt sich die Windungsrichtung oft einwandfrei nur am Weichkörper durch die Lage von Anal- und Geschlechtsöffnungen sowie der Kieme entscheiden.

Einzelne Exemplare von Basommatophoren mit umgekehrter Windungsrichtung in normalen Populationen vermehren sich wohl hauptsächlich durch Selbstbefruchtung; mit der Verbreitung dieser Fortpflanzungsart bei den Lymnaeiden hängt es vielleicht zusammen, daß gerade bei dieser Familie inverse Tiere relativ häufig gefunden worden sind. Im Gegensatz zu vielen Stylommatophoren, bei denen eine Begattung zweier entgegengesetzt gewundener Tiere wegen der anderseitigen Lage der Geschlechtsöffnung in der Kopulationsstellung nicht stattfinden kann, ist eine solche Begattung bei den Basommatophoren durch die auf die Schale des Partners hinaufkriechende Schnecke theoretisch durchaus möglich und kommt wohl gelegentlich tatsächlich vor. Immerhin scheint eine geschlechtliche Vereinigung zwischen Basommatophoren mit entgegengesetzter Windungsrichtung in der Praxis auffallenderweise erschwert zu sein und nur selten zustandezukommen, so daß C. DIVER nach seinen Beobachtungen an *Radix limosa* L. das Vorkommen einer solchen sogar in Abrede stellen und die früheren Beobachtungen über eine vollzogene Begattung für Kopulationsversuche halten will. Es haben nämlich J. A. HARGRAEVES und W. H. HUTTON an *Radix limosa* L. Begattungen verschieden gewundener Tiere im Freien gesehen; auch ist durch L. E. ADAMS eine Kopulation solcher Schnecken der gleichen Art im Aquarium nach mehrfachen vergeblichen Versuchen endlich doch erreicht worden. Zwei anormal gewundene Tiere einer Art können sich dagegen leicht begatten.

Über die Erblichkeit der Inversion bestand trotz mehrfacher Versuche lange Zeit keine Klarheit. So erhielt J. DEWITZ von linksgewundenen Exemplaren von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. nur rechtsgewundene Junge. Andererseits aber bekam G. COLLIN von linksgewundenen Tieren der Art *Lymnaea stagnalis* L. stets nur wieder linksgewundene Nachkommenschaft. Über die Vererbung der Linkswindung bei *Radix limosa* L. (als *Limnaea peregra* Müll. bezeichnet) liegen Beob-

achtungen verschiedener englischer Autoren vor. So erhielt beispielsweise C. T. TRECHMANN von linksgewundenen Schnecken dieser Art in der Mehrzahl linksgewundene neben rechtsgewundener Nachkommenschaft. W. NELSON und auch J. A. HARGREAVES fanden verschiedentlich rechts- und linksgewundene Embryonen in denselben Laichballen von *Radix limosa* L., während L. E. ADAMS nur in 2 Laichballen verschieden gewundene Embryonen zusammen, in den anderen Laichballen aber entweder nur rechts- oder linksgewundene Tiere antraf.

Über die Vererbung der Inversion bei Basommatophoren erhielt man erst genauere Kenntnis durch die groß angelegten Zuchten, die A. E. BOYCOTT, C. DIVER und ihre Mitarbeiter mit *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.) angestellt haben. Man gewann jetzt Klarheit darüber, daß es neben einer genotypischen Inversion, die vererbt wird, auch phänotypische Inversionen gibt, also nur äußerlich inverse Individuen, die sich erbmäßig aber regulär verhalten; die phänotypisch inversen Exemplare scheinen diejenigen zu sein, die auch sonst zu Mißbildungen neigen und vielleicht auch in ihrer Vitalität herabgesetzt sind. Die Zuchten ergaben, daß Rechts- und Linkswindung ein Allelenpaar darstellen, bei dem sich die Linksdrehung als rezessives Merkmal verhält. Als Besonderheit kommt eine verzögerte Vererbung hinzu, daß nämlich sämtliche Nachkommenschaft einer Mutter das gleiche Merkmal zeigt und daß der Einfluß des Spermas um eine Generation verschoben wird; es hängt also die determinierende Beschaffenheit des Eiplasmas nicht von der Genomzusammensetzung des befruchteten Eies ab, sondern wird schon vorher durch den Genotypus der Mutter bestimmt. Der Modus der verzögerten Vererbung erscheint äußerlich weiterhin dadurch gestört, daß, in den einzelnen Stämmen verschieden gehäuft, auch phänotypische Inversionen auftreten. W. LUDWIG setzt die verzögerte Vererbung der Rechts- und Linksdrehung in Parallele zur Bestimmung der Sexualität, wo ähnliche Beobachtungen in der Vererbung von Pigmentierungen der Eier des Seidenspinners (*Bombyx mori* L.) gefunden worden sind.

Ferner sind Mutanten mit skalariden Schalen und solche mit vollkommen losgelösten Schalenwindungen beobachtet worden. Die Schalen dieser Mutanten können äußerlich durchaus denjenigen von Tieren gleichen, die phänotypisch durch äußere Behinderung vom normalen Schalenbau abgebracht worden sind und die Schale im weiteren Wachstum mehr oder weniger skalarid, bisweilen vollkommen frei verlaufend, weiterbauten (vgl. S. IX. b 428—429). Solche Mutanten kommen hauptsächlich bei den kleineren *Planorbidae* vor. Bei den aus dem Freiland bekanntgewordenen Fällen ist es nicht immer sicher, ob es sich um eine genotypische oder um eine durch äußere Veranlassung hervorgerufene phänotypische Skalaridbildung handelt. A. E. BOYCOTT und C. DIVER haben in Zuchten von *Radix limosa* L. neben Tieren mit verschiedenen anderen Schalenmißbildungen auch solche mit mehr oder weniger skalariden Schalen erhalten und die Erblichkeit von ihnen festgestellt.

Weitere abweichende Mutanten, die in Populationen von Basommatophoren auftreten, beziehen sich auf die Pigmentablagerung

Manchmal findet man bei verschiedenen Besammatophoren pigmentarme Tiere, die sich auffallend von den übrigen Artgenossen der Population unterscheiden; nicht mit ihnen gleichzusetzen sind jedoch verfärbte kranke Exemplare, was beispielsweise auf besonders starkem Parasitenbefall beruhen kann (vgl. S. IX. b 463). Die pigmentarmen Mutanten sind vor allem bei den Planorbiden sehr auffallend, da das rote Blut der Schnecken durch die Haut sichtbar wird. Am bekanntesten ist die pigmentarme Mutante von *Planorbarius corneus* L., die als „rote Posthornschnecke" neben solchen Mutanten tropischer Planorbiden ein beliebtes Aquarientier ist. Diese pigmentarmen Schnecken, die sowohl im Weichkörper als auch in der Schale Pigment nicht vollständig entbehren, lassen sich phänotypisch in der Ablagerung von Pigment beeinflussen.

Außer den pigmentarmen Mutanten treten bei den Basommatophoren auch Albinos auf. Sie haben bei pigmentlosem Weichkörper eine farblose Schale ohne Pigment; bei den *Planorbidae* scheint ein durch das Blut leuchtend roter Weichkörper durch die farblose Schale hindurch. Im allgemeinen sind Albinos bei den Basommatophoren recht selten; am meisten habe ich sie noch bei Lymnaeiden gefunden.

Albinos, pigmentarme Schnecken und normalgefärbte Tiere bilden eine Allelenreihe. Die jeweils schwächere Pigmentstufe vererbt sich gegenüber der nächsthöheren rezessiv. Alle 3 Glieder der Allelenreihe sind von *Planorbarius corneus* L. bekannt.

Außerdem kann bei den Basommatophoren eine auffallende Mutante gelegentlich auftreten, bei der das Pigment anormal verteilt ist. Es handelt sich um Tiere mit normal pigmentiertem Weichkörper und farbloser Schale ohne Pigment. Mehrfach hat man diese Mutante bei *Planorbarius corneus* L. festgestellt. Weiterhin ist sie von *Radix limosa* L. und *Physa* (*Physa*) *acuta* Drap. gut erkennbar beschrieben worden. Ich kenne sie ferner von *Lymnaea stagnalis* L., *Radix auricularia* L., *Planorbis planorbis* L., *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. und *Bathyomphalus contortus* L. Es ist anzunehmen, daß sie gelegentlich auch bei anderen Basommatophoren vorkommt und bisher nur nicht auf sie geachtet worden ist. Die Verteilung des Pigments bei diesen Tieren scheint durch einen Kontrollfaktor reguliert zu werden, der der Normalform fehlt, jedoch atypisch als Mutante auftritt. Nach Untersuchungen an *Planorbarius corneus* L. vererbt sich dieser Faktor rezessiv. Er scheint bei dieser Art auch bei pigmentarmen Tieren auftreten zu können, ist bei solchen bisher jedoch nur in Zuchten, nicht im Freiland vorgekommen.

Nach dem Wenigen, was man über die von der Normalform der Basommatophoren abweichenden Mutanten weiß, dürften sie meist als Einzelerscheinung in Beständen normaler Tiere auftreten, ohne daß vorher und nachher weitere Exemplare festgestellt werden konnten. Daneben aber kann sich eine solche Mutante manchmal an einzelnen Stellen häufen. Es scheinen das gewöhnlich mehr oder weniger abgeschlossene Gewässer zu sein. In ihnen kann sich wohl die Nachkommenschaft einer irgendwann aufgetretenen, von der Normalform abweichenden Mutante nicht so zerstreuen wie in Gewässern geringerer Abgeschlossenheit.

Bei Besprechung der Variationen der Basommatophoren ist darauf hinzuweisen, daß im Gebiet der Nord- und Ostsee keine der dort vorkommenden Arten besondere Unterarten ausbildet und sich geographisch aufspaltet.

Vergesellschaftung. An den Fundstellen der Basommatophoren treten die einzelnen Arten meist in beträchtlicher Individuenzahl auf. Zwar kommt bei diesen Mollusken eine aktive Vergesellschaftung, eine Schwarm- oder Herdenbildung, nicht vor. Es handelt sich vielmehr durchweg um eine passive Vergesellschaftung dergestalt, daß an einem bestimmten Biotop die Verhältnisse für eine Massenerzeugung von Individuen günstig sind. Nahrung ist fast stets in hinreichender Menge zur Verfügung; Raubschnecken, deren Nahrungserwerb manchmal eine allzu starke Ansammlung ihrer Individuen nicht zuläßt, sind unter den Basommatophoren nicht vertreten. Selbst die strandbewohnenden Arten, die im Gebiet der Nord- und Ostsee nur spärlich vorkommen, finden sich nie vereinzelt, sondern immer in schwächeren oder stärkeren Kolonien; sobald man ein Exemplar dieser kleinen Tiere gefunden hat, kann man sicher gehen, bei der Nachsuche weitere Exemplare anzutreffen. Die größeren Arten der Wasserschnecken fallen durch ihren Individuenreichtum weit mehr auf; unter günstigen Daseinsbedingungen kann es bei den einzelnen Arten zu bemerkenswertem Massenauftreten kommen. Allerdings sind derartige Anreicherungen von Individuen, wie etwa bei den Prosobranchiergattungen *Hydrobia* Hartmann und *Littorina* Férussac, bei den Basommatophoren nicht zu beobachten. Oft sind eine Anzahl von Basommatophorenarten in den Beständen gemischt, ohne daß sich die einzelnen Arten gegenseitig behindern. Vor allem im Gewirr der Wasserpflanzen findet man nicht selten zahlreiche Individuen verschiedener Arten versammelt.

Die das Leben der Tiere überdauernde Schale findet sich gelegentlich in Mengen vor allem am Rande größerer Gewässer der Küstenzone. Auch nach einem Einbruch stärker salzhaltigen Wassers sind gelegentlich größere Mengen von Schneckenschalen der bei der Katastrophe umgekommenen Basommatophoren anzutreffen. An manchen Stellen der östlichen Ostsee finden sich leere Basommatophorenschalen nicht selten in dem Meeresauswurf am Strand.

Bastardierung. Begattungen zwischen Tieren verschiedener Arten, sogar verschiedener Gattungen und selbst Familien kommen bei den Basommatophoren gelegentlich in der Natur vor. So traf in England G. W. CHASTER *Lymnaea stagnalis* L. eine *Radix auricularia* L. begattend an. W. D. LANG sah in England sogar einen *Planorbarius corneus* L., der von einer *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.) begattet wurde; im Aquarium fand dann eine abermalige Kopulation derselben Tiere statt. Bei den von A. LOCARD angeführten Begattungen zwischen verschiedenen Lymnaeiden handelte es sich allerdings nur um solche von Schnecken derselben Art mit verschieden ausgebildeter Schale. Ob die Feststellung von G. BOLLINGER, daß *Radix limosa* L. (= *ovata* Drap.) „mit allem copuliert, was *Limnaea* heißt", im Freiland gemacht wurde, ist nicht angegeben; wahrscheinlich ist es, daß es sich um Beobachtungen im Aquarium handelt. Die Begattung einer *Radix auricularia* L. durch eine *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.) in der Gefangenschaft hat D. F. HEYNEMANN beobachtet, der ein einzelnes Exemplar von *Radix auricularia* L. in einen mit der andern Art besetzten Behälter brachte. Kopulationen zwischen *Radix limosa* L. und *Radix auricularia* L. sowie zwischen *Radix limosa* L. und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. im Aquarium sah G. COLLIN. Wenn man von unseren einheimischen Lymnaeiden einzelne Paare verschiedener Artzugehörigkeit in Aquarien unter günstigen Verhältnissen hält, so schreiten die Tiere meist leicht zur Begattung. So erzielte P. PELSENEER bei Lymnaeiden Begattungen von *Myxas glutinosa* Müll. mit *Radix auricularia* L., *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.), *Lymnaea stagnalis* L. und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., ferner von *Radix auricularia* L. mit *Lymnaea stagnalis* L. und *Galba* (*Galba*)

palustris Müll., dann von *Lymnaea stagnalis* L. mit *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.) und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., außerdem von *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.) und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. Verf. stellte bei derartiger Isolierung einzelner Paare Begattungen untereinander zwischen den 3 *Radix*-Arten, *Lymnaea stagnalis* L. und *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., ferner zwischen *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und Zwergformen von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. fest. Begattungen zwischen Vertretern von *Lymnaeidae* und *Planorbidae* hat Verf. nicht beobachten können, obwohl einige Exemplare von *Radix neglecta* C. Bttg. mit ausgestrecktem Penis auf Posthornschnecken der Art *Planorbarius corneus* L. umherkrochen und Begattungsversuche ausführten.

Trotz der zweifellos vorkommenden Begattungen artverschiedener Basommatophoren sind Bastarde bei diesen Schnecken unbekannt; sie dürften auch tatsächlich fehlen. Allerdings hat sowohl P. PELSENEER als auch Verf. bei Versuchen einer Kreuzung der bereits genannten Lymnaeiden untereinander Nachkommenschaft der Schnecken erzielt. Doch wuchsen sich die Jungen stets zu Tieren der mütterlichen Art aus. Sie sind wohl durch Selbstbefruchtung der mütterlichen Schnecke entstanden. In mehreren von Verf. überprüften Fällen solcher Eier von isolierten Lymnaeiden wurden die normalen beiden Richtungskörperchen ausgestoßen, von denen sich jedoch manchmal der erste ablöst; diese Vorgänge lassen sich am lebenden Objekt in den ersten Stunden nach der Laichablage beobachten. P. PELSENEER will jedoch in einigen nachgeprüften Fällen gefunden haben, daß nur ein Richtungskörperchen ausgestoßen wurde, was auf eine durch das artfremde Sperma induzierte Parthenogenese schließen ließe. Eine solche müßte dann neben der Entstehung einer Nachkommenschaft durch Selbstbefruchtung der Mutter angenommen werden, falls nicht P. PELSENEERs Beobachtung auf einem Irrtum beruht. Stets aber erwiesen sich die Jungen solcher Lymnaeiden, die von Vertretern anderer Arten begattet worden waren, als unzweideutige Angehörige der mütterlichen Art, nie als Bastarde.

Allerdings sah G. W. CHASTER die nach einer Begattung durch ein Exemplar von *Lymnaea stagnalis* L. von einer *Radix auricularia* L. erzielte Nachzucht für Bastarde an; er bildete Eltern und Junge ab und verglich die „Bastarde" mit *Radix limosa* L. (= *pereger* Müll.). Meines Erachtens ist dieser Unterschied in der Gestalt der Schale zwischen Mutter und Nachkommen nicht genotypisch, sondern phänotypisch bedingt, hervorgerufen durch Aufzucht der Jungen unter ungünstigen Verhältnissen, während die Mutter, nach der Abbildung zu schließen, unter günstigen Bedingungen im Freiland herangewachsen ist. Vollständige Gleichheit in der Gestalt der Schale erreicht man nach meinen Untersuchungen nur dann, wenn die Elterntiere unter gleichen Bedingungen im Aquarium herangewachsen sind (vgl. S. IX. b 452). Ich glaube deshalb nicht fehlzugehen, wenn ich G. W. CHASTERs „Bastarde" als eine im Aquarium herangewachsene Kümmerform von *Radix auricularia* L. ansehe, wie sie ja gelegentlich auch im Freiland auftritt, in vorliegendem Fall wahrscheinlich erzeugt durch Selbstbefruchtung der Mutter.

Verschleppung. Ausländische Arten von Basommatophoren sind in die Küstenzonen des Gebietes um Nord- und Ostsee nicht eingeschleppt worden. Auch das verhältnismäßig späte Auffinden von *Phytia myosotis* Drap. im Gebiet der westlichen Ostsee ist sicher nicht auf eine Verschleppung zurückzuführen, wie vermutet wurde; eher lassen sich die Fundorte als gewisse Reliktposten deuten aus einer Zeit, in der die Daseinsbedingungen für die strandbewohnenden Basommatophoren günstiger als in der Gegenwart waren und auch *Ovatella bidentata* Mont. sich bis an die dänische Küste erstreckte (vgl. S. IX. b 279).

Von Strandschnecken ist *Phytia myosotis* Drap. aus ihrer europäischen Heimat gelegentlich an die nordamerikanische O-Küste verschleppt worden. Das ist wahrscheinlich so zustande gekommen, daß Schnecken der Art auf versandbereite Güter, die in der Strandzone lagerten, hinaufgekrochen sind oder auch mit Ballast über den Ozean verfrachtet wurden. Zu einer Ausbreitung im Neuland ist es aber nicht gekommen. Ob auch *Ovatella bidentata* Mont. von Europa an die nordamerikanische O-Küste gelangt ist, erscheint unsicher; wenn das jemals der Fall war, so hat sich auch diese Schnecke dort nicht lange gehalten.

Wasserbewohnende Basommatophoren, die in dem zu behandelnden Gebiet vorkommen, sind nicht in Küstenabschnitten fremder Meere aufgetreten. Als ausgesprochene Süßwasserschnecken sind jedoch einige Arten in überseeische Länder verschleppt worden und haben sich dort halten können. So ist *Lymnaea stagnalis* L. in Neu-Seeland und in Tasmanien heimisch geworden; man hat die tasmanische Schnecke sogar zuerst als neue Art, *Limnaea Tasmanica* T. Woods, beschrieben. Auch *Radix limosa* L. ist in Tasmanien aufgetreten und als *Limnaea Hobartensis* T. Woods neu benannt worden. In Nordamerika wurde *Radix auricularia* L. mehrfach an binnenländischen Fundorten angetroffen. Auffallend ist, daß in Nordamerika stets *Radix auricularia* L. als eingeschleppte *Radix*-Art aufgetreten ist und nie *Radix limosa* L. oder *Radix neglecta* C. Btg., welche beiden Arten in bezug auf ihre Wohngewässer doch noch anspruchsloser sind.

Haltung in Gefangenschaft. Über die Haltung der strandbewohnenden Arten der Basommatophoren im Laboratorium und ihre Zucht liegen keine Beobachtungen vor. Es ist jedoch anzunehmen, daß sie ohne große Schwierigkeiten in geeigneten Behältern möglich ist.

Die in Betracht kommenden wasserbewohnenden Arten lassen sich in Glasbehältern sowohl mit schwach salzigem als auch mit Süßwasser leicht halten, wobei sie sich auch reichlich vermehren. Mehrere Arten, wie vor allem die große Posthornschnecke *Planorbarius corneus* L., sind verbreitete Aquarientiere; sie pflanzen sich als solche regelmäßig fort, wenn nicht die Jungtiere von den meist gleichzeitig gehaltenen Fischen aufgefressen werden. Die Aquarienliebhaber halten die Schnecken in ihren Aquarien zum Abweiden der Algen und zur Beseitigung von Abfällen.

Bei der Zucht von wasserbewohnenden Basommatophoren zu wissenschaftlichen Zwecken ist zu beachten, daß die dem Freiland entnommenen Elterntiere meist unter anderen Umwelteinflüssen herangewachsen sind als die Nachkommen im Zuchtbecken. Deshalb werden die in der Gefangenschaft herangezogenen Schnecken in der Schalengestalt mitunter nicht unwesentlich von den im Freien herangewachsenen Stammeltern abweichen; das ist vor allem bei den in der Ausbildung der Schale so stark von mechanischen Umweltsfaktoren beeinflußbaren *Lymnaeidae* oft recht auffällig. Ferner ist bei der Zucht von Wasserschnecken in kleinen Behältern nicht selten zu bemerken, daß die Tiere dort kleiner bleiben als in großen Becken und vor allem an Größe hinter den dem Freiland entstammenden Schnecken zurückbleiben. Dieses bei den verschiedensten Wassertieren vorkommende und oft fälschlich als Anpassung an den zu kleinen Raum gedeutete Zurückbleiben im Wachstum in kleinen Behältern beruht in Wirklichkeit meist auf Vergiftungserscheinungen durch die eigenen Ausscheidungsprodukte, denn entsprechend der Wassermenge leben die Tiere bald in einer Lösung ihrer eigenen Ausscheidungen. Sorgt man jedoch für einen allmählichen Zufluß von frischem Wasser und entsprechenden Abfluß, so erreichen die Schnecken auch in kleinstem Raum bei reichlicher Ernährung die natürliche Größe. Eine fortlaufende Reinigung des Wassers von den organischen Abbauprodukten durch ein Filter aus einer keine den Tieren schädliche Chemikalien enthaltenden Aktivkohle bringt dieselbe Wirkung.

Sind zahlreiche Schnecken bei irgendwelchem Versuch in Einzelhaft zu halten, so empfiehlt sich oft die Verwendung kleiner würfelförmiger Gitterkäfige aus nicht rostendem Draht und mindestens einer Glaswand zum Beobachten, die man zu mehreren in größere Wasserbecken einhängen kann. Um ein Entweichen der Insassen oder ein Eindringen anderer Tiere auf alle Fälle zu verhindern, schließt man zweckmäßig auch den bei den Basommatophoren normal über den Wasserspiegel herausragenden Teil des Käfigs durch ein Drahtgitter ab. Man kann dann dieselben Käfige auch bei Versuchen verwenden, bei denen die Tiere von der Wasseroberfläche ferngehalten werden sollen.

Ein Versand lebender landbewohnender Basommatophoren erfolgt am besten in Moos oder weichen Teilen anderer Pflanzen als Packmaterial; letzteres soll nicht übermäßig feucht sein, denn im allgemeinen vertragen die Tiere einen gewissen Grad von Trockenheit besser als zu große Nässe, die die Pflanzen in Fäulnis übergehen läßt.

Auch die wasserbewohnenden Basommatophoren werden lebend am einfachsten außerhalb des Wassers in einer Verpackung von Moos, Pflanzen oder ähnlichem Material verschickt; erfahrungsgemäß ertragen auch die Wasserschnecken einen solchen Transport selbst mehrere Wochen lang meist in gutem Zustand. Der umständlichere Versand in einer Fischkanne ist bei geringem Besatz mit Tieren wohl möglich; eine kleine Wassermenge aber verdirbt zu rasch und läßt die Schnecken absterben. Als Versandbehälter bei trockener Verpackung wählt man am besten Holzkistchen oder feste Pappschachteln. Blechbüchsen sind vor allem bei Wasserschnecken außerhalb des Wassers nicht zu empfehlen, da besonders in der warmen Jahreszeit die Tiere in diesen schnell einzugehen pflegen. Die Trennung von Schneckenmaterial verschiedener Fundorte kann durch Einbinden in Leinenbeutel erfolgen.

Beziehungen zu anderen Lebewesen Biozönosen. Der im allgemeinen kaum vorhandene Wettbewerb mit anderen Tieren und ihre Fruchtbarkeit, die etwa durch Feinde hervorgerufene Lücken meist bald schließen läßt, gestatten den einzelnen Arten der Basommatophoren ein Vorkommen an allen Biotopen, die in physikalischer und chemischer Hinsicht ihren Bedürfnissen entsprechen. Doch ist die ökologische Valenz der einzelnen Arten recht verschieden. Die strandbewohnenden Basommatophorenarten sind streng an den Küstensaum an der oberen Grenze der Gezeitenzone oder an den Rand von Salz- und Brackwassertümpeln gebunden; sie sind nur mit solchen Tieren vergesellschaftet, die hier leben können. Bei den ursprünglich aus dem Süßwasser stammenden Basommatophoren wird das Eindringen ins Meer ausschlaggebend vom Salzgehalt des Wassers (vgl. S. IX. b 272—276, 430) und von mechanischen Kräften der Wasserbewegung (vgl. S. IX. b 435—440) beeinflußt, so daß solche gegen derartige Einwirkungen widerstandsfähige Arten in recht verschiedenen Biozönosen anzutreffen sind. So finden sich *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. sowohl im offenen Meer und in der Brandungszone als auch im Wasserpflanzengewirr der Küstengewässer und in kleinen Gräben und Tümpeln. Andere Arten sind nicht derart euryök. Vor allem bei den meisten Planorbiden und bei *Ancylus lacustris* L. sind die Grenzwerte in bezug auf das Ertragen von Salzgehalt und mechanischer Beanspruchung durch die Wasserbewegung weit niedriger, so daß sie in entsprechenden Biozönosen fehlen. Daher gehören zur Bodenfauna der Brandungszone schwach salziger Abschnitte der östlichen Ostsee von Basommatophoren in der Hauptsache einige Lymnaeidenarten. Wo jedoch die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung sich weniger stark auswirken können, ist die Artenzahl reicher; beispielsweise finden sich im wellenbewegten Wasser zurückgezogen unter Steinen zahlreiche junge Lymnaeiden, *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L., sowie die Planorbiden *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. und *Planorbis planorbis* L. Am arten- und individuenreichsten sind die wasserbewohnenden Basommatophoren in der Lebensgemeinschaft der Küstengewässer mit reichem Pflanzenwuchs und nicht allzu starker Wasserbewegung. Hier fehlt jedoch *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und *Galba* (*Omphiscola*) *glabra* Müll., welche beiden Arten Charaktertiere der Biozönose der kleinen Gräben und Tümpel sind; sie meiden durchaus größere Wasseransammlungen und kommen höchstens in kleinen abgeteilten Pfützen an ihrem Rand vor. In diesen kleinen Wasseransammlungen können sie gelegentlich mit kleinen Formen von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. und den *Radix*-Arten (vor allem *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg.) vergesellschaftet sein. *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. kommt noch in den allerkleinsten Wasserlöchern vor

und findet sich bei Trockenheit bisweilen auch außerhalb des Wassers in Gemeinschaft von Landschnecken (vgl. S. IX. b 441).

Beziehungen zu Pflanzen. Pflanzen sind für die Ernährung der Basommatophoren wichtig. Abgestorbene Teile höherer Pflanzen sowie Algen werden von den meisten Basommatophoren als Nahrung bevorzugt. Es ist leicht zu beobachten, daß sich die wasserbewohnenden Arten oft an Orten üppigen Algenbewuchses ansammeln und die Algenrasen abweiden. Auch die lebenden Blätter der höheren Wasserpflanzen werden gelegentlich von verschiedenen Basommatophoren gefressen. Das trifft vor allem für manche Lymnaeiden zu, in den Gebieten von Nord- und Ostsee hauptsächlich für *Lymnaea stagnalis* L. (vgl. S. IX. b 292).

Ferner kommt es dadurch zu Beziehungen zwischen Pflanzen und Wasserschnecken, daß sich Pflanzen als Bewuchs auf Schneckenschalen ansiedeln. Vor allem finden sich auf den Schalen lebender Wasserschnecken verschiedene Arten von Algen, welcher Bewuchs gelegentlich erhebliche Dimensionen annehmen kann. Die Ansiedlung dieser Algen auf den Schneckenschalen mag für die Pflanzen in verschiedener Richtung vorteilhaft sein. Zunächst werden auf den Schneckenschalen alle diejenigen Algen gut gedeihen, die auf Kalkstein wachsen. Wenn solcher fehlt, wird mitunter durch die Anwesenheit von Weichtierschalen den Algen überhaupt erst eine Existenzmöglichkeit geschaffen. So werden manche derartige Algen in der Hauptsache zu Bewohnern von Molluskenschalen. Ansatzstellen für die Algen sind dann meist Abschnitte der Schale, an denen das Periostrakum verloren ging. Mit ihren feinen Rhizoiden breiten sich die Pflanzen in den Kalkschalen aus, und manche Arten können sie vollständig durchdringen. Auch unter das Periostrakum schieben sich manche Algen vor; beispielsweise erscheinen Lymnaeidenschalen infolge ihres Befalls durch Vertreter der Algengattung *Gongrosira* de Baryana oft wie gesprenkelt. Die Zerstörung des Schalenkalkes durch Ansiedlung solcher kalklösender Algen auf der Schnecke ist die für das Tier gefährlichste Art des Bewuchses mit Pflanzen. Ist die Zerstörung durch die Algen so stark, daß Löcher in der Schale entstehen, so werden sie durch Kalkablagerung des Tieres geschlossen, wie bei der Schalenregeneration nach mechanischen Verletzungen (vgl. S. IX. b 427). Gelegentlich finden sich Schneckenschalen, deren Regenerate auf erhebliche Leistungen der Schnecke schließen lassen, den Einwirkungen der Algen zu widerstehen. Ob jedoch bei starkem Befall durch kalkzerstörende Algen die Schale gelegentlich derart in Mitleidenschaft gezogen wird, daß der Tod einer Schnecke herbeigeführt wird, ist nicht bekannt geworden. Von solchen kalkschädigenden Algen sind hauptsächlich *Gongrosira-*, *Plectonema-*, *Gomontia-* und *Hyella*-Arten auf Schalen von Basommatophoren des Süßwassers festgestellt worden.

Doch auch für Algen, die nicht aus dem Kalkgehalt der Schale Vorteil ziehen, kann eine Ansiedlung auf Schnecken günstig sein. So sind die Pflanzen nicht an einen Ort gebunden, werden vielmehr durch die bewegliche Schnecke immer an Stellen mit günstigen Wuchsverhältnissen gelangen können. Ferner mag manchmal die Kohlen-

säureabgabe der Schnecke der Assimilationstätigkeit der Algen förderlich sein. Das scheint bei einem von H. ILTIS besprochenen Fall zuzutreffen. Er beobachtete in einem Tümpel auf *Planorbis planorbis* L. einen Bewuchs mit der zu den Rhodophyceen gehörigen Alge *Batrachospermum vagum* Ag. Im Frühjahr, wenn die Tümpel reichlich Wasser enthielten, fand H. ILTIS die genannte Alge außer an den Planorben auch an anderen Gegenständen, wie Schilfstengeln und dergleichen. Als jedoch im Sommer mit sinkendem Wasserstand die Tümpel zunehmend verunreinigt wurden, starben mit Ausnahme der auf den Planorbenschalen wachsenden Rasen von *Batrachospermum* die übrigen Kolonien dieser Alge in den betreffenden Gewässern ab. Nach Ausscheidung einer Kalkhülle überwinterten die auf den Schnecken angesiedelten Algen später auch. Durch entsprechende Laboratoriumsversuche stellte H. ILTIS fest, daß in Behälter eingebrachte *Batrachospermum*-Rasen, die auf Stücken von *Planorbis*-Schalen festsaßen, ebenso wie abgelöste Algenbüschel bald zugrunde gingen, während Kontrollpflanzen auf lebenden Exemplaren von *Planorbis planorbis* L. am Leben blieben. H. ILTIS schloß daraus, daß durch die Kohlensäureabgabe der Schnecke die Assimilation der Alge aufrecht erhalten wurde. Doch sind sicher nicht in allen Gewässern die Daseinsbedingungen für *Batrachospermum vagum* Ag. so ungünstig, daß es zeitweise auf das Vorhandensein der Schnecke angewiesen ist. Bei den Feststellungen von H. ILTIS ist auch bemerkenswert, daß er *Batrachospermum vagum* Ag. allein auf *Planorbis planorbis* L., nicht aber auf den vorhandenen übrigen Wasserschnecken fand. Was die Epiphyten zur Ansiedlung auf einer bestimmten Schneckenart veranlaßt hat, ist nicht hinreichend geklärt, obwohl auch sonst über derartige Fälle des Wuchses verschiedener Algen auf bestimmten Schneckenarten berichtet ist. Vielleicht haben die Möglichkeiten für das Festsetzen des Keimlings auf der Schale dabei eine gewisse Bedeutung.

Als vorteilhaft für die Algen beim Wachstum auf der Schale von Wasserschnecken ist ferner vermerkt worden, daß die Schneckenexkremente zu ihrer Düngung beitragen. Gestützt wird diese Annahme dadurch, daß gelegentlich ein besonders üppiges Gedeihen des Algenbewuchses auf der Schneckenschale in der Nähe des am Pneumostom gelegenen Afters des Tieres beobachtet worden ist.

Weit mehr umstritten als die verschiedenen Vorteile der Algen durch Ansiedlung auf Schneckenschalen ist die Beeinflussung des Tieres durch den Bewuchs auf seiner Schale. Sogar von einer Symbiose zwischen Schnecke und Alge hat man verschiedentlich gesprochen; doch dürfte das sicher irrtümlich sein. Daß die Schnecken sich mitunter gegenseitig die Algenrasen ihrer Schalen abweiden, ist sicher richtig; vor allem in Aquarien ist das leicht zu beobachten. P. KAMMERER ist nun der Meinung, daß durch das Abweiden des Algenbewuchses der Schalen die Schnecken in engere Berührung miteinander gelangen und dadurch der Sexualtrieb rege würde, weshalb in Zusammenhang mit den Vorteilen der Algen durch ihren Ansatz auf den Schneckenschalen von einer Symbiose zu sprechen sei. P. KAMMERER hatte durch Versuche den Fall überprüft, worüber R. ZAUNICK nähere

Angaben macht. 20 erwachsene, hauptsächlich mit *Cladophora*-Arten bewachsene Exemplare von *Lymnaea stagnalis* L. wurden in einem Behälter innerhalb von 5 Wochen an 9 verschiedenen Tagen beobachtet Hierbei betrug die Zahl der Kopulationen 25; die Algenrasen waren teilweise abgefressen. Die Beobachtung einer gleichen Anzahl von Kontrolltieren ohne Algenbewuchs ergab an denselben 9 Tagen nur 9 Kopulationen. Nach Untersuchungen des Verf. mit verschiedenen Lymnaeiden-Arten und *Planorbarius corneus* L. dürfte P. KAMMERERs Ergebnis sich nur bedingt auf Verhältnisse im Freiland übertragen lassen. Nur wenn die Tiere in Behälter eingesetzt waren, die allein Wasser, also keine weitere Nahrung enthielten, wurde bei den meisten der angesetzten Versuche zwischen algenbewachsenen Schnecken eine größere Anzahl von Kopulationen beobachtet als bei den entsprechenden Kontrolltieren ohne Algenbewuchs. Wurden die Versuche aber in gut bewachsenen Aquarien oder in Behältern mit Futter durchgeführt, so war eine größere Anzahl von Kopulationen bei Schnecken mit Algenbewuchs nicht festzustellen. Verhältnisse wie bei der zweiten Versuchsreihe dürften aber meist im Freiland obwalten und es selten vorkommen, daß allein der Nahrungsmangel die Schnecken zueinander treibt, um die Algenrasen der Schale abzuweiden. Eine Symbiose liegt hier wohl nicht vor.

Auch bei dem durch H. ILTIS beschriebenen Fall des Bewuchses von *Planorbis planorbis* L. mit *Batrachospermum vagum* Ag. hat man eine Symbiose vermutet. Daß für die Alge in dem betreffenden Tümpel der Ansatz auf den Schneckenschalen günstig war, wurde bereits besprochen (S. IX. b 455). H. ILTIS nimmt auf Grund von Laboratoriumsversuchen aber auch einen Vorteil für die Schnecken durch den Algenbewuchs an. Je 3 Planorben, die einen mit, die andern ohne Algenbewuchs, wurden in kleinen, verkorkten Behältern mit ausgekochtem Wasser gehalten; die algenlosen Schnecken waren nach 10 Tagen tot, die algenbesetzten noch am Leben, wenn auch geschwächt. In halb mit kohlensäurehaltigem Wasser, halb mit Leitungswasser gefüllten und verschlossenen Gläsern waren 5 algenlose Schnecken nach einem Tage sämtlich tot, die algenbesetzten aber noch am Leben. H. ILTIS schließt daraus, daß der von den Algen beim Assimilationsprozeß erzeugte Sauerstoff genügt, um den Erstickungstod der Schnecke wenigstens einige Zeit hinauszuschieben oder gelegentlich ganz zu verhüten. H. ILTIS hat jedoch nicht berücksichtigt, daß die meisten Basommatophoren im Freiland atmosphärische Luft atmen können und dadurch nicht allein auf den Sauerstoffgehalt des Wassers angewiesen sind. Auch *Planorbis planorbis* L. hat in dem Gewässer, an dem H. ILTIS seine Beobachtungen machte, zweifellos atmosphärische Luft geatmet, so daß die aus den Versuchen abgeleiteten Schlüsse kaum bei den Verhältnissen im Freiland ins Gewicht fallen. Wenn auch vielleicht durch den von den Algen abgeschiedenen Sauerstoff die Planorben des Tümpels in etwas größeren Zwischenräumen die Luftfüllung ihrer Mantelhöhle zu erneuern brauchten, so kann der vorliegende Fall doch wohl nicht als Symbiose bezeichnet werden.

Eher könnte bei einem Algenbewuchs auf der Schneckenschale der Umstand für das Tier von Vorteil sein, daß durch den Assimilisations-

prozeß der Algen *Saprolegnia*-Arten und andere Wasserschimmelpilze ferngehalten werden.

Eine weiterhin als günstig angesehene Tarnung der Schnecken durch den Algenbewuchs dürfte in den meisten Fällen nicht allzu hoch zu veranschlagen sein. Auf alle Fälle ist sie in ihrer Wirkung mit entsprechenden Vorkommnissen bei marinen Prosobranchiern und Krebsen nicht zu vergleichen.

Bei dem Algenbewuchs der Schale hat man einen Vorteil für die Schnecke auch darin gesehen, daß der Bewuchs bei Wellengang oder in stärkerer Strömung als Polsterung wirkt. Das wird sich aber in der Praxis wohl nur gelegentlich auswirken. Viel bedeutsamer wird in der Strömung und in wellenbewegtem Wasser der Umstand ins Gewicht fallen, daß der Algenbewuchs den mechanischen Kräften des Wassers vermehrte Angriffsflächen zum Schaden des Tieres bietet. So kann der Algenbewuchs für die Schnecke sogar recht gefährlich werden. Auch in seenartigen Gewässern und Buchten, die normal keine starke Wasserbewegung haben, kann das gelegentlich der Fall sein. Dort wachsen nämlich die Algen auf den Schneckenschalen oft zu erheblichen Ausmaßen heran; auf größeren Schnecken, wie etwa *Lymnaea stagnalis* L. oder *Planorbarius corneus* L., hat man einen Bewuchs von *Cladophora*-Arten bis zu 30 *cm* Länge festgestellt. Bei plötzlich aufkommendem Sturm und starkem Wellenschlag sind die Schnecken infolge ihrer großen Angriffsfläche dann den mechanischen Anforderungen nicht mehr gewachsen, werden losgerissen und dann manchmal in Mengen ans Ufer geworfen, wo sie umkommen. H. BROCKMEIER hat wiederholt Lymnaeiden und Planorbiden mit starkem Algenbewuchs angetroffen, die durch die Wasserbewegung ans Land geworfen waren. Bei dem Auffinden einzelner leerer Schalen mit Algenansatz muß man allerdings mit Schlüssen vorsichtig sein, da gelegentlich erst nach dem Absterben des Tieres die Schale mit dem Bewuchs ans Land getrieben sein kann.

Wenn auch der Algenbewuchs auf der Schneckenschale nicht immer so verderbliche Folgen für das Tier zu haben braucht, kann er doch bei größeren Ausmaßen auch in ruhigem Wasser für die Schnecke recht lästig werden, da er das Tier in seiner Bewegungsfreiheit beeinträchtigt. Das wird vor allem bei denjenigen Arten besonders hinderlich sein, die meist im Gewirr der Wasserpflanzen umherkriechen.

H. BROCKMEIER hat auch noch auf eine andere Gefahr hingewiesen, die für derartige Schnecken durch den Algenansatz auf ihrer Schale beim Austrocknen kleiner Gewässer entsteht, vor allem in Tümpeln, Lachen und Wiesengräben. Er fand in ausgetrockneten Tümpeln noch lebende Exemplare von *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll., die sich vergeblich bemühten, von ihren Algenfesseln freizukommen. Während ein Teil der Tiere ruhig auf dem Boden saß, machten andere Schnecken heftige Kreiselbewegungen, so daß die Algenfäden deutlich gedreht waren.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß für die Schnecken der Algenbewuchs auf der Schale in vielen Fällen wohl ohne besondere Bedeutung ist, jedoch manchmal auch sehr lästig sein kann, was sicher häufiger der Fall ist, als daß die Schnecken aus ihm irgendeinen Vorteil ziehen. Von einer Symbiose kann deshalb nicht gesprochen werden.

Über das Vorkommen von pflanzlichen Mikroorganismen als Symbionten ist bei den im Gebiet von Nord- und Ostsee vertretenen Basommatophoren nichts bekannt geworden. Für die Basommatophoren liegt bisher überhaupt nur eine einzige derartige Beobachtung vor. P. PELSENEER hat im Blut von *Gadinia garnoti* Payr. kleine gelbe Zellen gefunden, die er als Zooxanthellen anspricht. Weitere Untersuchungen hierüber erscheinen notwendig. Zwar sind symbiontische Algen auch in anderen euthyneuren Gastropoden, und zwar in marinen Nacktschnecken der Ordnung *Nudibranchia*, bereits mehrfach angetroffen worden; doch liegen hier wohl in den besser bekannten Fällen meist andere Verhältnisse vor, besonders bei den *Aeolidiidae* und verwandten Familien, wo die Zooxanthellen nach vorliegenden Angaben mit denen bestimmter Coelenteraten übereinstimmen und wohl ebenso wie die Nesselkapseln mit den Beutetieren aufgenommen sein dürften.

Beziehungen zu anderen Tieren. Die Basommatophoren werden anderen Tieren im allgemeinen nicht gefährlich. Wenn gelegentlich von Angriffen einzelner Wasserschnecken auf Fische oder andere Schnecken in Aquarien berichtet worden ist, so handelt es sich wohl stets um Tiere, die unter unnatürlichen Verhältnissen gehalten wurden. Es erscheint gewagt, solche Vorkommnisse zu verallgemeinern und auch im Freiland anzunehmen, wenn auch gelegentlich eine für die Schnecke leicht erreichbare Beute, etwa ein schon geschwächtes und absterbendes Tier, sicher als Nahrung nicht verschmäht werden wird (vgl. S. IX. b 293). Auch spielen die omnivoren Basommatophoren als Nahrungskonkurrenten anderer Tiere wohl keine wesentliche Rolle.

Über eine eigenartige Schädigung von Fischen durch Lymnaeiden hat H. H. WUNDSCH berichtet. Nach ihm wirkten auf Regenbogenforellen (*Trutta iridea* W. Gibb.) in Fischteichen die Ausscheidungen der betreffenden Schnecken bei genügender Anreicherung als eine Art schweren Nervengiftes, so daß die Fische unter Krampferscheinungen eingingen. Bei dem Schädling des untersuchten Falles, der als „*Limnaea peregra* (Müll.)“ bezeichnet wird, handelt es sich, nach dem Vorkommen in der Provinz Sachsen zu schließen, um *Radix neglecta* C. Bttg.; doch ist es nicht ausgeschlossen, daß auch andere *Radix*-Arten gelegentlich derartige Schädigungen in Fischteichen hervorrufen können. Bei der experimentellen Nachprüfung des Falles durch H. H. WUNDSCH wurden in Behältern von 20 Litern Wasser 2½ *kg* lebende Schnecken der genannten Art und zwei gesunde Regenbogenforellen von etwa 12 *cm* Länge eingebracht. Die Fische starben nach 4 Minuten, während im Vergleichsbehälter ohne Schnecken die Fische am Leben blieben. Wurden geschädigte Fische rechtzeitig in frisches Wasser überführt, so erholten sie sich wieder. Eine chemische Untersuchung des Wassers aus dem Gefäß, in dem die Fische zugrunde gingen, ergab keine nachweisbare Veränderung; auch der Sauerstoffgehalt des Wassers wurde bei der kurzen Zeit nicht beeinflußt. Einführung von zerquetschten Schnecken in den Magen von Regenbogenforellen führte zu keiner Schädigung der Tiere; eine solche trat aber ein, wenn Schneckensekret mit den Kiemen in Berührung kam. Prüfungen mit anderen Fischarten ergaben eine deutliche Abstufung in der Reaktionsgeschwindigkeit je nach dem Sauer-

stoffbedarf der einzelnen Arten. Frösche der Art *Rana esculenta* L. lebten in dem Extraktwasser ohne Beeinflussung; sie wurden aber durch Injektionen mit konzentriertem Schneckenextrakt in die Lymphsäcke vorübergehend gelähmt. Subkutane Injektionen mit solchem Extrakt hatten bei Meerschweinchen keinerlei Wirkung. Von niederen Tieren lebten die Krebse *Gammarus pulex* L. und *Cambarus affinis* Say ohne irgendwelche Schädigungen mit den Schnecken zusammen. Weitere Untersuchungen über solche zweifellos gelegentlich vorkommenden Erkrankungen von Fischen in Fischteichen durch das Zusammenleben mit Schnecken erscheinen wünschenswert. Die Annahme einer Giftwirkung von Stoffwechselprodukten der Schnecken auf die Fische erscheint einstweilen nicht zwingend zu sein. Vielleicht hat eine starke Schleimabsonderung der Schnecken bei Überführung in anderes Wasser die Atmung der Fische durch Festsetzen von Schleimklümpchen in den Kiemen beeinträchtigt. Die Fische vollführten doch Lüftungsbewegungen der Kiemendeckel und hatten Atemnot mit typischen Erstickungserscheinungen; auch war die Wirkung auf diejenigen Arten besonders groß, die einen hohen Sauerstoffbedarf haben. Ferner wurde die Wirkungsintensität verstärkt, wenn durch Säuren (Salzsäure) oder Basen (Natronlauge) die Schnecken zu erhöhter Schleimabsonderung gereizt wurden.

Wenn einerseits die Basommatophoren anderen Tieren meist nicht gefährlich werden, sind doch andererseits vor allem die wasserbewohnenden Arten eine sehr begehrte, leicht erreichbare und oft auch in erheblicher Menge zur Verfügung stehende Nahrung für viele Tiere. So werden die Schnecken von zahlreichen Wasservögeln gefressen. Vor allem können Enten nicht selten erhebliche Mengen von ihnen vertilgen. Säugetieren dienen sie mehr gelegentlich in der Strandzone als Nahrung; in der Nähe menschlicher Siedlungen werden die größeren Arten manchmal von Ratten verzehrt. Häufig nähren sich aber verschiedene Fische von Wasserschnecken und ihrer Brut. Molche (*Triturus*) verstehen es sehr geschickt, den Weichkörper von Basommatophoren aus der Schale zu zerren. Frösche, auch die am Wasser sich aufhaltenden Arten *Rana esculenta* L. und *Rana ridibunda* Pall., fressen, entgegen der allgemeinen Annahme, Wasserschnecken nur ausnahmsweise; selbst an Teichen mit reichem Besatz von Basommatophoren findet man in dem Mageninhalt der Frösche nur selten Wasserschnecken. Die sitzenden und gleichmäßig dahinkriechenden Wasserschnecken werden von den Fröschen meist nicht beachtet; nur wenn die Schalen ruckweise bewegt werden, schnappen die Frösche nach ihnen. Landbewohnende Stylommatophoren werden viel häufiger von den Fröschen gefressen.

Weiterhin haben die Basommatophoren auch unter den niederen Tieren zahlreiche Feinde. Manche Würmer, vor allem Egel, leben von wasserbewohnenden Basommatophoren; so greifen vor allem die *Glossosiphonia*-Arten Schnecken an und saugen sie aus. Auch verschiedene Krebse, sowie Wasserinsekten oder im Wasser lebende Insektenlarven fressen Schnecken; Wasserkäfer (*Dytiscidae*) halten sich oft an diese Nahrung. Der starke Gelbrandkäfer

(*Dytiscus marginalis* L.) zerbeißt die Schale der wasserbewohnenden Basommatophoren, wenn er ohne eine Zertrümmerung von dieser nicht an die begehrten Weichteile gelangen kann.

Mit häufig auftretenden Weichtierfressern des Meeres, wie Seesternen und Raubprosobranchiern, kommen die im Gebiet von Nord- und Ostsee vorkommenden Basommatophoren des Wassers nicht zusammen, da sie in einem so hohen Salzgehalt des Wassers, wie ihn die Räuber verlangen, nicht mehr zu leben vermögen.

Die im Wasser lebenden Basommatophoren werden im allgemeinen ihren zahlreichen Verfolgern eine leichte Beute; aber sie vermehren sich meist sehr stark und gleichen dadurch die Lücken in ihren Beständen wieder aus. Doch sind die einzelnen Arten nicht gleichmäßig jedem Feind ausgeliefert. Recht wirksam sind die *Ancylidae* durch ihre napf- oder kappenartige Schale geschützt, da bei Angriffen die Schalenmündung auf die Unterlage aufgepreßt wird, wodurch der Weichkörper vollständig von der Außenwelt abgeschlossen ist. Auch andere Basommatophoren ziehen bei Widrigkeiten die schützende Schale nach vorn über die Weichteile, ohne daß die Haftfläche des Fußes sich von der Unterlage löst, während die Schalenmündung je nach ihrer Gestalt mehr oder weniger abschließend auf die Unterlage aufgedrückt wird. Das läßt sich beispielsweise leicht beobachten, wenn Fische im Aquarium nach den Fühlern der Schnecken schnappen. Bei heftigeren Angriffen von Feinden lassen die *Lymnaeidae, Physidae* und *Planorbidae* die Unterlage los, steigen infolge der Luftfüllung ihrer Mantelhöhle nach oben oder sinken durch Ausstoßen der Luft nach unten; dadurch entkommen die Schnecken häufig ihren Verfolgern. Bei Planorbiden mit scheibenförmig aufgerollter Schale und langsam zunehmenden Umgängen ist der Weichkörper vor Feinden, die die Schale nicht zerbeißen, zertrümmern oder in sie hineingelangen können, in hohem Maße dadurch geschützt, daß das Tier sich tief in die Schale zurückzieht. Bei Basommatophoren mit rasch zunehmendem Gewinde und erweiterter Schalenmündung, wie den meisten *Lymnaeidae* und *Physidae*, ist das weit weniger der Fall; sie sind Angriffen auf ihren Weichkörper viel mehr preisgegeben.

Bei *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. hat E. DEGNER einen unter Umständen sehr wirkungsvollen Abwehrreflex festgestellt, durch den die Schnecke aus der gefährlichen Nähe von Vertretern der Egelgattung *Glossosiphonia* Johnson entfernt wird. Nähert sich ein Egel der hauptsächlich von Wasserschnecken sich ernährenden Art *Glossosiphonia complanata* L. auf der Nahrungssuche einer *Physa*, so tritt der Abwehrreflex dann ein, wenn der Egel beim Betasten der Schnecke an den über die Schale umgeschlagenen Mantelrand mit seinen Lappen gerät. Ehe der Wurm sich festgesaugt hat, schleudert die Schnecke ihre Schale dann mit heftigen Bewegungen etwa kreisförmig von rechts nach links, meistens so weit, daß der Apex fast nach vorn zeigt. Nach mehrfacher Wiederholung dieser Bewegungen kommt die Schnecke häufig frei. Ist das jedoch nicht der Fall, und kommt das Tier durch das Schleudern, bei dem es den Körper oft erstaunlich in die Länge zieht, mitunter noch mehr mit dem Angreifer in Berührung, so löst sich die Schnecke von der Unterlage und gerät durch die Heftigkeit des Schleuderns in Purzel-

bewegungen, die sie mit 3 oder 4 Schlägen außer Reichweite des Egels bringen. Ist der Luftvorrat groß genug, dann steigt die Schnecke oft zur Wasserfläche auf und ist damit dem Angreifer vollends verloren. Trifft umgekehrt der Egel sein Opfer an der Wasseroberfläche kriechend an, so vereinigt die Schnecke bei dem Angriff des Egels die Schleuderbewegungen mit einem plötzlichen Ausstoßen von Luft, worauf sie zu Boden sinkt.

Der Abwehrreflex tritt auch ein, wenn die *Physa* beim Umherkriechen mit dem Mantellappen mit einer *Glossosiphonia* in Berührung kommt. Kommt die Schnecke jedoch zunächst nur mit den Fühlerspitzen an den Egel, so gewahrt sie den Feind nicht, auch wenn die Fühler tastend über den Wurm hinweggleiten. Das ändert sich, sobald die Schnecke sich dem Egel so weit genähert hat, daß sie ihn mit den Mundlappen berührt. Die Schnecke hält dann plötzlich in der Kriechbewegung inne, zieht die schützende Schale nach vorn über den Kopf und biegt darauf nach der Seite ab, um sich von dem Feind zu entfernen. Aber erst bei der Berührung der Mantellappen mit der *Glossosiphonia* tritt das Schleudern ein.

Wie empfindlich die Physen auf derartige Reize reagieren, geht aus E. DEGNERs Versuchen hervor, wobei zur Auslösung des Reflexes die geringste Berührung der Mantellappen der Schnecke mit einem Holzstäbchen genügte, das vorher durch Hinwegstreichen über einen Egel mit geringen Spuren von dessen Schleim behaftet war.

Bei dieser Schleuderbewegung von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L. handelt es sich um einen sehr spezialisierten Abwehrreflex, der in der Natur fast allein durch die Egelgattung *Glossosiphonia* Johnson ausgelöst zu werden scheint. Nach E. DEGNER gelang der Versuch außer mit *Glossosiphonia complanata* L. auch mit *Glossosiphonia heteroclita* L. und *Glossosiphonia papillosa* Braun. W. L. WREDE, die die beschriebene Abwehraktion von *Physa* weiter untersuchte (vgl. S. IX. b 370), konnte feststellen, daß sie auch durch *Hirudo medicinalis* L. hervorgerufen wird. Bei Berührung mit Vertretern der Egelgattung *Herpobdella* Blainv. wurde der Abwehrreflex jedoch nicht ausgelöst; hier fehlen auch die biologischen Voraussetzungen, da die *Herpobdella*-Arten nicht zu den Schneckenfressern gehören. Auch durch die verschiedensten sonstigen Reize und Belästigungen der Schnecken konnte E. DEGNER eine Auslösung des Reflexes nicht erreichen. Ausnahmsweise wurde er jedoch beobachtet, wenn eine *Physa* sich durch eine über sie hinwegkriechende andere Schnecke belästigt fühlte; dann aber erfolgte der Reflex weitaus gemäßigter und nicht so krampfhaft wie bei der Berührung mit einer *Glossosiphonia*.

Außer von eigentlichen Feinden, die den Schnecken nachstellen, werden die Basommatophoren ferner von einer Anzahl von Parasiten heimgesucht, sowohl Ektoparasiten als auch Entoparasiten. Solche von wasserbewohnenden Basommatophorengruppen sind in großer Zahl bekannt geworden, während Nachrichten über Parasiten der in Betracht kommenden landbewohnenden Arten nicht vorliegen; aber auch bei diesen werden Schmarotzer nicht fehlen.

Von Protozoen, die auf wasserbewohnenden Basommatophoren leben, ist vor allem die Ciliatengattung *Scyphidia* Dujardin zu nennen. Die weitverbreitete Art *Scyphidia physarum* Lachmann lebt nicht allein auf *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L., sondern findet sich gelegentlich auch auf Lymnaeiden und Planorbiden, ist aus der Ostsee selbst für den Prosobranchier *Theodoxus* (*Theodoxus*) *fluviatilis* L. angegeben worden.

Ein nicht selten auf verschiedenen wasserbewohnenden Basommatophoren, doch auch auf Süßwasserprosobranchiern lebender Wurm ist der Oligochaet *Chaetogaster limnaei* C. Baer. Er findet sich häufig unter dem Mantelrand der Schnecken, ohne jedoch an diese Stelle gebunden zu sein; man trifft ihn sogar manchmal allein im Gewirr der Wasserpflanzen. Er folgt den Wirtstieren auch in die schwach salzigen Teile der Ostsee. *Chaetogaster limnaei* C. Baer ist nur ein Raumparasit und greift die Schnecken selbst wohl nicht an; er ernährt sich von verschiedenen kleinen tierischen und gelegentlich auch pflanzlichen Organismen, die in seine Nähe gelangen; auf Schnecken, die mit Zerkarien infiziert sind, bilden diese einen wichtigen Nahrungsbestandteil des Oligochaeten.

Unter den Entoparasiten der Basommatophoren sind vor allem die zahlreichen Trematodenlarven zu nennen, die sich häufig in diesen Schnecken finden. Allerdings kennt man von vielen Arten nur die Zerkarien, nicht den geschlechtsreifen Wurm, oder die Zugehörigkeit der Larven zu bekannten Trematodenarten ist noch nicht endgültig erwiesen. Viele Trematodenlarven aus den hier behandelten Basommatophorenarten sind schon beschrieben worden; die ausgewachsenen Würmer dürften meist Parasiten von Fischen oder Wasservögeln sein. Von gut bekannten Trematodenarten finden sich beispielsweise die Larvenstadien der als adulter Wurm in Entenvögeln parasitierenden *Bilharziella polonica* Kow. in den Küstenländern der Ostsee nicht selten in dem als Zwischenwirt dienenen *Planorbarius corneus* L.

Wegen der Bedeutung als verheerende Seuche bei unseren Haustieren, vor allem unseres Wiederkäuerbestandes (Rind, Schaf, Ziege), ist der Befall durch den Leberegel *Fasciola hepatica* L. zu nennen. Diesem heute fast kosmopolitisch verbreiteten Wurm dient in Europa im allgemeinen die an kleine Gewässer gebundene *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. als Zwischenwirt. Gerade in Tümpeln, Pfützen und Viehtränken auf Weiden gedeiht die Schnecke sehr gut und vermehrt sich oft stark, so daß die Grundlagen für eine Übertragung der Seuche gegeben sind. Doch ist *Fasciola hepatica* L. nicht an *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. als Zwischenwirt gebunden. Wie in außereuropäischen Ländern andere Lymnaeiden, allerdings meist *Galba*-Arten, der Leberegelseuche als Überträger dienen, so dürften auch bei uns die anderen in den kleinen Wasseransammlungen auf Viehweiden gelegentlich vorkommenden Lymnaeiden als Zwischenwirte in Frage kommen. Es finden sich dort Kümmerformen von *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll., *Galba* (*Omphiscola*) *glabra* Müll., *Radix limosa* L. und *Radix neglecta* C. Bttg. Invasionsfähige Zerkarien lassen sich vor allem auch in *Galba* (*Galba*) *palustris* Müll. heranziehen, wie Verf. in Laboratoriumsversuchen feststellte. Auch wurden Leberegelinfektionen in Gebieten nachgewiesen, in

denen *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. nicht aufgefunden werden konnte. Daß trotzdem *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. in der Praxis hauptsächlich als Zwischenwirt des Leberegels in Betracht kommt und somit ihren Namen „Leberegelschnecke" zu Recht führt, ist biologisch bedingt; sie ist diejenige Art, die an dem betreffenden Biotop, auf Viehweiden, besonders gut gedeiht und dort nicht selten als alleiniger Vertreter ihrer Familie anzutreffen ist.

Das Vorkommen einiger Trematodenlarven in den Schnecken scheint die Wirte nicht sonderlich zu behindern. Mitunter zwingt aber der Parasitenbefall den Wirt zur Gegenwehr, die sich darin ausdrückt, daß die Schnecke den Verlust an Körpersubstanz durch übermäßige Nahrungsaufnahme und Nahrungsverarbeitung auszugleichen sucht. Bei starker Häufung der Parasiten macht die Schnecke jedoch durchaus den Eindruck eines kranken Tieres; derartige Exemplare zeichnen sich durch auffallende Trägheit aus und scheinen in ihren Bewegungen oft behindert zu sein; auch ist ihre Färbung manchmal blaß und die Schale abnorm ausgebildet. Eine Kastration des Wirtes kann durch Trematodenbefall auftreten.

Von Insekten parasitieren die Larvenstadien einiger Arten der Dipterenfamilie *Sciomyzidae* in Basommatophoren. So hat beispielsweise W. LUNDBECK in Dänemark die Larven von *Calobaea bifasciella* Fall. nur in *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. und die von *Ctenulus pectoralis* Zett. allein in *Anisus* (*Disculifer*) *vortex* L. gefunden, während die Larven von *Ctenulus punctatus* Lundb. sowohl in *Planorbis planorbis* L., *Gyraulus* (*Gyraulus*) *albus* Müll. und *Planorbarius corneus* L. als auch in einer *Radix*-Art auftraten.

Auch die Eier der Basommatophoren sind nicht frei von Parasiten. So fand A. GIARD in Nordfrankreich am Laich von Basommatophoren des Süßwassers ein dort schmarotzendes Rädertier, das er als *Proales ovicola* Giard bezeichnete. Im Laich verschiedener Lymnaeiden, vor allem von *Radix*-Arten und von *Physa* (*Physa*) *fontinalis* L., beobachtete A. D. NEKRASSOW in Rußland das westwärts bis nach Irland vorkommende parasitäre Rädertier *Proales gigantea* Glascott. Dieses kriecht im Schleim des Schneckenlaiches umher und gelangt durch die äußere bis zur dichten inneren Eimembran, die es mit seinem Kauapparat (Mastax) in mehrstündiger Arbeit durchbohrt, nachdem es die Form einer Halbkugel angenommen und mit der flachen Seite sich an das Schneckenei angelegt hat. Nach dem Eindringen in das Ei kriecht das Rädertier in das Eiweiß hinein und rotiert dort lange zusammen mit dem Schneckenembryo. Wenn dieser von dem Eindringling getötet ist, legt letzterer seine kleinen Eier innerhalb der Eimembran des Schneckeneies ab. Die ausgeschlüpfte junge Generation des Rädertieres nährt sich von den Resten des toten Embryos, um dann weitere Eier zu besiedeln, deren Embryonen dabei ebenfalls vernichtet werden.

Es verdient vielleicht Erwähnung, daß nach Angaben von A. D. NEKRASSOW artlich nicht bestimmte Wasserkäfer aus der Familie der *Haliplidae*, deren Eier er gewöhnlich im Innern der Gallertkugeln der

Alge *Gloiotrichia* fand, manchmal auch ihre Eier in den Laich von Lymnaeiden und Physiden ablegen sollen, so daß sich unter einer gemeinsamen Laichhülle gleichzeitig die Schnecken und Käferlarven entwickeln. Dabei soll die Zahl der in einer Kapsel abgelegten Käfereier bedeutend sein und bis zu 50 Stück betragen. Eine Bestätigung wäre wünschenswert, ob hier tatsächlich ein Fall von Raumparasitismus vorliegt oder ob vielleicht die Schnecke ihren Laich an einer Stelle abgesetzt hat, an der schon vorher ein Käfer seine Eier abgelegt hatte, die dann zufällig unter den Schneckenlaich gerieten. Die sich von Algen nährenden *Haliplidae* pflegen nämlich im allgemeinen ihre Eier zwischen Algenbüscheln abzulegen.

Wirtschaftliche Bedeutung

N u t z e n. Da die wasserbewohnenden Basommatophoren und ihre Brut von Fischen gern gefressen werden, sind sie dort, wo sie in größeren Mengen vorkommen, also vor allem in den Küstengewässern, als Nahrung für die Fische wichtig. Bei der Art der Ernährung dieser Schnecken geht ein großer Teil des Pflanzenwuchses der Gewässer durch ihren Verdauungskanal und wird dabei in Fleischnahrung für andere Tiere umgesetzt. Weiterhin werden die Weichkörper der größeren Lymnaeiden, vor allem der Art *Lymnaea stagnalis* L., gelegentlich als Köder verwendet.

Die kleinen Arten der strandbewohnenden Basommatophoren, die in dem Gebiet der Nord- und Ostsee eine geringe Verbreitung haben, sind ohne wirtschaftliche Bedeutung.

Als menschliche Nahrung finden die Basommatophoren keine Verwendung.

S c h a d e n. Die Basommatophoren selbst verursachen dem Menschen im allgemeinen keinerlei Schaden. Auf eine beobachtete Schädigung von Regenbogenforellen (*Trutta iridea* W. Gibb.) in Fischteichen durch eine *Radix*-Art wurde auf S. IX. b 458—459 eingegangen. Einige Arten von Basommatophoren kommen jedoch als Zwischenwirte pathogener Trematoden in Frage und haben somit als Überträger gefürchteter Seuchen stellenweise eine erhebliche wirtschaftliche Bedeutung.

L e b e r e g e l s e u c h e. Für das zu behandelnde Gebiet ist hauptsächlich die durch *Fasciola hepatica* L. hervorgerufene Leberegelseuche zu nennen, die von unseren Haustieren besonders Rinder, Schafe und Ziegen befällt (vgl. S. IX. b 462—463). Eine wichtige Maßnahme zur Bekämpfung dieser gefährlichen Seuche besteht in der Vernichtung des Zwischenwirtes, worüber eine zusammenfassende Studie von S. Mehl vorliegt. Zwischenwirte von *Fasciola hepatica* L. sind die auf den Viehweiden in den Tränken und kleinen Pfützen lebenden Lymnaeiden, von denen *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. am wichtigsten ist und in den meisten europäischen Befallgebieten allein die Leberegelseuche verbreitet. Immerhin muß sich eine Bekämpfung auch auf die anderen Lymnaeiden der Viehweiden erstrecken, da sie gelegentlich auch als Überträger in Betracht kommen können.

Der Kampf gegen diese Schnecken wird nach dem Gelände und seinen Wasserverhältnissen sowie der Bodennutzung verschieden sein. Wenn die Schnecken hauptsächlich in einzelnen Wiesengräben und ähnlichen Wasseransammlungen leben, so läßt sich schon durch eine mechanische Reinigung der Gräben den Tieren erheblich Abbruch tun; geschieht das regelmäßig etwa zweimal im Jahre, so werden die Schnecken stark vermindert, manchmal sogar stellenweise ausgerottet. Durch Entwässerungsarbeiten, die eine Bildung von Tümpeln und kleineren Rinnsalen auf den Weiden verhindern, wird die Ausbreitung der Schnecke oft wesentlich eingeschränkt. Durch ergänzende Bekämpfungsmaßnahmen, sowohl biologischer als auch chemischer Art, läßt sich die Ausrottung der Schnecken noch gründlicher durchführen.

Die b i o l o g i s c h e n B e k ä m p f u n g s m a ß n a h m e n bestehen darin, daß man die natürlichen Feinde fördert und sie zur Vernichtung der Schnecken ansetzt. Die Untersuchungen des Verfassers auf diesem Gebiete bestätigen durchaus die von verschiedener Seite geäußerte Meinung, daß H a u s e n t e n bei der Bekämpfung der Zwischenwirte des Leberegels wertvolle Dienste leisten können. Enten sind eifrige Vertilger der in Betracht kommenden Schnecken und anderer Weichtiere. Jeder, der im Gelände Beobachtungen an Mollusken ausgeführt hat, weiß aus eigener Erfahrung, daß beispielsweise in Dorfteichen, an denen Enten gehalten werden, Weichtiere oft vollkommen fehlen, da sie von den gefräßigen Enten ausgerottet worden sind. In der Praxis ist die Verwendung von Hausenten zweifellos die wirksamste der biologischen Methoden einer Bekämpfung der Lymnaeiden. Wo sich das Halten von Enten auf verseuchten Viehweiden ermöglichen läßt, wird man meist bald eine Abnahme der Schnecken und Verminderung der Vieherkrankungen feststellen. Bei der Bekämpfung der Seuche kann durch die Entenhaltung auch oft noch ein Ertrag durch Verwertung des Geflügels erzielt werden; ferner verbessern die Enten durch ihren Dung die Weiden. Rücksichtnahme auf die Fischerei benachbarter Gewässer

oder allzu große Ausdehnung der verseuchten Flächen, die übermäßig viel Enten benötigte, sind Gründe, die der Verwendung von Hausenten in der Bekämpfung der Lymnaeiden entgegenstehen.

Mehrfach sind auch Hausgans und Haushuhn als Vertilger von *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. genannt worden. Das trifft jedoch nicht zu. Beide verschmähen diese Schnecken, sowohl die als Pflanzenfresser bekannte Hausgans als auch das Landschnecken gierig fressende Haushuhn. Verschiedene die kleineren Lymnaeiden auf Viehweiden fressende wilde Vogelarten, vor allem Wildenten, werden in der Praxis wohl kaum in solchen Mengen in bestimmte Gegenden gelockt werden können, daß dadurch der Bestand an Leberegelschnecken nachhaltig dezimiert oder gar ausgerottet wird.

Fische kommen als wirksame Vertilger von Lymnaeiden auf Viehweiden wohl kaum wesentlich in Betracht, weil sie in Pfützen, Wasserlöchern und Viehtränken, die hauptsächlich die Infektionsherde für das Vieh sind, meist fehlen. Auch der Einsatz kleinerer Fischarten wird sich nicht immer ermöglichen lassen, vor allem aber nicht in den winzigen Pfützen, die austrocknen, wobei *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. auf dem feuchten Schlamm weiterleben kann. Der Wasserfrosch (*Rana esculenta* L.) ergreift die Schnecken nur, wenn sie sich ruckweise bewegen (vgl. S. IX. b 459). Mageninhaltsuntersuchungen von Wasserfröschen aus Gewässern, die stark mit *Galba* (*Galba*) *truncatula* Müll. besetzt waren, ergaben, daß die Frösche anscheinend nur selten diese Schnecken fressen. Molche (*Triturus*) fressen wohl Leberegelschnecken, die sie aus ihrer Schale reißen; doch werden diese Lurche wohl kaum einen großen Schneckenbestand auf einer Viehweide wesentlich verringern können, kommen hierfür auch nur während der Periode ihres Aufenthaltes im Wasser in Betracht.

Von chemischen Bekämpfungsmaßnahmen ist die Anwendung von Kupfervitriol ($CuSO_4$) am gebräuchlichsten und zweifellos auch sehr wirksam. Zu bedenken ist allerdings, daß durch eine Anwendung dieses Stoffes gleichzeitig weitgehend andere Tiere vernichtet werden, auch Kleinlebewesen, wodurch das bestehende Gleichgewicht in der Natur erheblich gestört werden kann.

Nach den Untersuchungen von S. Mehl ist allerdings die zum Bespritzen der Wiesen und Weiden oft empfohlene Verdünnung 1 : 1 000 000 bis 1 : 100 000 von Kupfervitriol im Wasser für eine Vernichtung der Schnecken noch völlig wirkungslos. Je nach Pflanzenbestand und Feuchtigkeit sind 1200 bis 2400 Liter 1 bis 2%iger Lösungen auf den *ha* nötig. Auch Streuen von gepulvertem Kupfervitriol in Mengen von 15 bis 30 *kg* auf den *ha* erwies sich als wirksam; das Gift wird dann am besten mit trockenem Sand gemischt und entsprechend der Stärke des Pflanzenbewuchses angewendet. Zur Tötung der Schnecken in Tümpeln und Gräben ist dem Wasser soviel Kupfervitriol zuzusetzen, daß eine Lösung von 1 : 50 000 bis 1 : 250 000 hergestellt wird; in schlammigen und kalkhaltigen Gräben ist das Aufrühren des Schlammes zu vermeiden und mehr Kupfervitriol zu geben, da organischer Schlamm und Kalk die Wirksamkeit dieses Bekämpfungsmittels herabsetzen. Die Einbringung von Kupfervitriol in Gewässer ist dort nicht angängig, wo eine Rücksichtnahme auf den Fischbestand geboten ist; die den Schnecken gefährlichen Konzentrationen schädigen auch die Fische.

Ferner ist versucht worden, die Schneckenbekämpfung mit einer Düngung des Bodens zu verbinden, wobei aber die Düngung nur auf entwässertem Gelände wirksam wird. Hierzu eignet sich nach S. Mehl am besten der als Düngemittel wertvolle Kainit. S. Mehl rechnet eine Gabe von 10 bis 15 Doppelzentnern Hederichkainit auf den *ha*, je nach dem Pflanzenbestand. Eine einmalige solche Düngung genügt für die Vernichtung der Lymnaeiden; zwei kurz aufeinanderfolgende Düngungen, wie sie sich bei der Bekämpfung der Ackerschnecken (Gattung *Deroceras* Raf.) als zweckmäßig erwiesen haben, sind hier nicht nötig. Wenn auch durch Kainit allein oft eine gute Wirkung in bezug auf die Vernichtung der Lymnaeiden auf Viehweiden erzielt werden kann, so wird doch empfohlen, dem Kainit zur Erhöhung der Wirksamkeit 5 bis 10% Kupfervitriol beizumischen. Zwar setzen sich die beiden Stoffe miteinander chemisch um; doch bleiben in einer Lösung sowohl das Kupfer-Ion wie das Kalium-Ion erhalten. Die Schädigung der Schnecke durch Kainit erfolgt durch Verätzung und Wasserentzug, kommt also auf andere Weise zustande als beim Kupfervitriol, das die Schnecke bewegungsunfähig macht; deshalb tritt bei Anwendung von Gemischen beider Stoffe keine Summierung der Wirkung ein. Bei Zusatz von Kupfervitriol darf also die angesetzte Menge Kainit nicht vermindert werden.

Die zur Bekämpfung der Schnecke empfohlene Mischung von Kupfervitriol mit Thomasmehl ist nach S. Mehl durchaus ungeeignet, da bei der Mischung beider Stoffe Umsetzungen eintreten und sowohl die Phosphorsäure und der Kalk des Thomasmehls als auch das Kupfer-Ion des Kupfervitriols in unwirksame, schwer lösliche Verbindungen übergeführt werden.

Bei ausgedehnten Niederungsweiden, die häufigen Überschwemmungen ausgesetzt sind und auf denen eine Bekämpfung und Vernichtung der als Zwischenwirte des Leberegels in Betracht kommenden Schnecken mit Schwierigkeiten verbunden ist, muß man sich stellenweise darauf beschränken, durch regelmäßig durchgeführte Arzneibehandlung des gesamten Viehbestandes, etwa zweimal jährlich, die Seuche niederzuhalten.

Zerkariendermatitis. Unter der Bezeichnung „Zerkariendermatitis" werden Erkrankungen zusammengefaßt, die in verschiedenen Ländern auf der Haut des Menschen durch Larvenstadien von Bluttrematoden vom Typus der gabelschwänzigen Zerkarien hervorgerufen werden, die bekanntlich Basommatophoren des Süßwassers als Zwischenwirte haben und deren geschlechtsreife Stadien meist Schmarotzer von Säugetieren und vor allem von Vögeln sind. Wenn diese Zerkarien die Wasserschnecken verlassen, um aktiv percutan in den Endwirt einzudringen, so setzen sie sich gelegentlich auch an badende Menschen an oder auch häufig an ins Wasser gehaltene Hände und Arme der ihren Beruf ausübenden Fischer. Hier können sich die Zerkarien zwar nicht zum geschlechtsreifen Wurm entwickeln, rufen aber bei Massenbefall auf der Haut des Menschen eine juckende Quaddelbildung hervor, die in etwa 14 Tagen wieder abheilt.

Auf derartige Erkrankungen ist in Deutschland bisher wenig geachtet worden, obwohl sie an Seen und Haffen gelegentlich vorkommen, ohne daß die Ursache der Dermatitis in ihren Zusammenhängen mit den gabelschwänzigen Zerkarien erkannt wird. Am Bodensee werden solche Krankheitserscheinungen als „Hundsblattern" bezeichnet. In den an Nord- und Ostsee angrenzenden Ländern wurden derartige Ausschläge hauptsächlich an den holsteinischen Seen beobachtet; H. Vogel konnte im Anschluß an Freilandbeobachtungen in diesem Gebiet mit der in *Lymnaea stagnalis* L. parasitierenden Gabelschwanzzerkarie *Cercaria ocellata* La Val. eine solche Dermatitis experimentell erzeugen. Auch berichtet L. Szidat von Hautinfektionen, die er mit den in *Planorbarius corneus* L. gefundenen Zerkarien der hauptsächlich in den verschiedenen Entenarten parasitierenden *Bilharziella polonica* Kow. in Verbindung bringt.

Schriftenverzeichnis

Aus der überaus umfangreichen Literatur über die Basommatophoren konnten hier naturgemäß nur einige Schriften zusammengestellt werden. Sie geben hinreichend Auskunft über die behandelten Tiere, ihre Organisation und ihre Lebensweise oder stehen mit einer hier besonders besprochenen Tatsache in Verbindung. Über das Eindringen der im allgemeinen das Süßwasser bewohnenden Arten in salzhaltiges Wasser und damit zusammenhängende Fragen liegen wohl eine Reihe von Arbeiten vor; doch ist die Artbestimmung, vor allem bei den *Lymnaeidae*, nicht immer einwandfrei, da man fast stets allein die Schale berücksichtigte, die bei verschiedenen Arten unter den gleichen Umweltsbedingungen oft konvergent ausgebildet wird, was zu Artverwechslungen geführt hat. Eine Reihe von jahrelangen ergänzenden Eigenuntersuchungen wurde daher notwendig.

Adams, L. E.: An attempt to pair a Dextral with a Sinistral *Limnaea pereger*. Journ. of Conch. Vol. XVII. No. 2. London 1923. pag. 61—62.

Allen, C.: Self-fertilization. Journ. of Conch. Vol. XX. No. 4. London 1935. pag. 126.

Alsterberg, G.: Wichtige Züge in der Biologie der Süßwassergastropoden. Lund 1930.

Amaudrut, A.: La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Annal. Scienc. Nat. Zoolog. 8. Sér. Tome VII. Paris 1898. pag. 1—291. Pl. I—X.

André, E.: Contribution à l'anatomie et à la physiologie des *Ancylus lacustris* et *fluviatilis*. Rev. Suisse Zool. et Ann. Mus. Hist. Nat. Genève. Tome I. Genève 1893. pag. 427—461. Pl. XVI.

— Le pigment mélanique des Limnées. Rev. Suisse Zool. et Ann. Mus. Hist. Nat. Genève. Tome III. No. 3. Genève 1896. pag. 429—431.

Atkins, W. R. G., and Lebour, M. V.: The hydrogen ion concentration of the soil and natural waters in relation to the distribution of snails. Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. New Ser. Vol. XVII. No. 28. Dublin 1923. pag. 233—240.

— The habitats of *Limnaea truncatula* and *L. pereger in* relation to hydrogen ion concentration. Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. New Ser. Vol. XVII. No. 41. Dublin 1924. pag. 326—331.

Baker, F. C.: On the Pulsations of the Molluscan Heart. Journ. Cincinnati Soc. Nat. Hist. Vol. XIX. No. 2. Cincinnati 1897. pag. 73—78.

— The *Lymnaeidae* of North and Middle America. Recent and Fossil. Chicago Acad. Scienc. Spec. Public. No. 3. Chicago 1911.

— The Classification of the Large Planorboid Snails of Europe and America. Proc. Zool. Soc. London. London 1931. pag. 575—592. Pl. I—VI.

Baudelot, E.: Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes.

Ann. Scienc. Nat. 4. Sér. Zoolog. Tome XIX. Paris 1863. pag. 135—222, 268—294. Pl. II—V.

Bauer, A.: Mißbildungen an den Fühlern von Wasserschnecken. Zool. Anzeig. XXXII. Bd. Leipzig 1908. pag. 773—775.

Baunacke, W.: Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken. Biol. Centralbl. 34. Bd. Leipzig 1914. pag. 371—385, 497—523.

Behme, T.: Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. Naturgesch. 55. Jahrg. 1. Bd. Berlin 1889. pag. 1—28. Taf. I—II.

Benthem Jutting, T. van: Zoet- en Brakwatermollusken. Flora en Fauna der Zuiderzee. Te Helder 1922. pag. 391—410.

— Mollusca (I). A: Gastropoda Prosobranchia et Pulmonata. In: H. Boschma, Fauna van Nederland. Afl. VII. Leiden 1933.

Beudant, F. S.: Extrait d'un Mémoire lu à l'Institut le 13 mai 1816, sur la possibilité de faire vivre des Mollusques d'eau douce dans les eaux salées, et des Mollusques marins dans les eaux douces. Annal. Chimie et Physique. Tome II. Paris 1830. pag. 32—41.

Böhmig, L.: Beiträge zur Kenntniß des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden: *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis*. Dissert. Leipzig. Leipzig 1883.

— Zur Kenntnis der sogenannten Dorsallappen des Gehirns von *Limnaea stagnalis* (L.) Lam. und *Planorbis corneus* (L.) Pfeiff. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. Abt. I. 140. Bd. Wien 1931. pag. 319—335. Taf. I—III.

Boettger, C. R.: Die Land- und Süßwasserconchylienfauna der deutschen nordfriesischen Inseln. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 39. Jahrg. Frankfurt a. M. 1907. pag. 14—17.

— Über eine in Deutschland einheimische, wenig beachtete Auriculide. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 42. Jahrg. Frankfurt a. M. 1910. pag. 172—173.

— Die Standortsmodifikationen der Wasserschnecke *Radix auricularia* L. Helios, Org. Naturwiss. Ver. Reg.-Bez. Frankfurt (Oder). 30. Bd. Frankfurt a. d. Oder 1930. pag. 49—64. Taf. 3—4.

— Die Farbenvarianten der Posthornschnecke *Planorbarius corneus* L. und ihre Bedeutung. Zeitschr. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre. Bd. LXIII. Heft 1/2. Berlin 1932. pag. 112—153.

— Über die Schalengestaltung der Süßwasserschnecken *Ancylastrum fluviatile* Müll. und *Ancylus lacustris* L. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1932. Nr. 8—10. Berlin 1933. pag. 353—370.

— Über Arthybriden bei Mollusken. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1935. Nr. 4—7. Berlin 1935. pag. 141—170.

Bollinger, G.: Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung. Basel 1909.

Borcherding, F.: Die Mollusken-Fauna der nordwestdeutschen Tiefebene. Abhandl. herausgeg. naturwiss. Ver. Bremen. VIII. Bd. 1. Heft. Bremen 1883. pag. 255—363. Nachtrag. VIII. Bd. 2. Heft. Bremen 1884. pag. 551—557. II. Nachtrag. IX. Bd. 2. Heft. Bremen 1885. pag. 141—166. Taf. III. III. Nachtrag. X. Bd. 3. Heft. Bremen 1889. pag. 335—349. Taf. IV—V.

Borden, M. A.: A Study of the Respiration and of the Function of Haemoglobin in *Planorbis corneus* and *Arenicola marina*. Journ. Marine Biolog. Assoc. Unit. Kingd. Vol. XVII (N. S.). No. 3. Plymouth 1931. pag. 709—738.

Bornet, E., et Flahault, C.: Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des Mollusques. Bull. Soc. Botan. France. Tome XXXVI. Paris 1889. pag. CXLVII—CLXXVI. Pl. VI—XII.

Boycott, A. E., and Diver, C.: Abnormal forms of *Limnaea peregra* obtained in artificial breeding and their inheritance. Proc. Malac. Soc. London. Vol. XIX. Part III. London 1930. pag. 141—146. Pl. 13—16.

Boycott, A. E., Diver, C., Garstrang, S. L., and Turner, F. M.: The Inheritance of Sinistrality in *Limnaea peregra* (Mollusca, Pulmonata). Philos. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 219. London 1930. pag. 51—131. Pl. 10.

Brandt, K.: Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 7. Jahresvers. Leipzig 1897. pag. 10—34.

Braun, M.: Die Land- und Süßwassermollusken der Ostseeprovinzen. Beiträge zur Kenntnis der Fauna baltica. II. Arch. Naturk. Liv-, Ehst- u. Kurlands. 2. Ser. Bd. IX. Dorpat 1884. pag. 401—502.

— Physikalische und biologische Untersuchungen im westlichen Theile des finnischen Meerbusens. Arch. Naturk. Liv-, Ehst- u. Kurlands. 2. Ser. Bd. X. Lief. 1. Dorpat 1884. pag. 1—128.

Brecher, G. A.: Die Entstehung und biologische Bedeutung der subjektiven Zeiteinheit, — des Momentes. Zeitschr. vergl. Physiol. 18. Bd. 1. Heft. Berlin 1932. pag. 204—243.

Brockmeier, H.: Eine neue Erklärung für das Schwimmen mancher Schnecken an der Oberfläche des Wassers. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 19. Jahrg. Frankfurt a. M. 1887. pag. 111—118.

— Über Süßwassermollusken der Gegend von Plön. Forschungsber. Biolog. Stat. Plön. Theil 3. Berlin 1895. pag. 188—204.

Brockmeier, H.: Beiträge zur Biologie unserer Süßwassermollusken. Forschungsber. Biolog. Stat. Plön. Theil 4. Berlin 1896. pag. 248—262.
— Die Lebensweise der *Limnaea truncatula*. Forschungsber. Biolog. Stat. Plön. Teil 6. Stuttgart 1898. pag. 153—164.
— Wie kriechen unsere Wasserschnecken an der Wasseroberfläche? Naturwiss. Wochenschr. XXIV. Bd. Jena 1909. pag. 321—323.
Buchner, O.: Beiträge zur Kenntnis des Baues der einheimischen Planorbiden. Jahreshefte Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg. 47. Jahrg. Stuttgart 1891. pag. 35—118. Taf. IV—VI.
Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1925—1928.
Büttner, K.: Die Land- und Süßwassermollusken der Insel Langeoog. Arch. Molluskenk. 56. Jahrg. Frankfurt a. M. 1924. pag. 82—86.
Buytendijk, F. J. J.: Une formation d'habitude simple chez le limaçon d'eau douce (*Limnaeus*). Arch. Néerland. Physiol. Homme et Anim. Tome V. 3. Livr. La Haye 1921. pag. 458—466.
Chadwick, W. H.: Self-Fecundation in *Planorbis vortex*. Journ. of Conch. Vol. X. No. 9. London 1903. pag. 265.
Chaster, G. W.: A Cross between *Limnaea stagnalis* and *L. auricularia*. Journ. of Conch. Vol. IX. No. 9. London 1900. pag. 282—283.
Cheatum, E. P.: Limnological Investigations on Respiration, Annual Migratory Cycle, and other Related Phenomena in Fresh-water Pulmonate Snails. Transact. Amer. Microsc. Soc. Vol. LIII. Menasha, Wisc. 1934. pag. 348—407. Pl. XXXVIII—XXXIX.
Chodat, R.: Sur les Algues perforantes d'eau douce. Bull. Herbier Boissier. Tome VI. Genève et Bâle 1898. pag. 434—450.
Clessin, S.: Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. II. Aufl. Nürnberg 1884.
Collin, G.: Sur la *Limnaea stagnalis Linné et sur ses variétés observées en Belgique*. Mém. Soc. Malac. Belgique. Tome VII. Bruxelles 1872. pag. 81—94. Pl. IV.
Collinge, W. E.: Secretion of a violet-coloured fluid by certain of the *Limnaeidae*. Zoologist. 3. Ser. Vol. XI. London 1887. pag. 309.
Colton, H. S.: Fertilization in the Air-Breathing Pond Snails. Biolog. Bull. Vol. XXXV. Woods Hole, Mass. 1918. pag. 48—49.
Comandon, J., et Fonbrune, P. de: Variations de densité de l'oeuf de *Limnea auricularia* au début de son développement (enregistrement cinématographique). Compt. Rend. Séanc. Soc. Biolog. Tome CVI. Paris 1931. pag. 181—182.
— Contractions périodiques, accompagnées d'émission de liquide, dans les premiers stades du développement d'oeufs de Limnées (enregistrement cinématographique). Compt. Rend. Séanc. Soc. Biolog. Tome CVI. Paris 1931. pag. 248—250.
— Recherches effectuées aux premiers stades du développement d'oeufs de Gastéropodes et d'un Ver à l'aide de la cinématographie. Arch. Anat. Microsc. Tome 31. Paris 1935. pag. 79—100. Pl. I—V.
Crabb, E. D.: Anatomy and Function of the Reproductive System in the Snail, *Lymnaea stagnalis appressa* Say. Biolog. Bull. Vol. LIII. No. 2. Woods Hole, Mass. 1927. pag. 55—66. Pl. I.
— The Fertilization Process in the Snail, *Lymnaea stagnalis appressa* Say. Biolog. Bull. Vol. LIII. No. 2. Woods Hole, Mass. 1927. pag. 67—109. Pl. 1—6.
— Self-Fertilization in the Pond Snail, *Lymnaea palustris*. Transact. Amer. Microsc. Soc. Vol. XLVII. Urbana, Ill. 1928. pag. 82—89.
— Growth of a Pond Snail, *Lymnaea stagnalis appressa*, as indicated by increase in shell-size. Biolog. Bull. Vol. LVI. No. 1. Woods Hole, Mass. 1929. pag. 41—63.
— The origin of independent and of conjoined twins in fresh-water snails. Wilh. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ. 124. Bd. 2. Heft. Berlin 1931. pag. 332—356.
Crabb, E. D., and Crabb, R. M.: Polyvitelliny in Pond Snails. Biolog. Bull. Vol. LIII. No. 5. Woods Hole, Mass. 1927. pag. 318—326. Pl. I.
Crosse, H., et Fischer, P.: De la résorption des parois internes du test, chez les *Auriculidae*. Journ. de Conch. Vol. XXVII. Paris 1879. pag. 143—144.
— Note complémentaire sur la résorption des parois internes du test, ches les *Auriculidae*. Journ. de Conch. Vol. XXX. Paris 1882. pag. 177—181. Pl. VIII.
Cuénot, L.: Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2e partie: Invertébrés. Arch. Zool. Expér. Génér. 2. Sér. Tome IX. Paris 1891. pag. 13—90.
— Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. Arch. Biolog. Tome XII. Liège 1892. pag. 683—740. Pl. XXIII.
Dall, W. H.: The Mechanical Cause of Folds in the Aperture of the Shells of Gastropoda. Americ. Naturalist. Vol. XXVIII. Philadelphia 1894. pag. 909—914.
Dalla Torre, K. W. v.: Die Fauna von Helgoland. Zool. Jahrb. Supplement-Bd. II. Jena 1889.
Dawson, J.: The Biology of *Physa*. Behavior Monographs. Vol. 1. Nr. 4. Cambridge, Boston, Mass. 1911
Dechow, F.: Die Bodentiere des Kaiser-Wilhelm-Kanals. Dissertation. Kiel 1920.

Degner, E.: Über einen Abwehrreflex bei *Physa fontinalis* L. Arch. Molluskenk. 53. Jahrg. Frankfurt a. M. 1921. pag. 117—120.
— Zur Molluskenfauna der Halligen. Arch. Molluskenk. 57. Jahrg. Frankfurt a. M. 1925. pag. 75—78.
Dewitz, J.: Über die Erblichkeit der Inversion der Molluskenschale. Zool. Anzeig. 48. Bd. Nr. 1. Leipzig 1916. pag. 1—3.
Diver, C., Boycott, A. E., and Garstang, S.: The inheritance of Inverse Symmetry in *Limnaea peregra*. Journ. Genetics. Vol. XV. No. 2. Cambridge 1925. pag. 113—200. Tabl. I—VI. Pl. V.
Doss, B.: Zur Kenntnis der lebenden und subfossilen Molluskenfauna in Rigas Umgebung, insbesondere des Rigaer Meerbusens. Korrespondenzbl. Naturf.-Ver. Riga. XXXIX. Riga 1896. pag. 110—128.
Dumortier, B. C.: Mémoire sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Ann. Scienc. Nat. 2. Sér. Tome VIII. Paris 1837. pag. 129—168. Pl. 3 B—4.
Dušková, V.: Vliv roční doby a parenterálního podávání štitné žlázy na metabolismus plže *Limnaea palustris*. The influence of the season of the year and the parenteral application of thyroid gland on the metabolism of the Mollusc *Limnaea palustris*. Spisy Lékařské Fakulty Masarykovy University, Brno, Československá Republika. Tome XI. Fasc. 1. Brno 1931. pag. 1—18.
Ehrmann, P.: Mollusken (Weichtiere). In: P. Brohmer, P. Ehrmann und G. Ulmer: Die Tierwelt Mitteleuropas. II. Bd. 1. Lief. Leipzig 1932.
Eisig, H.: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus*. Zeitschr. wissensch. Zool. 19. Bd. Leipzig 1869. pag. 297—321. Taf. XXV.
Ekman, S.: Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol. Hydrograph. VII. Bd. Heft 2—5. Leipzig 1915. pag. 146—204, 275—425. Taf. VII—XIV.
Ellis, A. E.: British Snails. A Guide to the Non-Marine Gastropoda of Great Britain and Ireland, Pliocene to Recent. Oxford 1926.
Enriques, P.: Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. Mittheil. Zoolog. Station Neapel. 15. Bd. 3. Heft. Berlin 1901. pag. 281—407. Taf. 16—18.
Fischel, W.: Dressurversuche an Schnecken. Zeitschr. vergl. Physiol. 15. Bd. Berlin 1931. pag. 50—70.
Fol, H.: Études sur le développement des Mollusques. Arch. Zool. Expér. Génér. Tome 8. Paris 1880. pag. 103—232. Pl. IX—XVIII.
Fülleborn, F.: Was ist Ground-itch? Arch. Schiffs- u. Trop.-Hygiene, Pathol. u. Therap. exot. Krankh. 34. Bd. Leipzig 1930. pag. 133—158.
Gain, W. A.: Power of the *Limnidae* to resist cold. Hardwicke's Science Gossip. Vol. XXVII. London 1891. pag. 118.
Gartenauer, H. M.: Über den Darmkanal einiger einheimischer Gasteropoden. Inaug.-Dissert. Straßburg i. E. Jena 1875.
Geyer, D.: Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. 3. Aufl. Stuttgart 1927.
Giard, A.: Un nouveau Rotifère (*Proales ovicola*) parasite des pontes de mollusques d'eau douce. Feuille Jeun. Natural. 38. Ann. No. 453. Paris 1908. pag. 184.
Goetsch, W.: Untersuchungen über wachstumhemmende Faktoren. Zool. Jahrb. Abt. allgem. Zool. Physiol. Tiere. Bd. 45. Jena 1928. pag. 799—840.
Goldfuss, O.: Beitrag zur Molluskenfauna der Mansfelder Seen und deren nächster Umgebung. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 26. Jahrg. Frankfurt a. M. 1894. pag. 43—64.
Graber, V.: Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag u. Leipzig 1884.
Grahle, H. O.: Zur Molluskenfauna Schleswig-Holsteins. I. Arch. Molluskenk. 64. Jahrg. Frankfurt a. M. 1932. pag. 136—145. Taf. 10.
Grahle, H. O., und Seidenschnur, G.: Konchyliologische Studien auf Hiddensee. Arch. Molluskenk. 65. Jahrg. Frankfurt a. M. 1933. pag. 15—18.
Gresens, J.: Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. 12. Bd. Berlin 1928. pag. 706—800.
Griffiths, A. B.: On the Blood of the Invertebrata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XVIII. 1890—1891. Edinburgh 1892. pag. 288—294.
Gwatkin, H. M.: Some Molluscan Radulae. Journ. of Conch. Vol. XIV. No. 5. London 1914. pag. 139—148.
Haberlandt, L.: Über ein Hormon der Herzbewegung. XVIII. Mitteilung. Versuche an Wirbellosen. Pflüger's Arch. gesamt. Physiol. Mensch. u. Tiere. 225. Bd. Berlin 1930. pag. 541—557.
Hanström, B.: Vergleich zwischen der Innervation der Fühler bei stylommatophoren und basommatophoren Pulmonaten. Zool. Anzeig. 66. Bd. Leipzig 1926. pag. 197—207.
— Einige Experimente und Reflexionen über Geruch, Geschmack und den allgemeinen chemischen Sinn. Zeitschr. vergl. Physiol. 4. Bd. Berlin 1926. pag. 528—544.

Hargreaves, J. A.: Sinistral *Limnaea pereger* Müll. and its Progeny. Journ. of Conch. Vol. XVI. No. 2. London 1919. pag. 55—57.

Hazay, J.: Die Molluskenfauna von Budapest. Malakozool. Blätt. Neue Folge. 3. Bd. Cassel 1881. pag. 1—69. Taf. I—IX. Neue Folge. 4. Bd. Cassel 1881. pag. 43—221. Taf. II—VII.

Heidermanns, C.: Über den Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken. Zool. Jahrb. Abt. allgem. Zool. Physiol. Tiere. Bd. 41. Jena 1924. pag. 335—424. Taf. 12—15.

Henze, M.: Zur Kenntniss des Hämocyanins. Zeitschr. physiol. Chemie. 33. Bd. Straßburg 1901. pag. 370—384.

Herfs, A.: Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden. Arch. mikrosk. Anatom. 96. Bd. Berlin 1922. pag. 1—38. Taf. I—II.

— Über einige drüsig differenzierte Epithelien bei Schnecken. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Tiere. Bd. 43. 4. Heft. Jena 1922. pag. 557—568.

— Studien über die Verteilung und die ökologische Bedeutung des Flimmerepithels auf der Haut unserer Land- und Süßwassergastropoden. Verhandl. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf. 82. Jahrg. 1925. Bonn 1926. pag. 21—32.

Herwerden, M. A. van: Der Einfluß von kleinen Quantitäten Nebennierenrinde des Rindes auf das Wachstum der Süßwasserschnecke *Limnaea*. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmech. 98. Bd. Berlin 1928. pag. 505—523. Taf. I.

Heynemann, D. F.: Begattung zwischen *Limnaea auricularia* und *peregra*. Nachrichtsbl. deutsch. Malakozool. Ges. 1. Jahrg. Frankfurt a. M. 1869. pag. 37—38.

Hoffmann, H.: Über die Radulabildung bei *Lymnaea stagnalis*. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 67. Bd. Jena 1932. pag. 535—550.

Hofmann, E.: Ein neuer Fund von gehäuften Schalenmißbildungen bei *Planorbis planorbis* L.; zugleich ein Beitrag zur Lettländischen Molluskenfauna. Arch. Molluskenk. 56. Jahrg. Frankfurt a. M. 1924. pag. 98—110. Taf. VI.

Holmes, S. J.: The Early Development of *Planorbis*. Journ. Morphol. Vol. XVI. No. 2. Boston 1900. pag. 369—458. Pl. XVII—XXI.

Holzfuss, E.: Selbstbefruchtung einiger Süßwasserschnecken. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 46. Jahrg. Frankfurt a. M. 1914. pag. 67—73.

Hutton, W. H.: *Notes on Limnaea pereger m. sinistrorsum*. Journ. of Conch. Vol. XVI. No. 2. London 1919. pag. 58—59.

Hykes, O. V.: L'adrénaline et le coeur des Mollusques. Compt. Rend. Séanc. Soc. Biolog. Tome CIII. Paris 1930. pag. 360—363.

— Influence de la thyroxine sur le développement des embryons de Physe. Compt. Rend. Séanc. Soc. Biolog. Tome CIII. Paris 1930. pag. 644—646.

Iltis, H.: Über eine Symbiose zwischen *Planorbis* und *Batrachospernum*. Biol. Centralbl. Bd. 33. Leipzig 1913. pag. 685—700.

Jaeckel, S.: Die Molluskenfauna der Sperenberger Salzgewässer. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. 3. Bd. 1. Heft. Berlin 1924. pag. 81—149.

Jakubski, A. W.: Studien über das Gliagewebe der Mollusken. I. Teil. Lamellibranchiata und Gastropoda. Zeitschr. wissensch. Zool. 104. Bd. Leipzig 1913. pag. 81—118. Taf. III—V.

Joel, A.: Über den Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Atmung. Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chemie. 107. Bd. Berlin u. Leipzig 1919. pag. 231—263.

Johansen, A. C.: Bløddyrene i Randers Fjord. In: A. C. Johansen, Randers Fjords Naturhistorie. København 1918. pag. 393—444.

Jordan, H. J.: Über Tiere mit inkonstanter alveolärer Gasspannung. Bijdrag. tot de Dierk. 22. Afl. Leiden 1922. pag. 125—132.

Kammerer, P.: Allgemeine Symbiose und Kampf ums Dasein als gleichberechtigte Triebkräfte der Evolution. Arch. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 6. Jahrg. Leipzig u. Berlin 1909. pag. 585—608.

Kanda, S.: The Geotropism of Freshwater Snails. Biolog. Bull. Marine Labor. Woods Hole, Mass. Vol. XXX. Woods Hole, Mass. 1916. pag. 85—97.

Karsch, A. F. F.: Die Entwicklungsgeschichte des *Limnaeus stagnalis, ovatus*, und *palustris*, nach eignen Beobachtungen dargestellt. Arch. Naturgesch. 12. Jahrg. I. Bd. Berlin 1846. pag. 236—276. Taf. IX.

Kennard, A. S., and Woodward, B. B.: Synonymy of the British Non-Marine Mollusca (Recent and Post-Tertiary). London 1926.

Klotz, J.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von *Lymnaeus*. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 23. Bd. Jena 1889. pag. 1—40. Taf. I—II.

Knipowitsch, N. M.: Rapport sur les collections zoologiques faites pour le Musée de l'Académie Imp. des Sciences par N. M. Knipowitsch et S. A. Pavlovič, dans la mer Baltique durant l'été 1908. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Scienc. St.-Pétersbourg. Tome XIV. St.-Pétersbourg 1909. pag. 0131—0245.

Kojevnikov, G.: La Faune de la mer Baltique orientale et les problèmes des explorations prochaines de cette faune. Congrès Intern. Zool. II. Sess., à Moscou. 1. Part. Moscou 1892. pag. 132—157.

Kolpakoff, E. V.: Über einige Mollusken vorübergehender Gewässer im Südosten der U. d. S. S. R. Arbeit. Biol. Wolga-Station. Bd. X. No. 4. Saratow 1929. pag. 149—160. Taf. VIII.

Kostanecki, K. v., und Siedlecki, M.: Über das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. Mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. 48. Bd. Bonn 1897. pag. 181—272. Taf. X—XI.

Kostanecki, K. v., und Wierzejski, A.: Über das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an *Physa fontinalis*. Arch. Mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. 47. Bd. Bonn 1896. pag. 309—386. Taf. XVIII—XX.

Krukenberg, C. F. W.: Über die *Hydrophilus*-Lymphe und die Hämolymphe von *Planorbis*, *Lymnaeus* und *Paludina*. Verhandl. Naturh.-Medic. Ver. Heidelberg. Neue Folge. 3. Bd. Heidelberg 1886. pag. 79—88.

Krull, H.: Die Aufhebung der Chiastoneurie bei den Pulmonaten. Zool. Anzeig. 105. Bd. Heft 7/8. Leipzig 1934. pag. 173—182.

Künkel, K.: Vermehrung und Lebensdauer der *Limnaea stagnalis* Lin. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 40. Jahrg. Frankfurt a. M. 1908. pag. 70—77.

Lacaze-Duthiers, H. de: Du système nerveux des mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. Arch. Zool. Expér. Génér. Tome I. Paris 1872. pag. 437—500. Pl. I—IV.

— Le système nerveux de l'*Ancylus fluviatilis*. Compt. Rend. Hebdom. Séanc. Acad. Scienc. Tome 100. Paris 1885. pag. 407—413.

— Des organes de la reproduction de l'*Ancylus fluviatilis*. Arch. Zool. Expér. Génér. 3. Sér. Tome VII. Paris 1899. pag. 33—120. Pl. III—VIII.

Lamy, E.: Quelques mots sur l'inversion chez les Gastéropodes. Arch. Mus. Nation. Hist. Natur. 6. Sér. Tome XII. Paris 1935. pag. 401—412.

Lang, W. D.: On the Pairing of *Limnaea pereger* with *Planorbis corneus*. Proc. Malac. Soc. London. Vol. VII. No. 6. London 1907. pag. 310.

Lankaster, E. R.: Observations on the Development of the Pond-snail (*Lymnaeus stagnalis*), and on the Early Stages of other Mollusca. Quart. Journ. Microsc. Science. New Ser. Vol. XIV. London 1874. pag. 365—391. Pl. XVI—XVII.

Larambergue, M. de: Étude de l'appareil génital de quelques Limnées, ses rapports avec la systématique. Bull. Soc. Zool. France. Tome LIII. No. 7. Paris 1929. pag. 491—509. Pl. I—IV.

— Étude cytologique de l'autofécondation chez *Limnaea auricularia* L. Compt. Rend. Hebdom. Séanc. Acad. Scienc. Tome 189. Paris 1929. pag. 1027—1029.

Leege, O.: Die Land- und Süßwassermollusken der Ostfriesischen Inseln. Festschr. Naturf. Ges. Emden. Emden 1915. pag. 115—148.

Legendre, D.: Sur un facteur important du nanisme expérimental: les excreta. Assoc. Franç. Avancement Scienc. Compte Rendu de la 36. Sess., Reims 1907. Paris 1908. pag. 607—610.

— Recherches sur le nanisme expérimental. Influence des excreta. Arch. Zool. Expér. Génér. 4. Sér. Tome VIII. Paris 1908. Notes et Revue. pag. LXXVII—LXXXIV.

Lehmann, R.: Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern mit besonderer Berücksichtigung ihres anatomischen Baues. Cassel 1873.

Leitch, J.: The function of haemoglobin in invertebrates with special reference to *Planorbis* and *Chironomus* larvae. Journ. Physiol. Vol. 50. No. 6. Cambridge 1916. pag. 370—379.

Lemmermann, E.: Verzeichnis der in der Umgegend von Ploen gesammelten Algen. Forschungsber. Biolog. Stat. Plön. Theil 3. Berlin 1895. pag. 18—67.

Lereboullet, A.: Embryologie du Limnée des étangs (*Limnaea stagnalis* Lam.). Annal. Scienc. Nat. 4. Sér. Zoolog. Tome XVIII. Paris 1862. pag. 87—211. Pl. 11—14bis.

Levander, K. M.: Materialien zur Kenntniß der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors, mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. III. Spongien. Coelenteraten, Bryozoën und Mollusken des Finnischen Meerbusens bei Helsingfors. Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. XVII. No. 4. Helsingfors 1899.

— Zur Kenntniß des Lebens in den stehenden Kleingewässern auf den Skäreninseln. Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. XVIII. No. 6. Helsingfors 1900.

— Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichten Brackwasserbuchten. Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. 20. No. 5. Helsingfors 1901.

— Übersicht der in der Umgebung von Esbo-Löfö im Meerwasser vorkommenden Thiere. Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. 20. No. 6. Helsingfors 1901.

Levetzow, K. G. v.: Die Struktur einiger Schneckenschalen und ihre Entstehung durch typisches und atypisches Wachstum. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 66. Bd. Heft 1. Jena 1932. pag. 41—108. Taf. 4—10.

Liche, H.: Reakcje fotyczne nierucha stawowego *Limnaea stagnalis* L. — Über die photischen Reaktionen bei der Schlammschnecke *Limnaea stagnalis* L. Bull. Internat. Acad. Polon. Scienc. et Lettr. Classe Scienc. Mathém. et Natur. Sér. B: Scienc. Natur. (II). Année 1934. Cracovie 1934. pag. 233—249.

Linden, Gräfin M. v.: Das Schwimmen der Schnecken am Wasserspiegel. Biolog. Centralbl. XI. Bd. Leipzig 1891. pag. 763—766.

Lindholm, W. A.: Über Mollusken aus dem Ladogasee und der Nevabucht. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Scienc. St.-Pétersbourg. Tome XVI. No. 3. St.-Pétersbourg 1911. pag. 285—310.

Lindström, G.: Bidrag till kännedomen om Östersjöns invertebrat-fauna. Öfvers. Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl. XII. Årg. 1855. Stockholm 1856. pag. 49—73.

Locard, A.: Études sur les variations malacologiques de la partie centrale du bassin du Rhône. Ann. Soc. Agricult. Hist. Natur. et Arts Utiles Lyon. 5. Sér. Tome III. 1880. Lyon et Paris 1881. pag. 189—748. Pl. I—V.

Ludwig, W.: Analogien zwischen Bestimmung des Geschlechtes und Bestimmung der Asymmetrieform (Rechts-Links-Problem). Biolog. Zentralbl. 55. Bd. Leipzig 1935. pag. 250—267.

Lundbeck, J.: Beobachtungen über die Tierwelt austrocknender Salzwiesentümpel an der holsteinischen Ostseeküste. Arch. Hydrobiol. Bd. XXIV. Stuttgart 1932. pag. 603—628. Taf. XXVI.

Lundbeck, W.: Some Remarks on the Biology of the *Sciomyzidae* together with the description of a new Species of *Ctenulus* from Denmark. (Dipt.) Videnskab. Meddelels. Dansk naturh. For. København. Bind 76. København 1923. pag. 101—109.

Luther, A.: Verzeichnis der Land- und Süßwassermollusken der Umgebungen Revals. Ein Beitrag zur Fauna Estlands. Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. 20. No. 2. Helsingfors 1901.

— Bidrag till kännedomen on land- och sötvattengastropodernas utbredning i Finland. Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. 20. No. 3. Helsingfors 1901.

Megušar, F.: Regeneration der Tentakel und des Auges bei der Spitzschlammschnecke (*Limnaea stagnalis* L.). Arch. Entwicklungsmechan. Organismen. 25. Bd. 1./2. Heft. Leipzig 1907. pag. 135—143. Taf. IV.

Mehl, S.: Die Lebensbedingungen der Leberegelschnecke (*Galba truncatula* Müller). Arbeit. Bayer. Landesanstalt Pflanzenbau u. Pflanzenschutz. Heft 10. Freising-München 1933.

Meisenheimer, J.: Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Zeitschr. wissensch. Zool. 65. Bd. Leipzig 1899. pag. 709—724. Taf. XXXIII.

Merker, E.: Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chiastoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung. Zool. Anzeig. XLI. Bd. Leipzig 1913. pag. 337—354.

Merton, H.: Quergestreifte Muskulatur und vesiculöses Gewebe bei Gastropoden. Zool. Anzeig. XXXVII. Bd. Leipzig 1911. pag. 561—573.

— Studien über Flimmerbewegung. Pflüger's Arch. gesamt. Physiol. Mensch. u. Tiere. 198. Bd. Berlin 1923. pag. 1—28.

— Lebenduntersuchungen an den Zwitterdrüsen der Lungenschnecken. Ein Beitrag zur Protoplasma- und Spermienbewegung. Zeitschr. Zellen- u. Gewebelehre. 1. Bd. Berlin 1924. pag. 671—686. Taf. XXV.

— Die Wanderungen der Geschlechtszellen in der Zwitterdrüse von *Planorbis*. Zeitschr. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 10. Bd. 3. Heft. Berlin 1930. pag. 527—551.

Miegel, H.: Über Formveränderungen bei Mollusken aus einigen holsteinischen Seen. Arch. Hydrobiol. Bd. XXIII. Heft 3. Stuttgart 1931. pag. 391—461. Taf. VII—XI.

Möbius, K.: Die wirbellosen Thiere der Ostsee. Jahresber. Commiss. wissensch. Untersuch. deutsch. Meere in Kiel f. d. Jahr 1871. I. Jahrg. Berlin 1873. pag. 97—154. Nachtrag. 4. Bericht. VII.—XI. Jahrg. Berlin 1884. pag. 61—70.

Moquin-Tandon, A.: Observations sur l'*Auricula Myosotis* de Draparnaud (*Carychium Myosote* Mich.). Journ. de Conch. Tome 2. Paris 1851. pag. 348—351.

— Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris 1855.

Musson, C. T.: On the Naturalised Forms of Land and Fresh-Water Mollusca in Australia. Proc. Linn. Soc. New South Wales. 2. Ser. Vol. V. Part IV. Sidney 1891. pag. 883—896.

Nabias, B. de: Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes pulmonés aquatiques. Cerveau des Limnées (*Limnaea stagnalis*). Act. Soc. Linn. Bordeaux. Vol. LIV. Bordeaux 1899. pag. XLVII—LXXIV. Pl. I—II.

— Nouvelles recherches sur le système nerveux des Gastéropodes pulmonés aquatiques. Cerveau des Planorbes (*Planorbis corneus*). Assoc. Franç. Avancement Scienc. Compte Rendu de la 29. Sess., Paris 1900. 2. Part. Paris 1901. pag. 726.

Naef, A.: Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 1. Teil: Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. Ergebn. u. Fortschr. Zoolog. III. Bd. 2. Heft. Jena 1911. pag. 73—164.

Naegeli, P.: Über einen beim Baden entstehenden Hautausschlag, die sog. Hundsblattern (*Exanthema caniculare*). Schweizer. Mediz. Wochenschr. Jahrg. IV. Basel 1923. pag. 1121—1122.

Nagel, W. A.: Beobachtungen über das Verhalten einiger wirbelloser Thiere gegen galvanische und faradische Reizung. Arch. gesammt. Physiol. Mensch. u. Thiere. 51. Bd. 11.—12. Heft. Bonn 1892. pag. 624—631.

Nagel, W. A.: Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wasserthieren. Arch. gesammt. Physiol. Mensch. u. Thiere. 53. Bd. 7.—8. Heft. Bonn 1892. pag. 332—347.
— Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca Zoologica. Heft 18. Stuttgart 1894.
— Über Galvanotaxis. Arch. gesammt. Physiol. Mensch. u. Thiere. 59. Bd. 11.—12. Heft. Bonn 1895. pag. 603—642.
Neiman, M.: Gliemežu kurkulu izturiba pret izžušanu. Eksperimenti sakara ar dzivnieku pasivo izplatišanos. Experimentelles über die Widerstandsfähigkeit des Molluskenlaiches gegen Austrocknung. Zur Frage nach der passiven Verbreitung der Tiere. Latvijas Universit. Raksti. Act. Universit. Latviensis. XI. Riga 1924. pag. 447—459.
Nekrassow, A. D.: Einige Bemerkungen über das Entstehen der Urniere bei *Limnaea*. Zool. Anzeig. XXII. Bd. Leipzig 1899. pag. 271—272.
— Zur Verbreitung und Biologie von *Proales gigantea* Glaskott, eines Rädertiers, das in *Lymnaea*-Eiern parasitiert. Russ. Hydrobiol. Zeitschr. IV. Bd. Saratow 1925. pag. 184—189.
— Beobachtungen am Laich von Süßwassertieren. I. Parasiten des Laiches. Russ. Hydrobiol. Zeitschr. VI. Bd. Saratow 1927. pag. 51—58.
— Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwasser-Gastropoden. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. 13. Bd. 1./2. Heft. Berlin 1928. pag. 1—35.
Nelson, W.: Reversed *Limnaea peregra* in Leeds. Naturalist. London 1901. pag. 216.
— Note on Breeding *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*. Naturalist. London 1901. pag. 355.
Neubaur, R.: Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Stettiner Haffs und der Swinemünder Bucht. Zeitschr. Fischer. u. deren Hilfswissensch. Bd. XXV. Neudamm u. Berlin 1927. pag. 245—261.
Nordenskiöld, E.: Några iakttagelser rörande våra vanligare sötvattensmolluskers lif under vintern. Öfvers. Kongl. Vetensk.-Akad. Förhandl. 54. Arg. No. 2. Stockholm 1897. pag. 77—85.
— Östersjöns nutida sötvattensmollusk-fauna jämförd med Ancylussjöns. Bihang Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. XXVI. Bd. Afdel. IV. No. 11. Stockholm 1900.
Nordqvist, O.: Bidrag till kännedomen om Bottniska vikens och norra Östersjöns evertebratfauna. Meddel. Soc. Faun. Flor. Fennica. 17. Häftet. Helsingfors 1890. pag. 83—128.
Nourry, M.: Observations embryologiques de la *Limnaea stagnalis*. Assoc. Franç. Avancement Scienc. Compte Rendu de la 27. Sess., Nantes 1898. 2. Part. Paris 1899. pag. 497—508.
Orlowska, J.: O budowie przewodu pokarmowego u blotniarek (*Lymnaeidae*) europejskich. Über den Bau des Verdauungskanals bei europäischen Lymnaeiden. Sprawozd. posied. Towarz. Nauk. Warszawskiego. Compt. Rend. Soc. Scienc. Varsovie. Wydzial IV. Rok XXV (1932). Zesz. 7—9. Warszawa 1933. pag. 123—128.
Parke, G. H.: *Physa fontinalis* in Brackish Water. Zoologist. Vol. 21. London 1863. pag. 8694.
Patzer, H.: Beiträge zur Biologie der Leberegelschnecke *Galba* (= *Limnaea*) *truncatula* Müller. Zool. Jahrb. Abt. System., Geogr. u. Biol. Tiere. Bd. 53. Jena 1927. pag. 321—372.
Pauly, A.: Über die Wasserathmung der Limnaeiden. München 1877.
Pearce, S. S.: *Ancylus lacustris* floating. Hardwicke's Science Gossip. Vol. XV. London 1879. pag. 207—208.
Peczenik, O.: Über intracellulare Eiweißverdauung in der Mitteldarmdrüse von *Limnaea*. Zeitschr. vergl. Physiol. 2. Bd. 3. Heft. Berlin 1925. pag. 215—225. Taf. I.
Pelseneer, P.: Les organes génitaux de *Auricula*. Ann. Soc. Roy. Malacol. Belgique. Tome XXVIII. Ann. 1893. Bruxelles 1895. pag. LXII—LXIII.
— »Prosobranches« aériens et Pulmonés branchifères. Arch. Biolog. Tome XIV. Liège 1896. pag. 351—393. Pl. XIV—XVIII.
— Études sur des Gastropodes pulmonés. Mém. Acad. Roy. Scienc. Lettr. et Beaux-Arts Belgique. Tome LIV. Fasc. 3. Bruxelles 1901.
— L'hybridation chez les Mollusques. Compt. Rend. Hebdom. Séanc. Acad. Scienc. Tome 168. Paris 1919. pag. 1056—1059.
— Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. Acad. Roy. Belgique. Classe Scienc. Mém. Collect. in —8°. 2. Sér. Tome V. Bruxelles 1920.
— Périodicité diurne dans la ponte, chez des Mollusques. Ann. Soc. Roy. Zoolog. Belgique. Tome LVII. Année 1926. Bruxelles 1927. pag. 34—38.
— Les parasites des Mollusques et les Mollusques parasites. Bull. Soc. Zool. France. Vol. 53. Paris 1928. pag. 158—189.
— Essai d'Éthologie Zoologique d'après l'étude des Mollusques. Acad. Roy. Belgique. Classe Scienc. Publicat. Fondation A. de Potter. No. I. Bruxelles 1935.
Perrot, J. L.: A propos du nombre des chromosomes dans les 2 lignées germinales du

Gastéropode hermaphrodite *Limnaea stagnalis* (variété *rhodani*). Rev. Suisse Zool. Tome 41. Genève 1934. pag. 693—697.

Piéron, H.: La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. Compt. Rend. Hebdom. Séanc. Acad. Scienc. Tome CIIIL. Paris 1908. pag. 279—280.

— La loi d'évanouissement des traces mnémoniques en fonction du temps chez la Limnée. Compt. Rend. Hebdom. Séanc. Acad. Scienc. Tome CXLIX. Paris 1909. pag. 513—516.

— La loi de l'oubli chez la Limnée. Archiv. Psychol. Tome IX. No. 33. Genève 1909. pag. 39—50.

— Le sens chimique des Limnées. Assoc. Franç. Avancement Scienc. Compte Rendu de la 37. Sess. Paris 1909. pag. 603—608.

Pilossian, V.: Étude sur la structure de l'oeil chez les gastéropodes du genre *Physa, Physa acuta,* Drap., *Physa hypnorum,* Drap., *Physa fontinalis,* Drap. Université de Genève. Fac. Scienc. Thèse No. 492. Genève 1912.

Pötzsch, O.: Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontogen. Thiere. 20. Bd. Jena 1904. pag. 409—438. Taf. 28—30.

Popovici-Baznosanu, A.: L'influence de quelques facteurs sur l'accroissement des Gastéropodes d'eau douce. Arch. Zool. Expér. Génér. Tome 60. Fasc. 6. Paris 1921. pag. 501—521.

— Experiente asupra cresterei si autofecundatiei la *Lymnaea stagnalis.* Expériences sur l'accroissement et l'autofécondation chez *Lymnaea stagnalis.* Intâiul Congr Nation. Naturalist. România. I. Congr. Nation. Naturalistes Roumanie. 1928. Cluj 1930. pag. 367—378.

Potonié, H. W.: Experimentell-kritische Untersuchung über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. Biolog. Zentralbl. 44. Bd. Leipzig 1924. pag. 16—57.

Probst, G.: Über den Sauerstoffverbrauch in der Lunge von *Planorbis corneus* und *Limnaea stagnalis* und die Bedeutung des Hämoglobins für die Lungenatmung von *Planorbis.* Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges. Bd. 114. Altdorf 1933. pag. 386—387.

Rabl, C.: Die Ontogenie der Süßwasser-Pulmonaten. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 9. Bd. Jena 1875. pag. 195—240. Taf. VII—IX.

— Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. 5. Bd. Leipzig 1879. pag. 562—660. Taf. XXXII—XXXVIII.

Raffy, A., et Fischer, P. H.: Utilisation de l'oxygène gazeux et de l'oxygène dissous chez les Pulmonés aquatiques. Compt. Rend. Hebdom. Soc. Biolog. Tome 112. Paris 1933. pag. 782—784.

Rajat, H.: L'action du chlorure de sodium sur les mollusques aquatiques. Compt. Rend. Hebdom. Soc. Biolog. Tome 80. Paris 1917. pag. 172.

Reibisch, J.: Die Bodenfauna von Nord- und Ostsee. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 24. Jahresvers. Berlin 1914. pag. 221—235.

Reichmuth, W.: Die Leberegelschnecke *Galba truncatula* Müll. Zugleich ein Beitrag zur Systematik der Süßwasserschneckenfamilie *Lymnaeidae.* Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. 31. Bd. 2. Heft. Berlin 1936. pag. 207—244.

Retzius, G.: Die Spermien der Gastropoden. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. XIII. No. 1. Stockholm 1906.

Riech, F.: Beiträge zur Kenntnis der litoralen Lebensgemeinschaften in der poly- und mesohalinen Region des Frischen Haffes. Schrift. Physikal.-ökonom. Ges. Königsberg i. Pr. 65. Bd. Heft 1. Königsberg i. Pr. 1926. pag. 32—47.

— Faunistische und experimentell-biologische Untersuchungen über die Tierwelt, insbesondere der Parasiten des Frischen Haffes. Schrift. Königsberg. Gelehrt. Ges. Naturwiss. Kl. 4. Jahrg. Heft 8. Halle (Saale) 1927. pag. 127—283.

Rieper, H.: Studien an *Succinea.* Annal. Soc. Roy. Zool. Malacolog. Belgique. Tome XLVII. Bruxelles 1912. pag. 125—192. Pl. III—IV.

Rolle, G.: Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 43. Bd. Jena 1908. pag. 373—416. Taf. XIV—XV.

Roszkowski, W.: Note sur l'appareil génital de *Limnaea auricularia* L. et *Limnaea ovata* Drap. Zool. Anzeig. XLIV. Bd. Leipzig und Berlin 1914. pag. 175—179.

— Contribution à l'étude des Limnées du Lac Léman. Rev. Suisse Zool. Tome 22. Genève 1914. pag. 457—539. Pl. 14—17.

— Przyczynek do znajomości anatomii narzadów plciowych u blotniarek podrudzaju *Gulnaria* Leach. Contribution à l'étude de l'anatomie de l'appareil génital chez Limnées du sous-genre *Gulnaria* Leach. Sprawozd. posied. Towarz. Nauk. Warszawskiego. Compt. Rend. Soc. Scienc. Varsovie. Wydzial nauk Matem. i Przyrodn. Rok VII. Zesz. 1. Warszawa 1914. pag. 1—12.

— Muszle blotniarki pospolitej (*Limnaea ovata* Drap.). Les coquilles de *Limnaea ovata* Drap. Compt. Rend. Soc. Scienc. Varsovie. VIII. Ann. Fasc. 6. Warszawa 1915. pag. 383—388.

Roszkowski, W.: O budowie pochewek pracia u blotniarek (*Limnaea* Lam.). Sur la structure des poches du pénis chez les Limnées (*Limnaea* Lam.). Trav. Soc. Scienc. Varsovie. III. Cl. scienc. mathém. et natur. No. 9. Warszawa 1915. pag. 1—55. Tabl. I—II.
— Przyczynki do poznania rodziny *Lymnaeidae*. Cześć VI. Aparat płciowy *Galba truncatula* (Müll.). Contributions à l'étude de la famille des *Lymnaeidae*. VI. Appareil génital de *Galba truncatula* (Müll.). Arch. nauk Biolog. Towarz. Nauk. Warszawskiego. Tom I (1922). Zesz. 5. Lwów, Warszawa 1923.
— Materjały do poznania rodziny *Lymnaeidae* VII. Budowa gruczołu przyprątnego u blotniarek. Contributions to the study of the Family *Lymnaeidae* VII. The structure of the prostate of the *Lymnaeidae*. Annal. Zoolog. Mus. Polon. Histor. Natur. Tom V. Zesz. 1. Warszawa 1926. pag. 1—14. Tab. I.
Rotarides, M.: Mikroskopische Untersuchung der roten Variante von *Planorbarius corneus* L., zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Schneckenparasiten. Zool. Anzeig. Bd. 103. Leipzig 1933. pag. 213—217.
— Bemerkungen zur Rolle der subepithelialen Drüsen bei den Lungenschnecken. Arbeit. I. Abt. Ungar. Biolog. Forschungsinstit. Vol. VI. Tihany 1933. pag. 33—43.
— A megtapadó (sessilis) vízi csigák környezettani stb. jellemzése az Ancylidákon végzett szövettani vizsgálatok alapján. Ökologische Charakterisierung der seßhaften (*sessilen*) *Wasserschnecken, auf Grund histologischer Untersuchungen an* den Ancyliden. Matem. és Természett. Értes. A. M. Tud. Akad. III. Osztál. Folyóir. Mathem. u. Naturwiss. Anzeig. Ungar. Akad. Wissensch. LI. Köt. Budapest 1934. pag. 671—682.
— Zum Formproblem des Schneckenfußes. Zool. Anzeig. Bd. 108. Leipzig 1934. pag. 165—178.
— Über die Länge der Zilien auf der Außenhaut der Schnecken. Arbeit. I. Abt. Ungar. Biolog. Forschungsinstit. Vol. VII. Tihany 1934. pag. 80—85.
Sarasin, P. B.: Über drei Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. Arb. zool.-zootom. Instit. Würzburg. VI. Bd. Wiesbaden 1883. pag. 91—108. Taf. IX.
Schermer, E.: Biologische Untersuchungen in der Untertrave bei Lübeck zwischen der Struckfähre und der Herrenbrücke. Mitteil. Geograph. Ges. u. Naturhist. Mus. Lübeck. 2. Reihe. Heft 27. Lübeck 1916. pag. 25—61.
— Zur Molluskenfauna der Umgebung der Stadt Schleswig. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 50. Jahrg. Frankfurt a. M. 1918. pag. 138—146.
— Mitteilungen über das Vordringen von Meerestieren im Brack- und Süßwasser. Schrift der ZSB für Meereskunde. Nr. 2. Büsum 1920. pag. 46—51.
— Unsere Schnecken und Muscheln. Leben, Pflege und Zucht einheimischer Arten. Bibliothek für Aquarien- und Terrarienkunde. Heft 14/15. Braunschweig 1921.
— Süßwassermollusken im Salzwasser. Monatsschr. Seeaquar. u. alle Gebiet. Meereskunde. Heft 4. Braunschweig 1924. pag. 87—90.
Schlesch, H.: Revidiertes Verzeichnis der dänischen Land- und Süßwassermollusken mit ihrer Verbreitung. Arch. Molluskenk. 66. Jahrg. Frankfurt a. M. 1934. pag. 233—312.
— Zur Kenntnis der Molluskenfauna des Ostbaltikums mit Berücksichtigung der in Lettland vorkommenden Arten. Korrespondenzbl. Naturf.-Ver. Riga. Bd. LIX. Riga 1927. pag. 92—124.
Schmid, G.: Verhalten von *Planorbis* zu Purpurbakterien. Arch. Molluskenk. 66. Jahrg. Frankfurt a. M. 1934. pag. 140—142.
Schmidt, W.: Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 48. Bd. Jena 1912. pag. 515—562. Taf. 25.
Schneider, O.: Die Tierwelt der Nordsee-Insel Borkum unter Berücksichtigung der von den übrigen ostfriesischen Inseln bekannten Arten. Abhandl. herausgeg. Naturwissensch. Ver. Bremen. XVI. Bd. 1. Heft. Bremen 1898. pag. 1—174.
Schoddyn, R.: *Observations biologiques en Micro-aquarium*. Annal. Biolog. Lacustre. Tome XIV. Fasc. 1 et 2. Bruxelles 1925. pag. 39—47.
Schwartz, A.: Versuche über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluß. Arch. gesammt. Physiol. Mensch. u. Thiere. Bd. 121. Bonn 1908. pag. 411—415.
Seifert, R.: Beiträge zur Kenntnis der Bodenfauna der Gewässer um Hiddensee. Mitteil. Naturwiss. Ver. Neuvorpommern u. Rügen in Greifswald. 60. Jahrg. 1932. Greifswald 1933. pag. 36—56.
Seligo, A.: Änderungen in der Zusammensetzung der Tierwelt des Frischen Haffes. Verhandl. Intern. Vereinig. theor. u. angewandt. Limnologie. III. Bd. II. Teil. Stuttgart 1927. pag. 434—443.
Semper, C.: Über die Wachsthums-Bedingungen des *Lymnaeus stagnalis*. Verhandl. Physik.-Medic. Ges. Würzburg. Neue Folge. IV. Bd. Würzburg 1873. pag. 50—79.
— Über die *Wachsthums-Bedingungen des Lymnaeus stagnalis*. Arb. Zool.-Zootom. Inst. Würzburg. I. Bd. Würzburg 1874. pag. 137—167. Taf. VII—IX.
Sharp, B.: Beiträge zur Anatomie von *Ancylus fluviatilis* (O. F. Müller) und *Ancylus lacustris* (Geoffroy). Inaug.-Dissert. Würzburg. Würzburg 1883.
Siebold, C. T. v.: Über das Anpassungs-Vermögen der mit Lungen athmenden Süß-

wasser-Molluscen. Sitzungsber. mathem.-physik. Cl. k. b. Akad. Wissensch. München. Bd. V. München 1875. pag. 39—54.
Simroth, H.: Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. Zeitschr. wissensch. Zool. 26. Bd. Leipzig 1876. pag. 227—349. Taf. XV—XXI.
— Über das Gleiten der Schnecken an der Oberfläche des Wassers (Schwimmen). Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 19. Jahrg. Frankfurt a. M. 1887. pag. 148—149.
Simroth, H., und Hoffmann, H.: Pulmonata. In: H. G. Bronn: Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. III. Bd. Mollusca. II. Abt. 2. Buch. Leipzig 1908—1928.
Skramlik, E. v.: Forschungen über die Herztätigkeit bei Wirbellosen. Forschung. u. Fortschr. 7. Jahrg. Berlin 1931. pag. 41—42.
Slugocka, M.: Recherches sur l'appareil génital des Gastéropodes pulmonés du genre *Physa*. Rev. Suisse Zool. Tome 21. No. 3. Genève 1913. pag. 75—109. Pl. 3—4.
Soffel, K.: Fortpflanzung von *Planorbis corneus*. Zool. Beobachter. XLVII. Jahrg. Frankfurt a. M. 1906. pag. 84—85.
Soós, A.: Morphologie und Histologie des Geschlechtsapparates der ungarischen *Planorbis*-Arten. Állatt. Közlemények. XXXII. Köt. Budapest 1935. pag. 21—46. Tab. I—II.
Soós, L.: Zur systematischen Anatomie der ungarischen Pulmonaten. Ann. Histor.-Natur. Mus. Nation. Hungarici. Vol. XV. Budapest 1917. pag. 1—165.
Sporleder, A.: Beobachtungen an lebenden Schnecken. Malakozool. Blätt. X. Bd. Cassel 1863. pag. 146—152.
Stammer, H. J.: Die Fauna der Ryckmündung, eine Brackwasserstudie. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere. 11. Bd. Berlin 1928. pag. 36—101.
Stubbs, A. G.: The Land and Freshwater Shells of Tenby, South Wales. Journ. of Conch. Vol. IX. No. 12. Leeds 1900. pag. 358—364.
Sturtevant, A. H.: Inheritance of Direction of Coiling in *Limnaea*. Science. New Ser. Vol. LVIII. New York 1923. pag. 269—270.
Szidat, L.: Über Hautinfektionen bei Bluttrematoden, insbesondere bei *Bilharziella polonica* Kow. Verhandl. Deutsch. Dermatol. Ges. 16. Kongr. Arch. Dermatol. u. Syphil. 160. Bd. Berlin 1930. pag. 304—308.
Taylor, J. W.: The variation of *Limnaea peregra* (Müll.). Journ. of Conch. Vol. VI. Leeds 1891. pag. 284—306.
— Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles. Leeds 1894—1921.
Techow, G.: Mißbildungen bei der Fühlerregeneration von Süßwasserschnecken. Zool. Anzeig. XXXV. Bd. Nr. 11. Leipzig 1910. pag. 321—324.
— Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden. Arch. Entwicklungsmech. Organismen. 31. Bd. 2. Heft. Leipzig 1910. pag. 258—288.
Thiele, J.: Mollusca, Weichtiere. In: A. Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 19. Jena 1909. pag. 1—46.
— Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena 1929—1935.
Trechmann, C. T.: *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*, in Durham. Naturalist. London 1906. pag. 113—114.
Turek, R.: Chemisch-analytische Untersuchungen an Molluskenschalen. Arch. Naturgesch. Neue Folge. Bd. 2. Leipzig 1933. pag. 291—302.
Turner, F. M.: The Rate of Growth of *Limnaea peregra*. Naturalist. London 1926. pag. 231—235.
— On the Effect of Overcrowding on the Growth of the Water Snails *Limnaea pereger* and *L. stagnalis*. Essex Naturalist. Vol. XXII. Part I. Stratford 1927. pag. 48—57. Pl. 3—4.
Uličny, J.: Über die Mundwerkzeuge von *Ancylus fluviatilis* und *Velletia lacustris*. Verhandl. naturforsch. Ver. Brünn. XXVI. Bd. Brünn 1888. pag. 120—123. Taf. I.
Välikangas, J.: Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verhandl. Intern. Vereinig. theor. u. angewandt. Limnologie. VI. Bd. 1. Teil. Stuttgart 1933. pag 62—112.
Vanhöffen, E.: Die niedere Tierwelt des Frischen Haffs. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1917. Berlin 1917. pag. 113—147.
Varigny, H. de: Recherches sur le Nanisme expérimental. Contribution à l'étude de l'influence du Milieu sur les organismes. Journ. Anat. et Physiol. 30. Année. Paris 1894. pag. 147—188.
— Note sur la période de croissance chez *Lymnaea stagnalis*. Bull. Muséum Hist. Natur. Tome I. Paris 1895. pag. 131—132.
Vlès, F.: Observations sur la locomotion d'*Otina otis* Turt. Remarques sur la progression des Gastéropodes. Bull. Soc. Zool. France. Tome XXXVIII. Paris 1913. pag. 242—250.
Vogel, H.: Cerkarien-Dermatitis in Deutschland. Klinische Wochenschr. 9. Jahrg. Berlin u. München 1930. pag. 883—886.
Wagin, W. L.: *Chaetogaster limnaei* K. Baer als Cercarienvertilger. Zool. Anzeig. 95. Bd. Leipzig 1931. pag. 55—59.
Wagner, H.: Zur Variation von *Limnaea* und biometrische Untersuchungen an *Planorbis*. Zool. Anzeig. Bd. 80. Heft 7/9. Leipzig 1929. pag. 183—193.

Walter, H. E.: The Behavior of the Pond Snail *Lymnaeus elodes* Say. Cold Spring Harbor Monographs. VI. Brooklyn 1906.
Walton, C. L.: Liver Rot of Sheep, and Bionomics of *Limnaea truncatula* in the Aberystwyth Area. Parasitology. Vol. X. No. 2. Cambridge 1918. pag. 232—266.
Walton, C. L., and Jones, W. N.: Further Observations on the Life-history of *Limnaea truncatula*. Parasitology. Vol. XVIII. Cambridge 1926. pag. 144—147.
Walton, C. L., and Wright, W. R.: Hydrogen-Ion Concentration and the Distribution of *Limnaea truncatula* and *L. peregra*, with a Note bearing on Mosquitoes. Parasitology. Vol. XVIII. Cambridge 1926. pag. 363—367.
Weber, A.: Einfluß der Nahrung auf die Farbe von Tier und Schale einiger Wasserschnecken. Zool. Jahrb. Abt. System. Geogr. u. Biol. Tiere. Bd. 42. 5./6. Heft. Jena 1920. pag. 465—492.
Weigmann, R.: Über das Vorkommen von Spiralastern in den Richtungsspindeln von *Physa fontinalis* L. und *Limnaea stagnalis* L. Zeitschr. wissensch. Zool. 131. Bd. Leipzig 1928. pag. 255—268.
Westerlund, C. A.: Synopsis Molluscorum Extramarinorum Scandinaviae (Sueciae, Norvegiae, Daniae et Fenniae). Act. Soc. Faun. Flor. Fennica. Vol. XIII. No. 7. Helsingfors 1897.
Wierzejski, A.: Embryologie von *Physa fontinalis* L. Zeitschr. wissensch. Zool. 83. Bd. Leipzig 1905. pag. 502—706. Taf. XVIII—XXVII.
Willem, V.: Note sur le procédé employé par les Gastéropodes d'eau douce pour glisser à la surface du liquide. Bull. Acad. Roy. Scienc. Lettr. et Beaux-Arts Belgique. 3. Sér. Tome XV. Bruxelles 1888. pag. 421—430.
—. La vision chez les Gastéropodes Pulmonés. Contributions à l'étude physiologique des organes des sens chez les Mollusques. I. Arch. Biol. Tome XII. Liège 1892. pag. 57—98. Pl. III.
— Prosobranches aériens et Pulmoné aquatique. Bull. Acad. Roy. Scienc. Lettr. et Beaux-Arts Belgique. 3. Sér. Tome 29. Bruxelles 1895. pag. 73—83.
— Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance. Bull. Acad. Roy. Scienc. Lettr. et Beaux-Arts Belgique. 3. Sér. Tome 32. Bruxelles 1896. pag. 563—577.
Willer, A.: Vergleichende Untersuchungen an Strandgewässern. Verhandl. Intern. Vereinig. theor. u. angewandt. Limnologie. V. Bd. 1. Teil. Stuttgart 1931. pag. 197—231.
Williams, J. W.: The Fluid emitted by *Limnaea stagnalis*. Journ. of Conch. Vol. VI. Leeds 1889. pag. 122—123.
Winterstein, H.: Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena 1911 ff.
Wolfson, W.: Die embryonale Entwicklung des *Lymnaeus stagnalis*. Bull. Acad. Imp. Scienc. St.-Pétersbourg. Tome XXVI. St.-Pétersbourg 1880. pag. 79—97.
Wolvekamp, H. P.: Untersuchungen über den Sauerstofftransport durch Blutpigmente bei *Helix*, *Rana* und *Planorbis*. Zeitschr. vergl. Physiol. 16. Bd. Berlin 1932. pag. 1—38.
Wrede, W. L.: Über die Abwehrreaktion von *Physa*. Biologische Mitteilung I. Zool. Jahrb. Abt. allgem. Zool. Physiol. Tiere. Bd. 44. Heft 2. Jena 1927. pag. 315—322.
Wundsch, H. H.: Ausscheidungen der Wasserschnecke *Limnaea peregra* (Müll.) als raschwirkendes Fischgift. Zeitschr. f. Fischerei u. deren Hilfswiss. Bd. XXVIII (1930). Heft 1. Neudamm u. Berlin 1930. pag. 1—12.
Zaunick, R.: Symbiose zwischen Algen und Süßwassermollusken. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. 46. Jahrg. Frankfurt a. M. 1914. pag. 145—155.
Zimmermann, K.: Süßwasserschnecken. (Planorbiden Unter-Gattung *Gyraulus* Ag.). Beiträge aus dem Zool. Institut der Universität Rostock zur Kenntnis der Mecklenburgischen Fauna. 4. Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg. Neue Folge. 2. Bd. Rostock 1927. pag. 98—102.

Nach Abschluß der Bearbeitung ist von erwähnenswerten Schriften noch erschienen:

Adensamer, W.: Einiges über Entwicklung und Embryonen der Spitzhornschnecke (*Limnaea stagnalis* L.) im Anschluß an die Aufsätze über Bewegung an Embryonen v. *Pleurodeles* u. *Amblystoma*. Blätt. Aquar. Terrar. Kunde. 47. Jahrg. Stuttgart 1936. pag. 178—182.
Ankel, W. E.: Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. E.V. 40. Jahresvers. Leipzig 1938. pag. 223—295.
Benthem Jutting, T. van: A freshwater Pulmonate (*Physa fontinalis* [L.]) inhabited by the larva of a Non-biting Midge (*Tendipes* [*Parachironomus*] *varus* Gtgh.). Arch. Hydrobiol. Bd. XXXII. Stuttgart 1938. pag. 693—699.
Berg, K.: Studies on the Bottom Animals of Esrom Lake. Kong. Danske Videnskab. Selsk. Skrift. Naturv. og Mathem. Afdel. 9. Raekke. Bd. VIII. København 1938. pag. 1—255. Pl. I—XVII.
Bloch, S.: Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süßwasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse. Rev. Suisse Zool. Tome 45. Genève 1938. pag. 157—220.

Boettger, C. R.: Das Verhalten rotblütiger Schnecken gegenüber Kohlenoxyd. Zeitschr. wissenschaftl. Zool. Bd. 153. Leipzig 1940. pag. 219—237.
Boycott, A. E.: The Habitats of Fresh-Water Mollusca in Britain. Journ. Animal Ecology. Vol. 5. No. 1. Cambridge 1936. pag. 116—186. Pl. 3—4.
Bryant, A.: An Experimental Investigation into the pH Range of Various Species of *Lymnaea*. Proc. and Transact. Liverpool Biolog. Soc. Vol. XLIX. Liverpool 1936. pag. 8—16.
Diver, C., and Andersson-Kottö, J.: Sinistrality in *Limnaea peregra* (Mollusca, Pulmonata): The Problem of Mixed Broods. Journ. Genetics. Vol. XXXV. No. 3. Cambridge 1938. pag. 447—525.
Dušková, V.: The Influence of the Season of the Year and the Parenteral Application of Thyroid Gland on the Metabolism of the Mollusc *Limnaea palustris*. Biolog. General. Bd. XII. Wien u. Leipzig 1937. pag. 455—477.
Eigenbrodt, H.: Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. 37. Bd. 4. Heft. Berlin 1941. pag. 735—791.
Elo, J. E.: Das Nervensystem von *Limnaea stagnalis* (L.) Lam. Annal. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo. Tom. 6. No. 4. Helsinki 1938.
Jaeckel, S.: Zur Ökologie der Mollusken des Darßes. Arch. Molluskenk. 68. Jahrg. Frankfurt a. M. 1936. pag. 167—193.
— Die Mollusken der Schlei. In R. Neubaur u. S. Jaeckel: Die Schlei und ihre Fischereiwirtschaft (Fortsetzung und Schluß). Schrift. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein. Bd. XXII. Heft 1. Kiel u. Leipzig 1937. pag. 225—230.
— Seltene Landschnecken in Schleswig-Holstein. Schrift. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein. Bd. XXII. Heft 2. Kiel u. Leipzig 1938. pag. 319—332.
Krüger, F.: Über Verbreitung und Bedeutung des Hämoglobins bei wirbellosen Tieren. Biolog. General. Bd. XV. Heft 3—4. Wien 1942. pag. 456—484.
Larambergue, M. de: Étude de l'autofécondation chez les Gastéropodes Pulmonés. Recherches sur l'aphallie et la fécondation chez *Bulinus* (*Isidora*) *contortus* Mich. Bull. Biolog. France et Belgique. Tome LXXIII. Fasc. 1—2. Paris 1939. pag. 19—231. Pl. III—V.
Lindroth, A.: Die biologische Bedeutung des „Hämoglobins" (Erythrocruorins) der Wirbellosen. Ergebn. d. Biologie. 19. Band. Berlin 1943. pag. 324—374.
Ludwig, W.: Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. I. Untersuchungen an Süßwassermollusken und -arthropoden. Zeitschr. vergl. Physiol. 24. Bd. Berlin 1937. pag. 319—342.
— Über den Zusammenhang zwischen Körpergröße, Lokomotionsgeschwindigkeit, Herzschlagfrequenz und anderer Körperfrequenzen bei Wirbellosen. Arbeit. Ungar. Biolog. Forschungsinstit. Vol. X. Tihany 1938. pag. 93—100.
Precht, H.: Zur Kopulation und Eiablage einiger Planorbiden. Zool. Anzeig. Bd. 115. Heft 3/4. Leipzig 1936. pag. 80—89.
— Der Beginn der Luftatmung bei Planorbiden und deren Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Zool. Anzeig. Bd. 115. Heft 5/6. Leipzig 1936. pag. 113—125.
— Die Resistenz gegen Austrocknung bei Planorbiden. Zool. Anzeig. Bd. 128. Heft 5/6. Leipzig 1939. pag. 124—135.
— Die Lungenatmung des Süßwasserpulmonaten (zugleich ein Beitrag zur Temperaturabhängigkeit der Atmung). Zeitschr. vergl. Physiol. 26. Bd. Berlin 1939. pag. 696—739.
Schermer, E.: Süßwassermollusken im Brackwasser an der Ostseeküste der Nordmark. Die Heimat. Jahrg. 48. Flensburg 1938. pag. 19—25.
Schlesch, H.: Bemerkungen über die Verbreitung der Süßwasser- und Meeresmollusken im östlichen Ostseegebiet. Tartu Ülikooi juures oleva Loodusuurijate Selts aruanded. Vol. XLIII. 1936. Tartu 1937. pag. 37—64.
Seifert, R.: Die Bodenfauna des Greifswalder Boddens. Ein Beitrag zur Ökologie der Brackwasserfauna. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere. 34. Bd. Berlin 1938. pag. 221—271.
Skramlik, E. v.: Über den Kreislauf bei den Weichtieren. Ergebn. d. Biologie. 18. Bd. Berlin 1941. pag. 88—286.
Wesenberg-Lund, C.: Ferskvandsfaunaen. Biologisk Belyst. Invertebrata. København 1937. (Deutsche Ausgabe: Biologie der Süßwassertiere. Wirbellose Tiere. Wien 1939.)