

Untersuchungen an marinen Gastropoden.

Pigment, Lokomotion, Phylogenetisches.

Von

Dr. H. Simroth.

Mit 7 Figuren im Text und Tafel XXI.

Eingegangen am 17. Februar 1914.

Ein Aufenthalt in Neapel zu Anfang des letzten Herbstes gab mir Gelegenheit zu einigen biologischen Beobachtungen an Meeresschnecken. Sie hielten sich im allgemeinen an das Material, das sich zufällig in der Stazione lebend einfand, in erster Linie an die Opisthobranchien. Da schien sich ein erfreulicher Weg zu eröffnen, auf dem über verschiedene Fragen, welche im Laufe der Jahre bei der Untersuchung von Landpulmonaten aufgetaucht waren, Klarheit zu erlangen oder doch wenigstens der Lösung ein beträchtliches Stück näher zu kommen war. Darüber möchte ich berichten.

I. Über Pigmentierung.

A. Allgemeine Bemerkungen.

Die Anschauungen über die Bedeutung des Kolorits der Tiere haben teils durch die Beobachtung des Pigments und die experimentelle Behandlung der Färbung und des Farbenwechsels, teils durch die Fortschritte der physiologischen Ophthalmologie in neuerer Zeit mancherlei Wandlungen durchgemacht. Wir sind vorsichtiger geworden in der biologischen Deutung des Kleides. Die Grundlage der ganzen Materie bildet nach wie vor wohl die allgemeine Anpassung des Kolorits an die Farbe der Umgebung als ein Produkt der natürlichen Selektion, vermittelt durch das Auge der Verfolger, soweit es Farben zu unterscheiden vermag, womit —

gegen früher — eine beträchtliche Einschränkung gegeben ist. Für die Entstehung des Kolorits gewinnt wohl die Annahme direkter Farbenphotographie immer mehr an Boden, die Pigmente können durch Lichtstrahlen von bestimmter Wellenlänge zu gleichsinniger Abstimmung gebracht werden, so daß sie aus dem zusammengesetzten weißen Sonnenlicht Lichtwellen von der gleichen Länge zurückwerfen, wie ihre Umgebung. Man möchte da wohl zuerst an die braunen und schwarzen Pigmente denken, welche sich nicht durch einfache Spektralfarben darstellen lassen, sondern nur durch komplizierte Zusammenwirkung von solchen wiedergegeben werden können. Dabei hat man wohl die Empfindung, daß bei der Herausbildung der Pigmente Stoffe abgespalten werden, welche einfache Spektralfarben wiedergeben, Rot, Gelb usw. Diese machen auf unser Auge den stärkeren Eindruck, sie sind es, welche die Natur zu besonderen Zwecken verwendet, sagen wir kurz, als Trutz- oder Putzfarben, also zur Abschreckung oder bei der geschlechtlichen Zuchtwahl, worüber sich ja genug Diskussionen erhoben haben. Man könnte also von genuinen Pigmenten und von Abfällen reden und den ersteren die allgemeine primäre Anpassung übertragen, den letzteren aber mehr sekundäre, zu einzelnen bestimmten Zwecken. Ob dabei die genuinen Pigmente wirklich die ursprünglichen sind oder in letzter Wurzel erst, dem Spektrum folgend, auf anfängliches Rot zurückgehen — eine Auffassung, die ich wiederholt zu begründen versucht habe —, wird hier beiseite gelassen.

Es ist wohl kaum nötig, den Sinn der vorstehenden Zeilen ausführlich an Beispielen zu erläutern. Die Schmetterlinge zeigen ihn ohne weiteres. Das Schutzkleid der Ordensbänder etwa besteht aus einem schwärzlichen und bräunlichen Mosaik. Die lebhaften Farben der Hinterflügel waren Abfälle, die sich erhalten konnten, da sie, dem Lichte nicht ausgesetzt, von der Naturauslese nicht berücksichtigt werden. Dabei folgt die konzentrische Anordnung der Farben auf den Hinterflügeln dem mechanischen oder chemischen Gesetz, das GEBHARDT für diese Organe nachgewiesen hat¹⁾. Für den nahen chemischen Zusammenhang des einfachen roten und gelben Pigments spricht die Erinnerung an eine mündliche Mitteilung des verstorbenen Dr. REY. Als ihm auffiel, daß von einer bestimmten Stelle oft wiederholt die seltene gelbflügelige Varietät eines roten

¹⁾ GEBHARDT, Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der LIESEGANGSchen Niederschläge in Kolloiden. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1912.

Ordensbandes in den Handel gebracht wurde, suchte er der »Zucht« experimentell nachzugehen und fand, daß Salzsäuredämpfe genügen, um die normale Form post mortem in die Varietät überzuführen. Der Ausschluß der Naturauslese ergibt sich ohne weiteres. Die Geschlechter sind in der Zeichnung nicht verschieden, und die Tiere fliegen nur ausnahmsweise bei Tage. Trutz- oder Ekelfarben würden ja auch in der Ruhe gezeigt und müßten sich mit einem ganz anderen, trägen Benehmen der Schmetterlinge verbinden, wie bei den *Zygaenen* etwa. Und wenn der Versuch, für die *Catocala* doch noch eine biologische Bedeutung der Färbung in darwinistischem Sinne herauszurechnen, schließlich doch glücken sollte, so genügt es, die Bemerkungen auf die Unterseiten der Hinterflügel zu beziehen, die gleichfalls das Rot tragen, die aber meines Wissens bisher noch von keiner Spekulation in Angriff genommen sind.

So einfach wie bei den Ordensbändern bleibt aber der Zusammenhang nicht immer. Die Spektralfarben sind keineswegs überall nur indifferente Abfälle, sondern übernehmen oft genug, je nach der Umgebung, die Aufgabe der schützenden Anpassung. Es braucht nur darauf hingewiesen zu werden, daß das Pigment der Insekten häufig an das mit der pflanzlichen Nahrung aufgenommene Chlorophyll anknüpft. Entsprechend hat unter den marinen Gastropoden etwa *Doto* die rote Färbung der Florideen, auf denen sie lebt.

Ein zweiter Gesichtspunkt bringt die Pigmente zur Respiration in Beziehung. Die Nachbarschaft beider Funktionen in der Haut, dem ursprünglichen Areale der Atmung, legt den Gedanken an den Zusammenhang nahe genug, wobei es zweifelhaft bleibt, ob man die Pigmente als Reste irgendwelcher bei der Atmung bewirkter Umsetzungen, in diesem Falle also schlechtweg als Abfälle zu betrachten habe, oder ob ihnen eine aktive Rolle bei der Vermittlung des Gasaustausches zufalle, mag er in Sauerstoffaufnahme oder in Kohlensäureabgabe bestehen oder in beiden. Von bestimmten Blutfarbstoffen, dem Hämoglobin in erster Linie, kennen wir sie. Ist der Kreis damit erschöpft? Deutet, um nur einen Fall von uns selber zu nennen, die Überführung von Leberfarbstoffen durch die Blutbahn in die Haut in ähnlicher Richtung? Bildet sie vielleicht die Grundlage für die Anpassung an das Tropenklima und die Herausbildung der dunklen Rassen? Hier sehen wir ein Durcheinandergehen innerer und äußerer Pigmente, ohne ihre Wirksamkeit scharf abgrenzen zu können oder auch nur ein Verständnis dafür zu haben, ob sie Abfälle sind bei der Atmung oder bei anderen Umsetzungen, ob ihnen gar

keine Funktion zukommt, oder eine respiratorische oder auch irgendeine andere.

Hier ist wohl der Punkt, wo neuerdings FUCHS einzusetzen sucht. Wenn er in Übereinstimmung mit modernen Anschauungen als die physiologische Funktion der Pigmentzellen die Aufnahme strahlender Energie, namentlich der Wärme, betrachtet (Naturwissenschaften Bd. I), so steht er, im Grunde genommen, auch wieder auf dem Boden früherer Forscher, die, wie LEUCKART u. a., die erste Anlage eines Auges in der Verbindung eines Nerven mit einem dunklen Pigmentfleck finden wollten, so zwar, daß zunächst der Temperaturunterschied zur Wahrnehmung kam. Inzwischen haben sich die Ansichten geändert, freie Nervenendigungen ohne Pigment sollen dem Wärmesinn dienen können, während ebenso farblose Zellen, ebenfalls ohne Farbstoff, die Lichtwellen aufnehmen, so daß dazutretendes Pigment zunächst lediglich durch Abhalten von Seitenlicht die Richtung der Strahlen erkennen läßt. Wie dem auch sei, FUCHS betrachtet den Farbenwechsel in erster Linie als ein Mittel zur Wärmeregulierung. Daher soll er fehlen unter den Wirbeltieren bei den Homoeothermen, welche andere Mittel für die Regulierung erworben haben, unter den Arthropoden aber bei den Tracheaten, welche die innere Wärme durch die Tracheenluft nach Bedarf ändern können. Daher bleibt er hier auf die Kruster beschränkt, wo er ja in neuerer Zeit durch KEEBLE und GAMBLE, BAUER und DEGNER u. a. studiert worden ist in dem reichen Spiel bunter, dunkler, blauer, roter und gelber und grellweißer Chromatophoren. In dem Nachwort, das PÜTTER dem Aufsatz von FUCHS anfügt, wird auf der einen Seite, was uns hier nichts angeht, darauf hingewiesen, daß auch den Reptilien andere Mittel zur Wärmeregulierung nicht ganz fehlen, daß vielmehr auch hier der Hautpanzer wasserdurchlässig sein kann, auf der andern Seite wird namentlich die von FUCHS angenommene Bedeutung des Farbenwechsels bei den Krustern in Frage gestellt. Eine solche Beziehung zur Wärme sei nur möglich in der Luft, aber nicht im Wasser, bei der ganz verschiedenen Wärmekapazität der beiden Medien, läßt sich doch selbst bei Fischen nur ausnahmsweise, und dann bei hervorragend guten Schwimmern, eine durch Muskelarbeit bewirkte Temperaturerhöhung nachweisen. Den biologischen Wert des Farbenwechsels in anderer Richtung, als Mittel zur schützenden Anpassung an das Kolorit der Umgebung, lasse ich hier außer Betracht. Dagegen scheint mir eine andere Tatsache wichtig, der Umstand nämlich, daß sich auch bei den Krustern der Farbenwechsel

auf die Wasserbewohner beschränkt, aber bei den Krebsen des Landes meines Wissens fehlt. So ist unter den Isopoden *Idothea entomon* in unseren Meeren eines der bekanntesten Beispiele für vielseitige Farbenanpassung, während meines Wissens solche Fähigkeit bisher an keiner Landassel beobachtet wurde. Hier fällt aber die bei den Tracheaten mögliche Regulierung durch die innere Atemluft in den Tracheen weg, denn die Aushöhlung der Pleopodenplatten zum Zwecke der Respiration beibt doch nur an einem kleinen Teil des Körpers lokalisiert und ist überhaupt wohl längst nicht bei allen Landasseln durchgeführt. Hier hätte man also die Wärmeregulierung durch Pigmentwechsel wohl in erster Linie zu erwarten. Es mag daher die Feststellung genügen, daß sich der Farbenwechsel innerhalb der Arthropoden auf die aquatilen beschränkt und den terrestrischen fehlt, gleichgültig, welches die Ursache sei (s. u.).

Schließlich möchte ich aus der Arbeit von FUCHS noch erwähnen, daß der Farbenwechsel ersichtlich unter dem Einfluß des Nervensystems steht, aber auch da, wo das Auge mitwirkt, sich unwillkürlich, automatisch-sympathisch, vollzieht.

B. Die Pigmentverhältnisse bei den Mollusken.

Bei den Weichtieren greifen die Pigmente besonders stark in die Konstitution und den Stoffwechsel ein, weil der Hautmuskelschlauch im Grunde genommen ohne Grenze mit seinen Mesenchymfortsätzen zwischen alle Eingeweide eindringt und ein einheitliches System bildet. Die Absonderungen vollziehen sich ebensogut in der Niere, wie sie an jeder Stelle des mesenchymatösen Systems vorkommen können. Der Zusammenhang mit der Atmung, bisher meist übersehen und experimentell noch nicht geprüft, läßt sich doch durch Kombination ganz verschiedener Erfahrungen erweisen. Sowohl die Nierenexkrete kommen also in der Haut vor, als die Pigmente sich einerseits mit einem lokalisierten Respirationsorgan verknüpfen, andererseits in Farbdrüsen nach außen durchbrechen können. Ich möchte erst auch hier bekannte, wenn auch oft wenig beachtete Dinge zusammenstellen, um daran neue Kombinationen zu knüpfen.

1. Konkreme in der Haut.

Harnsäurekonkremente, in der Niere gewöhnlich in der Form von Kugeln, bei *Hyalimax* in der Form von Kristallen, finden sich gelegentlich als Kugeln in Bindegewebszellen der tieferen Hautlagen bei *Vaginula*, bei *Ostracolethe* sieht man sie in groben Streifen in der

Begrenzung der Spira, die hier, bei der Nacktschnecke, im Innern liegt, bei afrikanischen Urocycliden sind sie sehr häufig gruppenweise unter dem Epithel des Mantels und der Fußseiten abgelagert, wo sie das dunkle Pigment verdrängen, so daß die Schnecke schließlich über und über, außer auf der Sohle, kreidig weiß aussieht. Bei *Glaucus* glaube ich die gleichen Konkreme in Gestalt feinsten Kügelchen in den Epithelzellen selbst wiedergefunden zu haben, wo sie mit den darunter gelegenen und nur teilweise ins Epithel selbst vordringenden dunklen Chromatophoren zu blauem Glanze zusammenwirken. Hier ist sogar eine Beweglichkeit des Epithels eingetreten, während jene Urocycliden das Maximum träger Ablagerung vorführen. — Soviel wir wissen, gehören alle die Konkreme, bei ihrer Ähnlichkeit mit denen der Niere, zur Guaningruppe, sie sind wohl zumeist reine Harnsäure.

2. Pigmente im Innern des Körpers.

Den besten Beweis, daß die Pigmente nicht im Interesse der Farbenanpassung und Mimikry entstanden sein können, liefert wohl das Vorkommen der Hautfarbstoffe in tieferen Körperregionen, die mit dem Licht nichts zu tun haben. Das gilt sowohl von dunklen Chromatophoren, wie von diffusem roten oder gelbrotem Pigment, wie von kohlensaurem Kalk, der mit den Pigmenten in eine Reihe gehört, offenbar in nahem chemischen Zusammenhange. Nehmen wir zunächst Beispiele von ausgesprochener histologischer Trennung!

a) Dunkle Chromatophoren (Melanin?) häufen sich bei vielen Pulmonaten, namentlich Nacktschnecken, in der Bindegewebshülle des Schlundrings und der größeren Nervenstränge, auch wohl an den Seiten der Leibeshöhle oder an den Blutgefäßen; am häufigsten ist wohl die Gonade ganz und gar dunkel eingehüllt, zumal solange sie noch jung ist, ganz schwarz. Die Schwellung bei nahender Geschlechtsreife dehnt das Pigment, ohne es anscheinend zu vermehren, so daß der Überzug, d. h. zumeist Mesenchym mit einem hämolympathischen Spaltraum, immer heller und braun wird.

b) Am charakteristischsten ist das diffuse Rot oder Orange (Carotin?) in der Muskulatur, sei es in den tieferen Lagen des Hautmuskelschlauchs, sei es an den Kopulationsorganen und ihren Retraktoren, sei es im Pharynx. Der Schlundkopf zeigt die Färbung am regelmäßigsten, wie er von allen muskulösen Organen schlechthin das konstanteste und kompakteste ist. Ich habe öfters darauf hingewiesen, daß die rote Muskulatur namentlich Nacktschnecken aus

Wüsten und Steppen, Innerasien, Transkaukasien usw., zukommt; manche Vaginuliden schließen sich an. Der rote Pharynx findet sich ebenso bei Wasserschnecken, Limnaeen usw. Das rote Pigment steht vermutlich im Dienste der Sauerstoffübertragung, da bei *Planorbis* Hämoglobin im Blute nachgewiesen ist. Gleichwohl muß betont werden, daß Muskelrot auch solchen Schnecken zukommt, deren Gaswechsel an das kupferhaltige Hämocyanin des Blutes gebunden erscheint. Hier dürften zwei verschiedene Sauerstoffüberträger nebeneinander hergehen; ein noch völlig unbeackertes Gebiet.

c) Kohlensaurer Kalk kann das Pigment vertreten an den Seiten der Leibeshöhle oder an den Gefäßen, beim *Arion empiricorum* z. B. Für die Seitenwände der Leibeshöhle sei in erster Linie an *Limax arborum* erinnert, der, wie er bald ein dickes, bald ein dünnes Schalenplättchen in der Manteltasche birgt, so auch die mesenchymatösen Kalkablagerungen besonders stark wechseln läßt. Da ist darauf hinzuweisen, daß diese Nacktschnecke von allen Pulmonaten den größten Wechsel im Wassergehalt des Körpers durchmacht, da sie die Trockenzeiten in Fels- oder Baumspalten mit Hilfe eines starken Wasservorrats in der Leibeshöhle überwindet.

d) Diesen scharfen Forderungen stehen allerlei Übergänge gegenüber. So ist das rote Pigment oft genug in den Ganglien des Schlundrings zu umschriebenen Flecken tropfenartig lokalisiert. In andern Fällen wird der Farbstoff in den dunklen Chromatophoren hellbraun und ist von dem roten kaum noch zu unterscheiden. In der sogenannten Analdrüse der Opisthobranchienembryonen, die indes keine Farbstoffe entleert, ist innerhalb der Zelle die Umwandlung der beiden Pigmente, des gelben und schwarzen, ineinander unmittelbar beobachtet. Der Kalk tritt oft nicht gesondert auf, sondern mengt sich unter das dunkle Pigment, so namentlich die runden Konkretionen in der Haut der Limnaeen und Planorben. Besonders deutlich werden die Übergänge in der nächsten Kategorie.

3. Entleerung durch die Haut.

Die verschiedenen Abfälle des Hautmuskelschlauches einschließlich des Mesenchyms werden nicht nur in den oberflächlichen Teilen stärker abgelagert, sondern unter Umständen auch nach außen entleert, aber in verschiedenem Grade, am wenigsten, ja vermutlich gar nicht, die Harnsäure, nächst dem das dunkle Pigment, weit eher das rote, am meisten der Kalk. Die Entleerung in Verbindung mit Drüsenbildung zeigt eine neue Beziehung; zum Schleim nämlich, der

vermutlich mit dem Glycogengehalt der Haut zusammenhängt. Dieses Kapitel, das die chemische Seite nach den Kohlehydraten hinüberleitet, soll hier nur kurz berührt werden. Im übrigen muß darauf hingewiesen werden, daß der Mantelrand zwar die prädestinierte Stelle vielseitigster Absonderung darstellt, daß aber alle seine Funktionen sich, vereinzelt und sprungweise im System, auch in dem übrigen Integument nachweisen lassen, am wenigsten in der lokomotorischen Sohle. Verfolgen wir es etwas näher!

a) Für die Harnsäure ist vorläufig keine andere Stelle der Entleerung bekannt als die Niere. Wo sie im Integument sich bildet, bleibt sie nach den bisherigen Erfahrungen unverändert liegen. Der einzige Fall, wo man Abbau und Aufarbeitung ihrer Konkretionen nachgewiesen hat, ist der von *Cyclostoma* s. *Ericia*; hier besorgen es in der Nachbarschaft des Nephridiums symbiontische Bakterien.

b) Schwarzes Pigment als Exkret hat seine einseitigen Lokalisationen im Tintenbeutel der Cephalopoden. Sonst scheint seine Abscheidung auf den Mantel beschränkt, und zwar zunächst auf die Farbdrüsen des Mantelrandes, in welchen die dunklen Flecken und Ränder in oder unmittelbar unter dem Periostracum erzeugt werden. Wenn beim Weiterwachsen der Schale dieselbe Mantelrandstelle sich vom Schalenrand entfernt, um zunächst den Kalk des Ostracums abzuscheiden und dann in die gleichmäßige Hautdecke des Intestinalsackes überzugehen, welche das Hypostracum liefert, dann hört zumeist die dunkle Abscheidung auf; Seeschnecken führen an der Schale entweder, wenn altertümlich, die pigmentlose Perlmutter, oder, wenn systematisch höher stehend, ein buntes oder ebenfalls weißes Hypostracum. Schwarz wird es wohl auf dem Lande nur im extremsten Falle des Schneckenlebens, d. h. bei manchen Wüstenbewohnern.

c) Der gelbe und rote Farbstoff bricht namentlich bei nackten Pulmonaten vielfach in einzelligen Farbdrüsen durch die Haut, an verschiedenen Stellen, auf dem Rücken und Mantel, seitlich, auf der Sohle. Dabei ist die Entscheidung schwierig, ob diese aus dem Corium stammenden Farbdrüsen zu lokalisierten Chromatophoren gehören oder zu dem diffusen Pigment der Muskulatur. Den Übergang zeigen wohl viele Seeschnecken, deren Schalen ein gleichmäßig rotes Hypostracum aufweisen.

d) Den über die Haut verteilten Schleim- und Farbdrüsen schließen sich die Kalkdrüsen an. Doch ist die Form, welche den subkutanen Kalk nach Art jener an die Oberfläche bringt, selten genug; meines

Wissens beschränkt sie sich auf die gemeine Ackerschnecke mit ihrem milchweißen Schleim. Die entsprechende Bildung bleibt am Mantelrande bei denen, welche ein kalkiges Epiphragma abscheiden. Lokalisiert ist die Sekretion des Ostracums hinter der äußersten Peripherie des Mantels. Und wieder taucht diese Stelle dann unter in der ganzen Mantelfläche, welche das Calciumalbuminat liefert, aus dessen Zerlegung das Hypostracum hervorgeht. Entsprechend beim Operculum.

Alle diese Dinge haben doch eine gemeinsame Wurzel in der Fähigkeit der ganzen Haut (außer der Sohle), an allgemein über die Fläche zerstreuten Punkten den Kalk oder das Calciumalbuminat aus der Haut hervortreten zu lassen, so daß die wachsenden Calcitkristalle als Dermocalcite mit dem Integument verbunden bleiben, so bei der *Parmacochlea* von Australien und bei der neotropischen *Vaginula calcifera*. Hier haben wir vielleicht die wunderlichste Hautbewaffnung, die sich zwar den Leibespeilen, namentlich den nicht abgeworfenen, an die Seite stellt, aber von ihnen doch durch die freie Zunahme richtiger Kristallformen wesentlich unterscheidet, — eine Verbindung mit anorganischen Formen, ohne Beeinflussung der Gestalt.

e) Die absonderlichste Brücke zwischen Schleim und Pigment stellt die Purpurdrüse der Purpuriden, Muriciden und Janthiniden her. So scharf sich das am Lichte sich verfärbende Sekret von gewöhnlichem Schleim unterscheidet, so klar wird doch die Beziehung zwischen beiden durch die Anatomie bewiesen; denn die Purpurdrüse ist doch nur der vordere Teil der schleimabsondernden Hypobranchialdrüse. Die aber führt uns zum folgenden über.

4. Beziehungen zur Atmung.

Der durchgreifendste und gleichmäßigste aller chemischen Vorgänge in der Lebewelt ist die respiratorische Oxydation. Die Ausnahme, daß der Sauerstoff nicht aus der Luft entnommen, sondern durch Spaltung von Nahrungsstoffen gewonnen würde, kommt für die Mollusken bisher nicht in Betracht. Die theoretische Ableitung von den Turbellarien, denen differenzierte Atmungswerkzeuge fehlen, verlegt die Respiration schlechtweg in die Haut. Den einfachen Nachweis, daß die Schneckenhaut auch bei guter Entwicklung eines Atemorgans zu atmen vermag, hat KÜNDEL erbracht an *Limax arborum*. Tiere, die in ausgekochtem Wasser asphyktisch geworden waren, werden dann herausgenommen an die Luft. Die Lungenhöhle bleibt verschlossen, allmählich setzen Pulsationen der Rückenhaut

ein, später erst öffnet sich das Pneumostom zum ersten Atemzug in die Lunge.

Damit scheint die respiratorische Bedeutung der Rückenrunzeln bei den Stylommatophoren erwiesen, mindestens soweit sie bei den Nacktschnecken auf den geringsten Reiz hin, sei es auch nur ein Lufthauch, pulsieren.

Von allen Pulmonaten aber kommt diese ursprüngliche Hautatmung als einziger Gaswechsel den Vaginuliden zu, seitdem PELSENER gezeigt hat, daß das Kloaken- und Ureterepithel für solche Funktion zu hoch ist; daher die frühere Anschauung, als sei hier bei diesen alten Soleoliferen die Lunge zu suchen, aufgegeben werden muß. Damit sind sie in bezug auf die Atmung auf der Stufe der Turbellarien stehen geblieben. Das wird verständlicher durch die Tatsache, daß das zarte Schälchen bereits vom Embryo wieder abgeworfen wird, so daß die ganze Haut zur Verfügung steht. Dazu kommt deren kräftige Vaskularisation und die auffallende Sphinkterbildung an den Blutröhren des ganzen Hautmuskelschlauchs. Als letztes Moment tritt hinzu die Tuberkelbildung, zur Vergrößerung der Atemfläche. Sie wird um so nötiger, als gerade hier eine außerordentlich reiche und komplizierte Drüsenbildung die respiratorische Funktion beeinträchtigt. Daß die gewöhnliche Auffassung, als wären die Tuberkel als Drüsenöffnungen zu deuten, nicht stichhaltig ist, konnte ich jüngst zeigen. In der Linie des Perinotums allerdings findet sich eine Reihe größerer Drüsen, deren Mündungen vorspringen können. Sonst aber sind auf der Rückenfläche die Tuberkel nicht den Drüsen, sondern der Größe der Tiere proportional; sie fehlen fast ganz bei kleinen Formen, sie werden groß und überreich bei den stattlichen brasilianischen Formen, die mit 45 g das doppelte Gewicht einer Weinbergschnecke übertreffen. Aber mehr: wo größere Runzeln einzeln stehen, wie bei einer madagassischen Gruppe, da sieht man die Öffnungen kleiner Drüsen wohl an der Basis und an den Seitenwänden, die Spitze aber bleibt frei als glatte runde Kuppe. Die aber erstrahlt glänzend schwarz, denn hier scheint das Pigment am lebhaftesten durch, weil das Epithel am dünnsten bleibt, zur Atmung. Die Beziehung wird noch enger, die Tuberkel sinken bisweilen ein und bilden keine Hervorragung, sondern eine Grube, ja in einem Falle war daraus ein Säckchen geworden, das die ganze dicke Haut durchsetzte, um unterhalb der Muskelschicht in dem blutreichen Mesenterium sich noch etwas zu erweitern und blind zu enden, — eine erste Lunge, senkrecht über der weiblichen Geschlechtsöffnung, d. h. über dem Punkt, von wo aus bei nahender

Geschlechtsreife ein äußerstes Wachstum der drüsigen Geschlechtswege statthat, verbunden mit einer großen Blutmenge, die man bei der Sektion an dickem Gerinnsel erkennt. Hier tritt der Zusammenhang zwischen Hautatmung, Lungenbildung und Blutstoffwechsel klar zutage.

Sieht dieses Bild erster Entstehung einer Atemhöhle auch wesentlich anders aus, als in dem üblichen Konstruktionsschema des Prorhidoglossums, so leistets doch schließlich viel mehr für das Verständnis des ganzen Zusammenhanges. Die Tuberkel als Vergrößerung der Atemfläche werden längst bei den verwandten, meist in die Gezeitenzone des Meeres eingewanderten Oncidien in solchem Sinne gedeutet, einfach deshalb, weil sie hier oft mit sekundären, zarteren Tuberkeln besetzt sind, die sich als Kiemen dokumentieren. Sie mögen wohl ebenso zur Ebbezeit in der feuchten Luft wirksam sein, wenn auch die abermalige Erweiterung der wirksamen Fläche auf Rechnung des geringeren Sauerstoffgehaltes im Wasser zu setzen sein wird.

Die Entstehung der Lunge bei der madagassischen Vaginulagruppe, die ich generisch als *Rhopalocaulis* abgetrennt habe, zeigt noch ein merkwürdiges Verhalten der Pigmente. Mit der Geschlechtsreife vollzieht sich zugleich die volle Ausfärbung; und da unterscheiden sich zwei nahe benachbarte Spezies dadurch, daß beide zwar ein schwärzliches Notum haben, daß aber bei der einen das Hyponotum grell gelb, bei der andern tief schwarz ist. Hier haben offenbar der gelbe und der schwarze Farbstoff die gleiche Bedeutung für die Atmung.

Hierher gehört wohl noch der Hinweis auf die häufige Zeichnung des Lungendachs, also des Atemareales bei Pulmonaten mit dunklen Strichen und Flecken, bei Heliciden, Limnaeen u. a. Da erscheint das Pigment wohl lediglich als Abfall des respiratorischen Stoffwechsels. Gehört aber dahin nicht die gesamte Schalenzeichnung der Schnecken? Das Schalenwachstum findet immer seinen stärksten Ausdruck über dem Dach der Atemhöhle, und der äußere Mantelrand, welcher der Schale die feinere Zeichnung gibt, ist zugleich überall ein lokalisiertes Atemwerkzeug.

5. Verwendung der Farben im Sinne der natürlichen Auslese.

Fälle von Schutzfärbung bei Landschnecken sind wohl selten oder zweifelhaft, Chloraeen mit grünlichen Schalen auf grünem Laube,

Clausilien, *Helix lapicida* und dgl. mit der Farbe der allgemeinen Verwitterungs- und Flechtenrinde der Bäume und Felsen lassen sich wohl so deuten, doch macht das auffallend weiße Gehäuse gerade der am meisten exponierten, offen sitzenden Xerophilen und Leucochroen alle Zweifel rege. Bei Nacktschnecken kann man wohl eher an Schutzbedürfnis denken, doch scheint es auch über das allgemeinste verschwommene Kolorit, etwa der Ackerschnecke, nicht hinausgeführt zu haben. Speziellere Anpassungen beschränken sich auf die, wie ich glaube, am besten begründete Mimikry großer *Limax* nach Schlangen, auch der größte *Philomycus* von Japan entwickelt auffällig das Zickzackband der Ottern. Als Ekel- oder Trutzfarbe hat wohl noch das rote Exkret der bunten Form unseres größten *Arion* zu gelten. Und doch scheint es fraglich, bis zu welchem Grade die Ausnutzung hier gediehen ist. Zum mindesten wird sie stets leicht durchkreuzt und aufgehoben durch die Einwirkung feuchtkalter Umgebung, welche statt roter Formen schwarze erzeugt. Dabei möchte es zweifelhaft sein, ob das Rot unterdrückt oder in Schwarz umgesetzt wird. Zu betonen ist wohl die gleiche Umsetzung unter den entgegengesetzten Bedingungen, daher die Art an ihrer warmen Südgrenze in Portugal wiederum schwarz wird, eine Parallele zu den konvergierenden Frost- und Hitzeformen bei Schmetterlingen.

Farbenwechsel im engeren Sinne, d. h. ohne die Kombination mit allmählicher Entwicklung, scheint fast ausgeschlossen, höchstens könnte man mit LEYDIG die langsame Verdüsterung der Haut von *Amalia marginata* nennen, wenn sie sich unbehaglich fühlt, d. h. unter ungeeigneten Terrarienverhältnissen.

Im Süßwasser scheinen die Verhältnisse noch gleichmäßiger zu liegen als auf dem Land.

Anders bei den Seeschnecken. Hier scheinen alle möglichen Ausnutzungen der Pigmente in reicher Fülle gegeben mit Ausnahme des Farbenwechsels, der auf die Cephalopoden beschränkt bleibt. Auf der einen Seite haben wir schützende Farbenanpassung an den Untergrund in allen möglichen Tönen und Zusammenstellungen, sei es Felsen, Pflanzen, Sand oder Schlamm, auf der andern grelle Kontraste als Ekelfarben, namentlich bei den Aeolidiern, welche durch Nesselkapseln, die sie mit der Nahrung aufgenommen und weiter aufgeammt haben, ihre Feinde zu schrecken wissen. Eine Anzahl von Schutzfärbungen hat neuerdings PIAGET¹⁾ zusammenge-

¹⁾ PIAGET, Note sur le mimétisme des Mollusques marins littoraux de Binic (Bretagne). Zool. Anz. Bd. 43. 1913. S. 127—134.

stellt, worauf ich verweise. Viele bunte Färbungen und Zeichnungen harren noch der Aufklärung. Dazu kommt aber noch die Komplikation durch die vielfach neuen Gesichtspunkte, welche die neueren Arbeiten, namentlich von HESS, über das Farbensehen der Wassertiere gebracht haben. Es wird schwer sein, auf die Farbenempfindung der Seetiere, namentlich der Fische, Cephalopoden und Kruster, ganz zu verzichten für die Erklärung der Schutzfarben. Andererseits wird niemand den Seesternen, den gefürchtetsten Feinden der Schnecken und Muscheln, scharfes Bildsehen zusprechen, geschweige denn Farbenempfindung. Hier liegen Probleme vor, die bisher kaum in Angriff genommen sind. Einiges wollen die nachfolgenden Blätter zur Klärung beitragen, wobei die voranstehenden als Grundlage dienen mögen.

C. Ein paar Färbungsbeispiele von beschalten Seeschnecken (Prosobranchien).

Zunächst schildere ich einige Fälle ohne Rücksicht auf bestimmte Erklärung, nur um über die Möglichkeit der verschiedenen Deutungen eine allgemeinste Orientierung zu gewinnen. Denn weiter sind wir auf diesem Gebiete vorläufig kaum.

Als ein Beleg, wie die Schalenzeichnung mit der Körperzeichnung Hand in Hand geht, wie sich also der Mantelrand histologisch ganz in das übrige Integument einfügt, können etwa *Natica millepunctata* und *N. hebraea* angeführt werden. Sie sind durch ihre lebhaft gefärbten, gleich großen und gleich gestalteten Schalen als nächste Verwandte gekennzeichnet, gegenüber der pigmentlosen *N. josephina* u. a. Die Schale von *N. millepunctata* ist über und über mit runden braunen Flecken besetzt, ähnlich zwar auch *N. hebraea*, doch mit dem Unterschied, daß benachbarte Flecke vielfach verschmelzen und in ein streifiges Muster übergehen. Die Sohle ist bei beiden Arten in den beiden hinteren Dritteln diffus geschwärzt oder sepia-braun mit allmählicher Aufhellung gegen den Rand, bei *millepunctata* rings mit einer feinen porzellanweißen Linie; die Seitenteile des Fußes sind bei beiden Arten braun, sie tragen aber bei *N. millepunctata* weiße Punkte, bei *N. hebraea* ausstrahlende weiße Linien. Der Charakter der Schale wiederholt sich also am Weichkörper, wenn auch gewissermaßen mit Vertauschung der Farben, Weiß und Braun, d. h. wohl so, daß bei *N. millepunctata* die braunen Flecke nach allen Richtungen sich mit den Nachbarn verbinden, bis nur weiße Punkte dazwischen übrig bleiben, während bei *N. hebraea* einseitige

Richtung vorwiegt, so daß die weißen Stellen zu trennenden Zwischenlinien werden.

Etwas Ähnliches zeigen *Murex brandaris* und *M. trunculus*, wenn auch die Schalen im allgemeinen unscheinbar grau erscheinen. Immerhin erweist sich die von *M. brandaris* als fast gleichmäßig, während die von *M. trunculus*, eigentümlich rauh oder schollenartig im Gefüge, bei näherem Zusehen ein Muster von gelblichen und schwärzlichen Linien enthüllt. So ist auch der Weichkörper von *M. brandaris* viel gleichmäßiger, einfach hellgrau, kaum gefleckt, ins Ockerigrötliche, (Sektion zeigt stark roten Schein an der Pharynxmuskulatur); bei *M. trunculus* unterscheidet man deutlich verschiedene Elemente, schwarze Chromatophoren, auch zu reinem Grau abklingend, Gelb (lichter Ocker) und Weiß, bald dicht durcheinander gemischt zu Dunkelgrau, bald in Flecken von 1—2 mm Größe scharf getrennt, wie ein feinkörniger Granit, so daß namentlich die weißen Stellen wie Sandkörner sich abheben, eine typische Anpassung an sandigen Grund.

Ganz anders *Tritonium nodiferum*. Die Schale ist gleichmäßig ockerig, mit einem dick bürstenartigen, aufgefaserten Periostracum überzogen, soweit sichs nicht abgestoßen hat. Der Weichkörper aber trägt über und über kreisrunde oder polygonale rotbraune oder orangerote Punkte, mosaikartig, kleiner und weiter voneinander getrennt am Siphon und an den Tentakeln, ähnlich wie sich etwa die Hautrunzeln an einer *Helix* verteilen, nur daß das *Tritonium* eine glatte Haut hat ohne hervorragende Runzeln. Der Eindruck aber bleibt, daß die Verteilung auf der Körperoberfläche die gleiche ist; und meine früher gemachte Annahme, daß auch die Vorderkiemer dem Lande entstammen, würde die Erklärung der Zeichnung geben. Die Färbung ist dabei keine gleichmäßige, sondern die Flecken zeigen eine wechselnde Intensität der Farbe, so zwar, daß die dunkelsten niemals benachbart sind, sondern sich in größeren Abständen im Mosaik einigermaßen gleichmäßig verteilen. Den Schlüssel dafür finden wir später bei *Pleurobranchaea* (s. u.). Die verschiedene Intensität der Fleckenfarbe hängt vermutlich mit verschiedenen physiologischen Zuständen zusammen, die ganz langsam, unter nervösem Einfluß?, zu wechseln scheinen. Wiewohl ich ein Exemplar wochenlang frisch und gesund vor mir hatte, bin ich doch nicht dazu gekommen, die Umstimmung der einzelnen Fleckenfarben zu verfolgen; denn die wünschenswerte Verfolgung, die nur in Verbindung mit genauen Zählungen von bestimmten Fixpunkten aus möglich wäre, wurde für

mich zu zeitraubend. Doch liegt hier eine interessante Aufgabe vor. Denn wenn in diesem Falle die periodische Änderung des Farbentones vermutlich mit wechselnder Beteiligung der Haut an der Atmung zusammenhängt, so würde von hier aus Licht fallen auf ähnliche periodische Änderungen der Farbdrüsen am Mantelrande, aus denen die Gitterzeichnung vieler Schalen, z. B. bei *Neritina*, resultiert. Leider mußte ich hier Halt machen.

Total verschieden von den geschilderten verhalten sich die Cypraeen. Die kleine *Trivia* allerdings am wenigsten. Der ganze Weichkörper ist blaß orange oder ockerig gefärbt. Eine *Cypraea* dagegen zeigte die stärksten Kontraste. Die bräunliche, mit zwei verwaschenen weißlichen Binden versehene Schale deutete wohl auf ein ähnliches Pigment. Anders der Weichkörper. Die Sohle ist einfach blaß weißlich, mit einem Stich in Rosa. Der Rücken des Fußes ist auf hellem Grunde dicht schwarz gestrichelt, unscheinbar. Der Mantelrand, der sich über die ganze Schale hinaufschlägt und sie einhüllt, auf Berührungsreiz aber sich stark kontrahiert und in den Spalt zurückzieht, um sich ganz langsam in 1 oder 2 Tagen wieder zu dem früheren Umfange auszubreiten, hat das Braun der Schale, die er erzeugt hat, nur blasser. Auf seiner Fläche stehen über und über weißliche, griesliche Warzen (mit Harnsäure?), aus denen sich von Strecke zu Strecke eine hellere, spitzere, dornartig erhebt. Wieder drängt sich hier die Frage auf, ob die niedrigen Warzen und die höheren Dornen prinzipiell verschieden sind oder nicht vielmehr auf dieselbe Grundlage in periodischem Wechsel zurückgehen. Auch sie konnte leider nicht verfolgt werden, wie sie auch erst später bei genauerem Studium auftauchte. Was dagegen auf den ersten Blick die Aufmerksamkeit erregte, waren die scharlachroten, grellen Anhänge, die an dem geschilderten mattfarbigen Körper gliedmaßenartig hervortreten, die Schnauze, die äußerst lichtempfindlichen Fühler, die bei jeder Beschattung zusammenzuckten, und der Siphon. Hier muß wohl eine besondere Bedeutung vorliegen; ich konnte mich angesichts der vielen scharlachroten Brachyuren, welche das Neapeler Aquarium beherbergt, des Eindrucks nicht erwehren, daß diese *Cypraea* etwas Krebsiges vortäuschte!

Begnügen wir uns mit diesen Bemerkungen. Ich glaube, sie bringen die stärksten Gegensätze einigermaßen zum Ausdruck, zwischen die sich die mannigfach gefleckten, grauen, grünlichen, rötlichen, schwarzen, weißlichen, einfarbigen oder gefleckten *Halotis*, Patellen, Fissurellen, *Nassa*, *Euthria*, *Lamellaria* usw. einfügen. Die *Trochus*-

Arten mit ihrer feinen und oft grellen Zeichnung könnten eine besondere Schilderung verlangen. Doch geben sie noch mehr nach einer andern Richtung Anregung zu näherer Betrachtung (s. u.).

D. Wassergehalt und Trockensubstanz.

Näheren Einblick in das Wesen verschiedener Hauptpigmente lieferten erst einige Hinterkiemer, aber auch erst auf einem eigenartigen Umwege.

Die Jahreszeit lieferte zahlreiche *Pleurobranchaea Meckeli*, alle erwachsen und im Aquarium gut gedeihend, da sie daselbst eifrig dem Fortpflanzungsgeschäft, Copula und Laichablage, huldigten. Da fand ich in meinem Zimmer eines Tages große Überschwemmung vor, das Aquarium war übergelaufen, weil das Abflußrohr durch eine *Pleurobranchaea* verstopft war. Die Schnecke war nicht etwa in das kaum fingerstarke Glasrohr hineingekrochen, was man auch für ganz unmöglich gehalten hätte, da sie fast faustgroß und anscheinend derb war. Sie war vielmehr mit einer Seitenwand hineingezogen und hier vollständig deformiert. Der schwache Wasserstrom hatte die Deformation bewirkt, was bei einer *Helix* etwa offenbar vollkommen ausgeschlossen gewesen wäre und um so mehr überraschte, als die *Pleurobranchaea* besonders muskelstark erschien, denn als ich eine in die Hand nahm, schleuderte sie plötzlich die Schnauze vor und nach der Seite und suchte mich, nach Schildkrötenart, in den Finger zu beißen, wie ähnliches etwa von *Comus* berichtet wird.

Dieses höchst auffällige Verhalten brachte mich auf den Gedanken, die Schnecke auf ihren Wassergehalt zu untersuchen. Und diese Methode, noch wenig ausgedehnt, hat sich als äußerst fruchtbar erwiesen.

Während Landschnecken, wenigstens die darauf hin allein untersuchten Landpulmonaten, bekanntlich in ihrem Wassergehalt in verschiedenem Grade zu wechseln vermögen (*Helix* und *Limax arborum* wohl im höchsten Maße), so daß sie in Trockenzeiten viel Wasser abgeben, bei feuchtem Wetter aber teils durch Mund und Darm, teils durch die Schleimdrüsen der Haut übermäßig viel wieder aufnehmen, so daß sie zunächst vor allzu starker Quellung nicht einmal zu fressen vermögen, und während eine *Helix* im Wasser willenlos unförmlich aufschwillt, haben die Wasserschnecken einen konstanten Wassergehalt, bei dem ihre Körperflüssigkeit mit dem umgebenden Medium isotonisch ist. Es genügt daher eine einmalige genaue Bestimmung, und in der Tat ergaben Kontrollversuche nur unerhebliche Ab-

weichungen. Ich wählte zur Bestimmung vier Arten, die einmal groß genug waren und die mir in genügender Anzahl zu Gebote standen, nämlich *Pleurobranchaea Meckeli*, eine *Aplysia limacina* von reichlich 1 Pfd. Gewicht, die anscheinend derbe *Umbrella mediterranea* und *Haliotis tuberculata*.

Die Methode war einfach. Die Schnecke wurde etwas mit Fließpapier abgetrocknet und auf einem Filterpapier gewogen, dann kam sie mehrere Tage in einen Trockenschrank bei 56° bis 60° C., bis sie knochenhart war und weiter nichts an Gewicht verlor. Sie wurde wieder gewogen, bei *Haliotis* und *Umbrella* außerdem die Schale, das Filtergewicht war bekannt, und damit waren alle Faktoren gegeben, aus denen sich der Wasserverlust bzw. die bleibende Trockensubstanz berechnen ließ.

Die Daten sind die folgenden:

1) Eine *Pleurobranchaea* von 15 g Lebendgewicht ergab nach mehreren Tagen 0,4 g Trockensubstanz, die nach weiterem mehrtägigen Aufenthalt bei 60° bis auf 0,32 g sank. Die erste Zahl ergibt 2,66%, die zweite 2,1% Trockensubstanz.

2) Eine *Aplysia* von 530 g wog nach dem Trocknen 20,5 g, besaß mithin 4% Trockensubstanz.

3) Denselben Prozentsatz ergab eine *Umbrella* von 88,85 g, nämlich mit Schale 5,7%, nach Abzug der Schale (natürlich so gut vom Lebendgewicht wie vom Trockengewicht) 4%.

4) Eine *Haliotis tuberculata* von 18,4 g Lebendgewicht (ohne Schale 13,25 g) ließ fast 20% Trockensubstanz zurtück, eine zweite fast 24%.

Für die Methode bemerke ich noch, daß die Schale sich leicht und glatt ablöste, sobald die Schnecken in der Wärme abgestorben waren. Die dünnhäutige Schale von *Aplysia* habe ich nicht entfernt, sondern, jedenfalls ohne wesentlichen Fehler, mit in der Trockensubstanz verrechnet. *Pleurobranchaea* bedarf keiner Korrektur, da sie schalenlos ist.

Da ich mit *Pleurobranchaea* begann und nachher bei *Haliotis* die kolossale Differenz fand, nahm ich von dieser ein zweites Exemplar vor, wobei indes der Unterschied sich nur noch vergrößerte (s. o.).

Das Ergebnis ist mithin ein höchst auffälliges. *Pleurobranchaea* hat in ihrem Körper so viel Wasser wie die Quallen, die mit 98 bis 99% das Maximum erreichen. Viele werden sicherlich sich genau so wie die Schnecke verhalten. Nahezu so viel Wasser (96%) enthalten die andern Hinterkiemer, während die Trockensubstanz bei

Haliotis auf das Zehnfache steigt und sich damit wohl dem Durchschnitt der Landformen anschließt.

Der Schluß, der aus diesen Verhältnissen zu ziehen ist, liegt nahe genug: *Haliotis* ist auf dem ursprünglichen Zustande geblieben, die Opisthobranchien sind weit umgewandelt, *Pleurobranchaea* am weitesten.

Leider war mit den Experimenten die Zeit meines Aufenthaltes an der Station zu Ende gegangen. Es wäre jedenfalls von höchstem Interesse, die Methode, vielleicht noch exakter ausgebaut, auf zahlreiche andere Mollusken, namentlich Vorderkiemer, auszudehnen und nach Übergängen zu suchen.

Jetzt schon ergibt sich manche Folgerung.

Die erwähnte energische Beweglichkeit der *Pleurobranchaea* ist nur scheinbar. Daß die geleistete Kraftsumme nicht hervorragend sein kann, geht daraus hervor, daß das Tier vom schwachen Abflußstrom deformiert und ins enge Glasrohr gezogen wurde. Das Hervorschleudern der Schnauze und schnelle Zubeißen hängt mit der Lockerung und Trennung der einzelnen Muskelbündel zusammen. Der Pharynx, das muskulöseste Erbstück von den Turbellarien her, bleibt kompakt und geschlossen; ebenso die Muskelbündel, die sich im Integument kreuzen, nur daß zwischen sie das allerlockerste, wasserreiche Bindegewebe eingeschaltet ist, welches der ausgiebigen Kontraktion des einzelnen keinen Widerstand entgegensetzt, wie bei der engen Durchflechtung der Hautelemente bei einem Prosobranch oder Pulmonaten. So entsteht der einseitig starke Ausschlag des Pharynx, der ebensogut, etwa unter Chloroformwirkung, plötzlich weiter in die Leibeshöhle zurückgezogen werden kann, als sonst bei Gastropoden; man fühlt das harte Organ in der Schnecke, die man in der Hand hält, hin und her zucken. Wer die Kreuzung der verschiedenen Muskelbündel in der Gastropodenhaut studieren will — sie stimmen mit denen der Strudelwürmer überein — der hat bei einem Prosobranch und Pulmonaten mühsame Querschnittserien nötig, während *Pleurobranchaea* bei einfachem Scherenschnitt das ganze Gerüst offenbart. Ein Pteropod und ein Heteropod zeigen es wenigstens in den Flossen, gewiß bei ähnlichem Wassergehalt. Nun der Gegensatz dazu in der *Haliotis*! Wiewohl sie flott kriechen kann, entwickelt sie bei Beunruhigung eine Saugkraft, die mit der der Patellen wetteifert und es der unbewaffneten Hand unmöglich macht, sie von der Glaswand loszulösen. In dieser Hinsicht leistet *Pleurobranchaea* so gut wie nichts, und in die Hand genommen, erregt sie

kaum den Eindruck des gewaltsamen Krampfes, mit dem etwa ein Vorderkiemer das Operculum ins Peristom preßt.

Ich mag hinzufügen, daß mir nur zwei größere Schnecken noch weniger konsistent zu sein schienen als *Pleurobranchaea*, nämlich der nächst verwandte *Pleurobranchus*, auf den wir gleich zurückkommen, und *Tethys fimbriata*. Ersterer, zunächst derb und kompakt erscheinend, zeigt sich doch bald als überaus zart und hinfällig, mag man die hingehauchte, dehnbare, von einem papierdünnen Rhachisblatt gestützte Kieme betrachten, mag man das eben absterbende Tier sich in eine schleimige Masse auflösen und zerfließen sehen. Die *Tethys* geriet, wie *Pleurobranchaea*, einmal ins Abflußrohr, die Folge war ein zipfelförmiger seitlicher Anhang von Körperlänge, an dem keine Oberflächenstruktur mehr die Herkunft anzeigte.

Aplysia steht in der Trockensubstanz der *Pleurobranchaea* nahe genug (s. o.). Doch habe ich bloß ein Stück untersucht. Dr. CERRUTI aber machte mich darauf aufmerksam, daß die Arten des Golfs sich bereits von der befühlenden Hand an ihrer verschiedenen Konsistenz erkennen lassen, besser als durch die sichtbaren Differenzen. Hier vermag ich nicht die Ursache anzugeben. Aber die Übereinstimmung der untersuchten Form mit *Umbrella* macht es wohl nicht wahrscheinlich, daß der Wassergehalt die drei Neapeler Arten wesentlich unterscheidet, vermutlich kommt vielmehr die verschiedene Ausbildung des Binde- und Schleimgewebes mit seinen abweichenden Zellen, unter denen die LEYDIGSchen sich durch Derbheit der Membranen auszeichnen, als wesentlicher Faktor in Betracht; wie auch vermutlich die Heteropoden solcher Konstitution ihre konstante, pralle Körperform verdanken.

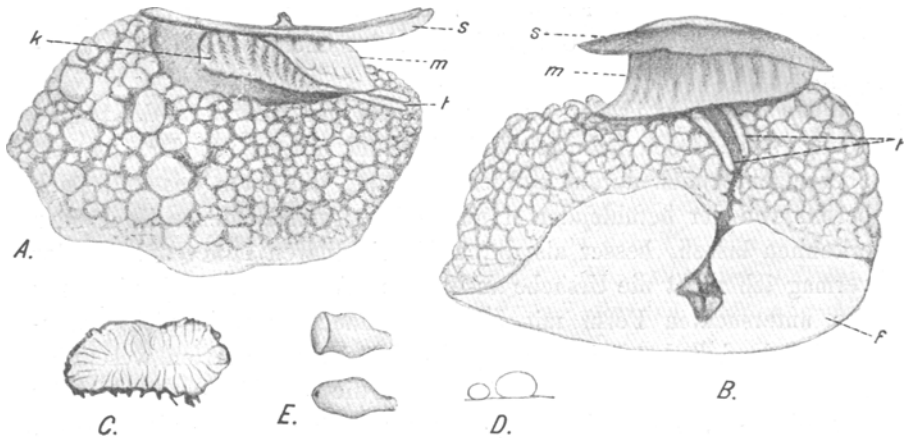
Etwas ähnliches ist es wohl mit *Umbrella*, die, als Napfschnecke in erster Linie bodenstätt, wenn auch nicht gerade übermäßig träge, in ihrer straffen Prallheit weit konsistenter erscheint, als sie ist. Angesaugt, setzt sie doch dem Losreißen nicht entfernt den Widerstand entgegen wie eine *Patella*, *Haliotis* oder *Fissurella*. Worauf die Verschiedenheit in der Konsistenz der Cephalaspideen beruht, vermag ich nicht zu sagen, da ein Versuch, den Wassergehalt von *Philine* zu bestimmen, fehlschlug. Die Trockensubstanz wurde zwar auf 13% festgestellt, doch zeigte sich, daß davon die Schale und zwei Kauplatten einen beträchtlichen Teil ausmachten, auf deren Isolierung und Wägung ich mich nicht einließ. Der Gehalt ist jedenfalls weit niedriger und nähert sich mehr dem der andern Hinter-

kiemer, während er entsprechend von *Haliotis* abdrückt. Jedenfalls ist *Philine* prall und wenig beweglich, ebenso *Scaphander*, *Bulla* dagegen, und noch mehr *Gastropteron*, beweglich und weich.

E. Verhalten gegenüber der Luft.

Eine große *Umbrella* stellt einen abgestutzten steilen Kegel dar, dessen Mantel sich aus kugligen, blasenartigen Höckern zusammensetzt. Die Basis wird von der Sohle, die obere Fläche von der Schale gebildet. Die Blasen sind von sehr verschiedener Größe,

Fig. 1.



Umbrella mediterranea oberhalb des Wasserspiegels. A von rechts, die Kieme frei. B von vorn. Die Kieme ist vom Mantel bedeckt. C eine große Hautrunzel von oben gesehen. D zwei Runzeln von der Seite. E Afterpapillen, oben geöffnet, unten geschlossen. f Sohle. k Kieme. m Mantel. s Schale, in B hauptsächlich von der Unterseite sichtbar. t Tentakel.

unten rings nur klein, nach oben zu sehr wechselnd, große und kleine durcheinander, ohne alle Regel und Ordnung. Manche von den größten sind länglich, mit einem Kamm, von dem beiderseits Furchen nach unten ziehen, wie bei einem Gebirgskamm. Die bloße Beobachtung läßt an den Höckern keine Veränderung erkennen, durch taktilen Reiz mit einer Nadel gelingt es aber, eine große Blase innerhalb 1—2 Minuten zu einer kleinsten zusammenschrumpfen zu lassen. Zweifellos handelt es sich um langsames An- und Abschwollen in gewissen Perioden, wie wir solchem Wechsel bereits begegnet sind. Das seltsame Bild, das innerhalb der Opisthobranchien isoliert steht, kann wohl nur auf die parallele Struktur der Vaginulidenhaut bezogen werden (s. o.), d. h. auf die Anpassung an die Luft, also auf einen früheren

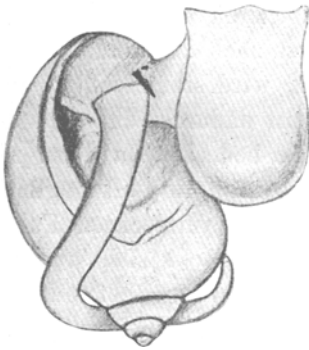
Zustand des Landlebens. Oder aber man legt den Ton mehr auf die Lage der Höcker an der Seite des Fußes. Dann wird man an die Runzeln des Stylommatophorenkörpers erinnert; und da kann man wohl gelegentlich eine *Umbrella* treffen, bei der die Höcker zufällig sich in gleichem Zustande befinden. Dann bemerkt man, daß sie am Vorderkörper in parallelen schrägen Reihen stehen, die durch Furchen getrennt sind, ganz wie die Runzeln bei vielen Pulmonaten. Deren Runzeln also würden die Höcker der *Umbrella* entsprechen. Die prallere Füllung beruht dann auf dem weit höheren Wassergehalt. Setzt man eine *Umbrella* oberhalb des Wasserspiegels der Atmosphäre aus, so reagiert sie gegen das fremde Medium keineswegs, wie man wohl erwartete, durch ängstliches Zusammenziehen, wie etwa eine Auster, die ihre Schale schließt; im Gegenteil, sie lüpfte die Schale möglichst nach oben und legt die glatte Haut unter dem Mantel, die im Wasser verborgen bleibt, frei, einschließlich der auf der rechten Seite gelegenen Kieme. Erst nach 20 Minuten etwa, wenn diese vermutlich zu trocknen beginnt, wird sie geschützt, aber nicht durch Niederziehen der Schale, sondern dadurch, daß sich der Mantelrand vom Schalenrand löst und sie bedeckt. Ja diese Ablösung des Mantelrandes greift ringsherum, so daß die Luft möglichst unter die Schale eindringen kann. Die vorher versteckten Fühler dehnen sich in die Länge. Die Afterpapille streckt sich weit vor und bildet einen Becher, indem der After sich weit öffnet, um sich in langsamen Perioden wieder zu schließen, ähnlich dem Pneumostom einer Lungenschnecke. So hat man den Eindruck, als wenn die Schnecke sich neu belebt fühlte und bestrebt wäre, die Haut nach Möglichkeit in der Luft zu baden zur Atmung. Es ist wohl nur das allmähliche stärkere Austrocknen und der Hunger, was sie allmählich wieder ins gewohnte Medium zurücktreibt, in dem wir sie am andern Tage finden.

Ähnliches Verhalten zeigen aber zu unserer Überraschung viele Vorderkiemer, trotzdem die gute Durchlüftung und die fortwährende Zirkulation des Wassers ein normales Seewasser gewährleistet. *Tritonium* preßt die Schale z. B. keineswegs in solcher Lage an die Glaswand an, erhebt sich vielmehr hoch auf dem säulenartigen Fuß und öffnet die Mantelhöhle weit. *Patella* kann man oft ihre Atemhöhle zur Aufnahme der freien Luft öffnen sehen. *Halotis* reißt zunächst ihre Kiemenhöhle weit auf, allmählich nimmt sie eine ganz absonderliche Stellung ein, indem sie ihre Schale schräg, ja beinahe senkrecht stellt zur Längsachse des Fußes, so daß die untere Hülle

des Eingeweidesacks sich seitlich über die Sohle wegschiebt und frei an der Luft liegt. *Cassidaria*, mit der Sohle angesaugt, verlängert den Fuß zu einem langen Stiel, an dem die Schale mit geöffneter Kiemenhöhle hängt; dabei streckt sie wohl ihren Rüssel weit über Schalenlänge heraus und betastet mit seiner umgeschlagenen Spitze die Spira, jedenfalls kein Zeichen von Unbehagen (Fig. 2).

Es ist wohl nicht ganz leicht, solches Verhalten zu deuten. Atemnot ist es schwerlich, was die Tiere zu solchem Gebaren anregt. Da läge es doch weit näher, sich gleich wieder ins Wasser zurückzuziehen, wie sie es ja schließlich tun. Ich glaube vielmehr, daß sie sich zunächst in der erfrischenden Luft angeregt fühlen, und kann in dem Verhalten nur die Erinnerung an früheres Landleben

Fig. 2.



Cassidaria oberhalb des Wasserspiegels. Der Fuß ist lang ausgezogen, der Rüssel, an dessen Basis das linke Tentakel und das linke Auge sichtbar ist, ausgestreckt.

erblicken, wie ich es wiederholt vertreten habe. Am meisten bestärkt mich darin das Benehmen von *Cerithium vulgatum*, das alle übrigen, von den Littorinen natürlich abgesehen, in den Schatten stellt. Man kann die Tiere tagelang im Trocknen halten, ohne daß sie sich in ihre Schale zurückziehen. Ja als mir ein Glas mit vielerlei Gastropoden gebracht wurde, die ich wegen zufälliger Abwesenheit auf Capri nicht rechtzeitig ins Aquarium bringen konnte, da fand ich bei meiner Rückkehr alle tot und zum Teil schon in Zersetzung, nur *Cerithium* war frisch und munter. Das entspricht aber der biolo-

gischen Amplitude der Familien der Cerithiiden, die in den Tropen und Subtropen Vertreter ins brackische und ins Süßwasser senden, von denen manche amphibiotisch leben. Es wäre wohl viel schwerer zu verstehen, daß die Cerithien im Mittelmeer, wo sie bei den schwachen Gezeiten so gut wie nie aus dem Wasser herauskommen, ihre Widerstandsfähigkeit gegen den Landaufenthalt erworben haben, als wenn man sie umgekehrt vom Land ableitet.

Doch kommt es mir hier zunächst weniger auf die Entscheidung dieser Frage an, als auf den Nachweis, daß die ganze Haut des Schneckenkörpers, vielleicht mit Ausnahme der Sohle, der Atmung fähig ist.

F. Respiration und Pigmente.

Die Beziehung, die sich vorhin an den Vorderkiemern nur im allgemeinen erschließen ließ, läßt sich bei den Hinterkiemern bis zu ziemlicher Schärfe im einzelnen verfolgen, meines Erachtens schärfer, als bisher bei irgendeinem andern Tiere.

Beginnen wir mit

Pleurobranchus

(Taf. XXI Fig. 1),

von dem mir verschiedene Stücke vorkamen, vermutlich von dem *Pl. testudinarius*. Die Unterseite der großen Schnecke, der Fuß und der Mantelrand mit der Kieme sind einfarbig, blaß fleischfarben ins Gelbliche, höchstens etwas abgeschattiert. Nur die großen Fühler oder Rhinophoren, für die das Notum vorn einen Ausschnitt hat, durch den sie sich auf die Oberseite hinaufschlagen, sind Orangegeßb oder -rot. Sie gleichen etwa dem großen Fühler einer *Helix*, wenn er sich nach der Seite krümmt, doch ohne den Endknopf. Dafür ist der Zylinder an der Seite aufgeschlitzt und eingerollt, und was das wunderlichste, seine distale Hälfte macht unausgesetzt pulsierende Bewegungen, deren Aufhören das erste Zeichen des beginnenden Todes zu sein scheint. Die ganze schwach gewölbte Fläche des Notums oder Mantels, die man von oben allein erblickt, ist in Runzeln von kreisförmigem, ovalem oder polygonalem Umriß eingeteilt, die größten, etwa vom Umfang eines Pfennigs, in der Mitte, die nach der Peripherie zu regelmäßig abnehmend. Sie erheben sich kegelförmig, wobei es auffällt, daß die Spitze der größten bisweilen etwas vertieft und eingedrückt ist, ohne bestimmte abgegrenzte Strukturänderung. Es liegt wohl nur daran, daß hier das Epithel am zartesten sein dürfte, wie solches für die Vaginulidenhöcker angegeben wurde.

Die Runzeln sind braun, zumal die größeren, nach der Seite blassen sie ab. In der Mitte ein reines Manganbraun, seitlich mehr eine Eisenoxydhydratfarbe. Doch solches keineswegs regelmäßig. Im Gegenteil, der einzelne Höcker zeigt bereits Abstufungen in der offenbar dünnen Pigmentschicht, oft verdickt sie sich gegen die Basis. Noch mehr fällt bisweilen auf der ganz verschiedene Farbton benachbarter großer Höcker. Die bekannte gute Abbildung, die FISCHER aufgenommen hat (Manuel de conch. S. 571), zeigt Anklänge. Manchmal liegen solche dunklen Höcker unregelmäßig über die Fläche zerstreut, bisweilen sind sie gleichmäßig symmetrisch verteilt, wie ich es beim letzten der vier Stücke sah, die mir zu Gesicht kamen,

etwa acht in proportionalen Abständen rechts und links. Wieder gewährt das Bild in seiner Farbenabtönung den deutlichen Eindruck langsamen periodischen Wechsels, und zwar unter dem Einfluß des Nervensystems. Gelegentlich kommt mehr die bilaterale Verteilung der pedalen und epipodialen Zentren zum Ausdruck, gelegentlich gewinnen die asymmetrischen visceralen Zentren, deren Gebiet ja auch in die Rückenhaut übertritt, die Oberhand.

Die trennenden Furchen zwischen den Runzeln, überall doppelt konturiert, weil die Runzeln nicht unmittelbar aneinanderstoßen, sind fleischfarben, d. h. etwa blaßgelblich durchscheinend. So im allgemeinen. Streckenweise aber werden sie blendend schneeweiß und undurchsichtig, in ganz scharfer Abgrenzung, aber beliebiger Verteilung. Die weiße Stelle kann eine der großen Runzeln ganz oder nur teilweise umfassen, sie kann sich auf die benachbarten Furchen erstrecken und das Gebiet mehrerer Höcker beherrschen, bis sie beliebig aufhört. Nur eine gewisse Ausdehnung scheint ihr zuzukommen, so daß sie wohl mindestens eine große Runzel umfaßt und in die nächsten Furchen ausstrahlt. Solche Stellen finden sich verschiedene auf dem Mantel, sie hängen offenbar mit dem periodischen Wechsel der braunen Töne zusammen. Im Leben, wie gesagt, bildet das Weiß glatte Streifen auf dem Boden der Furchen (innerhalb der Haut, nicht als äußeres Exkret), im Tode treten Schrumpfungen ein, die braunen Umrisse benachbarter Runzeln verbinden sich durch schmale Brücken in nahen Abständen, so daß die weiße Linie in einen Rosenkranz aufgelöst wird.

So ungefähr war das Bild, das mir die ersten Exemplare der Art zeigten. Beim nächsten kam ganz plötzlich noch ein weiteres Element dazu, ein prachtvoll klares Karmin, das, wiewohl nur von mäßigem Umfange, um so reiner hervortrat, als es nur auf dem eben geschilderten schneeweißen Streifen auflag. Ebenso zusammenhängend, wie diese je in einem gewissen Bezirk, unterschied es sich nur dadurch, daß es nicht den ganzen Bezirk einnahm, sondern noch kurze Stellen von dem Weiß freiließ, das nun zwischen dem dunklen Braun und dem Karmin um so blendender hervorleuchtete.

Damit ist der Tatbestand erschöpft, wenn ich hinzufüge, was mäßige Vergrößerung mit dem Mikroskop lehrte. Das Weiß besteht, wie bei den Urocycliden (s. o.), aus festen Konkrementen, das Braun und das Karmin gehören zu Chromatophoren; das Braun bildet in den Zellen Körner und Anhäufungen von verschiedener Dichte, Größe und Intensität, wie oft in Farbzellen, das Karmin bestand aus ganz

gleichen und gleich intensiv gefärbten Kügelchen. — Dazu kommt noch ein neues Element im Hautgewebe, nämlich Drüsen von Kalkkristallen, morgensternartig, meist zu fünf zusammengeschlossen.

Und nun die Deutung!

Es kann keinen schrofferen Umschlag geben als den der weißen Harnsäurekonkremente in das leuchtende Karmin. Das aber weist mit aller Schärfe, wie ich glaube, auf die bekannte Murexidprobe. Wurde doch Murexid, das Ammoniumsalz der Purpursäure, mehrere Jahre als prachtvoller Farbstoff für Gewebe benutzt, bis ihn die bequemeren Anilinfarben verdrängten. Mir scheint es ebenso klar, daß das Murexid bei *Pleurobranchus* aus der Harnsäure entsteht, wie in der Porzellanschale; welches freilich das umwandelnde Reagens ist, bleibt wohl zunächst unsicher; die physiologische Chemie würde vielleicht mit einem Ferment oder Enzym bei der Hand sein. Die gewöhnliche Methode, Murexid durch Salpetersäure aus Harnsäure herzustellen, kommt kaum in Betracht, da freie Salpetersäure dem normalen Stoffwechsel fremd ist, da sie ferner die Umwandlung nur in der Wärme bewirkt und in der Kälte andere Umsetzungen mit Harnstoff als Endprodukt auslöst; doch kann man ja denselben Stoff aus Ammoniak und Alloxanthin gewinnen. Natürlich ist auch dieser Weg verschlossen. Aber die Harnsäure ist, möchte man sagen, ein vielseitiger Stoff, dessen Konstitution trotz der mäßigen Zahl von Atomen, aus denen ihr Molekül sich aufbaut, noch nicht klargelegt ist. Hier können wohl verschiedene Wege das gleiche Ziel erreichen.

Die Harnsäure in der *Pleurobranchus*-Haut stammt beinahe mit Sicherheit von dem respiratorischen Stoffwechsel des braunen Farbstoffes, so gut wie bei den Urocycliden, nur daß der hohe Wassergehalt und der damit verbundene lockere Zustand der Gewebe leichten Transport und lokale Scheidung gestattet; sie lagert sich da ab, wo die Atmung aufhört, in den Furchen nämlich.

Auf derselben Gewebsbeschaffenheit beruht die freie Kristallisation des Kalkes, gegenüber seiner feinkörnigen oder kugligen Ablagerung in der Haut der Pulmonaten (s. o.).

Rätselhaft bleibt nur das braune Pigment, das in helleres Gelb übergeht, je nach dem Stande der Oxydation oder Reduktion. Auch das Orange der Fühler schließt sich an diese Gruppe an, wofür wir weitere Belege finden werden; es unterscheidet sich lediglich durch seine Konstanz, als eine Modifikation, die an der Atmung nicht mehr teilnimmt.

So sehen wir hier — und das ist das Außerordentliche — die

Umsatzprodukte in reinlicher Scheidung, und im Murexid über das gewohnte Maß hinausgehend. Drei von den vieren liegen chemisch klar, der Kalk, die Harnsäure und das Murexid. Nur das Grundpigment verschließt noch seine Konstitution. Dieses Braun, wohl eine Manganverbindung¹⁾, vollzieht in langsamem periodischen Wechsel die Respiration; bei der einen Phase fällt Harnsäure ab, die in Murexid übergeführt und in irgendwelchem farblosen Umsatzprodukt wieder in die allgemeine Haemolymph zurückgeleitet wird. Die andere Phase zeigt diese Abfälle nicht. Es muß dahingestellt bleiben, ob hier der Stoffwechsel im Pigment ruht oder mit anderen, farblosen Stoffen einhergeht und daher nicht sichtbar hervortritt. Bemerkenswert ist hier der Vergleich mit *Cyclostoma*, welches, wie oben erwähnt, die Aufarbeitung abgelagerter Harnsäure auf einem anderen Wege bewirkt, mit Hilfe symbiotischer Bakterien.

Von einer ähnlichen Grundlage aus, aber in in anderer Richtung, bewegen sich die Pigmente bei

Aplysia,

von der bei Neapel drei Arten vorkommen. Ich beobachtete andauernd drei Exemplare, die nach dem verschiedenen Bau der Kieme mindestens zwei, wahrscheinlich alle drei Spezies repräsentierten, nachdem ich das größte Stück zur Bestimmung der Trockensubstanz verwandt (s. o.), nämlich *A. limacina*, *punctata* und *depilans*. Die größte war an den freien Körperstellen dunkelviolett mit runden, weißlichen Flecken, die kleinste ockergelb mit ebensolchen Flecken und die dritte schmutzigrâu ins ockerige ohne scharf umschriebene Flecke. Machen wir zunächst die Bemerkung, daß die runden Flecke etwa halbkuglige Ausschnitte aus der Haut darstellen, die pigmentlos und durchscheinend sind und weißliche Körner enthalten, die wohl zur Harnsäure-Guaningruppe gehören mögen, aber sicher keine reine Harnsäure sind. Nebenbei die Angabe, daß die verschiedenen Tiere, sehr fortpflanzungslustig, wiederholt laichend, sich promiscue untereinander begatten, wobei dasselbe Stück bald als Männchen, bald als Weibchen figuriert, ein Beweis völligen Wohlbefindens, trotzdem ich von Zeit zu Zeit mit dem Finger gewaltsam das rechte Parapodium und

¹⁾ Die Zurückführung auf Mangan ist zunächst eine Hypothese, die ich lediglich aus dem Farbenton herleite (das Gelb würde mehr auf Eisen deuten). Aber gerade die jüngsten Untersuchungen zeigen den Wert von Manganspuren für den tierischen Haushalt, und im Meere werden strahlige Kugeln eines Manganerzes abgelagert.

den Mantelrand auseinander drängte und die Kieme freilegte. Reichliches Ulvenfutter hielt sie in gutem Zustand.

Solcher derber Reiz führt unter Umständen zur Entleerung eines farbigen Sekretes, und zwar entweder eines violetten oder eines milchig-weißen. Dabei scheinen nicht bloß die Niere und lokalisierte Drüsen der flachen Mantelhöhle zu wirken, sondern die Kieme selbst, denn sie zeigt die nämlichen Farben, so daß sie, zumal bei dem dunklen Violett, sehr kräftig von dem helleren Fleischton der Mantelhöhle absticht. Die stärkste Entleerung ist wohl die bei der ersten Mißhandlung nach dem Fange. Wenigstens kam keine so starke wieder vor, als die, welche zunächst über und über die Hände purpurn färbte. Oft reagieren die Tiere dann lange Zeit nicht wieder, auch eine reichliche Fütterung nach längerem Hungern genügt nicht, um die Exkretion bei allen drei Schnecken gleichmäßig wieder hervorzurufen. Bei der großen violetten *A. limacina* entsinne ich mich nur der purpurnen Abscheidung. Die beiden anderen entleerten bald weiß, bald purpurn, ich glaube sogar sicher zu sein, daß ich bei der einen an zwei einander folgenden Tagen erst die eine, dann die andere Farbe abscheiden sah. Es ist wohl darauf nicht einmal besonderer Wert zu legen, wiewohl ausführlichere Untersuchung auch darauf zu achten hätte. Wesentlich ist es, daß auch die ockerigen Schnecken eine purpurne Kieme, die dann erst recht absticht, und eine purpurne Abscheidung zeigen können.

Untersuchungen in Neapel, noch nicht publiziert, sollen, wie man mir sagte, eine biologische Bedeutung erwiesen haben, insofern das weiße Exkret von den Fischen gemieden würde. Darauf kommt es mir hier nicht an, sondern nur auf den Zusammenhang zwischen Respiration und Exkretion, zwischen dem Ocker in der Haut und der Harnsäure in der Niere, die aber wieder in Purpur umschlägt, also eine Murexidsubstanz, aber nicht nur dort, sondern auch deutlich in der benachbarten Kieme, und weiter im ganzen Integument bis schließlich bei *A. limacina* ein konstanter, schmutziger Purpur die ganze Oberfläche des Körpers färbt und gelegentlich selbst die bis 8 m lange Laichschnur, in dem die Eikapseln verbindenden Schleim, einen rötlichen Ton zeigt. Vermutlich spielen auch die vorhin erwähnten blauen Stellen mit ihren Konkrementen in diesen Kreislauf der Stoffe hinein. Die Parallele zu *Pleurobranchus* liegt auf der Hand, nur die Anordnung und praktische Verwertung in der Ökonomie des Organismus haben sich verschoben. —

Wieder eine neue Kombination findet sich, soviel ich sehe, bei

Chromodoris

(Taf. XXI Fig. 4 und 5),

von der ich erst ein größeres Stück von 2,4 cm Länge und nachher ein Paar kleinere Individuen bekam. Ich nehme sie zusammen, gleichgültig, ob anatomische Unterschiede zwei Spezies bedingen, oder ob sich's um Altersdifferenzen handelt. Die Umrißfigur bleibt dieselbe, eine schlanke *Doris* mit gefiederten Rhinophoren und mit ähnlich gefiederten, retraktilen Kiemen um den After.

Die Tiere, besonders die kleineren, sind von einem herrlich leuchtenden Blau, das sich verschieden vertieft, besonders dunkel etwa die Rhinophoren, hell die Seitenteile der Sohle. Darauf sehen wir bei der größeren Schnecke ein System feiner Linien in Gelb (Gummigutt), seitlich z. T. in Weißgelb. Sie sind in der Fig. 5 *A—E* mit schwarzen Linien angegeben. Eine fast seitlich verdoppelt und verdreifacht rings um das Epipodium, ein Paar andere laufen an den Seiten des Fußes hin, ein Ring umgibt die Scheide der Riechfühler, und ein unregelmäßiges System zieht über den Rücken, vorn bilateral symmetrisch, nachher in ein Netzwerk schiefgestellter Maschen übergehend. Die Figuren, *A*, *B* und *C* nach dem Leben, *D* dasselbe in Formol, besagen das Nähere. Es ist wieder die Anlehnung an das asymmetrische viscereale Nervensystem, auf die wir bei *Pleurobranchus* aufmerksam wurden.

Aus dieser Farbenzusammenstellung würde ich keinen Schluß auf die chemische Grundlage finden, wohl aber aus den kleinen Tieren von 0,5 bis 0,8 cm Länge. Sie haben jederseits am Epipodialrande eine orangerote und darunter eine weiße Linie. Eine weiße Linie zieht median auf dem Rücken entlang, die gelbrote Linie des Epipodiums wird vorn und hinten durch eine weiße zum Längsoval geschlossen, und endlich hat jede der gefiederten Kiemen einen zarten weißen Strich entlang der Rhachis. Diese Rhachisstriche dürften den ersten Aufschluß geben. Sie beweisen, daß auch hier die Atmung mit Harnsäureabfall einhergeht. Die Kieme selbst ist ebenso lebhaft gefärbt wie die von *Aplysia* im Purpurstadium, nur blau. Da sagt aber die Chemie, daß sich Murexid in Wasser karminrot, in Kalilauge blau löst. Was liegt da näher, als daß das Blau sich durch alkalische Reaktion des Körpersaftes bildet? Die weißen Linien auf dem Rücken und an den Seiten des Fußes deuten darauf, daß der gleiche chemische Zusammenhang den ganzen Körper beherrscht. Die Epipodiallinie aber beweist durch den direkten Übergang der Farben, daß

auch hier das Gelb mit dem Weiß verknüpft ist. Das Gelb oder Orange ist offenbar ein Umwandlungsprodukt, das den konstantesten Abfall bildet, der dann auch am weitesten nach außen abgeschoben wird. Nebenbei die Bemerkung, daß das blaue Pigment vom Alkohol gelöst und der Schnecke völlig extrahiert wird. Dabei wird der Alkohol blau, woraus die Beständigkeit des Pigments hervorgeht.

So glaube ich, daß *Pleurobranchus*, *Aphysia* und *Chromodoris* eine Reihe bilden, welche für die Umwandlung allgergellster Pigmente ineinander die chemische Einsicht ermöglicht, ohne alle Rücksicht auf ökologische Verwertung und Anpassung. Dabei möchte man aber doch schwerlich von jeder solchen Auffassung absehen; das Blau der *Chromodoris* fordert wenigstens die Annahme heraus, daß es in Anpassung an die Farbe des Seewassers bei Capri entstanden sei. Wer das Farbenjuwel der Blauen Grotte gesehen hat, wird sich nicht mit der mattblaugrünen Farbe begnügen, wie sie, auf Taucher- versuche gestützt, auf Gruppenbildern, etwa von den Aktinien in der Fauna und Flora des Golfes von Neapel wiedergegeben wird. Warum sollen nicht ähnliche Reflexe, wie in der Grotte, auch in den oberen Wasserschichten außerhalb vorkommen? Daß *Chromodoris* mehr oberflächlich lebt, geht aus der Neigung der kleinen, am Wasserspiegel zu schwimmen, hervor. Es hat also den Anschein, daß die Kombination von Blau und Gelb eine besondere biologische Bedeutung hat; dafür sprechen zwei Formen, von denen mir je zwei Stücke unter die Hände kamen, nämlich

Doridium membranaceum und *Janus cristatus*

(Taf. XXI Fig. 2).

Die Cephalaspideen, zu denen das erstere gehört, sind im allgemeinen als Schlickbewohner unscheinbar gefärbt, die tragen *Philine* und *Scaphander* (s. o.) weiß mit einem ockergelben Hauch, die bewegliche *Bulla striata*, die auch an der Glaswand klettert, bräunlich grauschwarz, die Schale so gut wie der Weichkörper im wellenartigen Wechsel von helleren und dunkleren Tönen. Das noch beweglichere Gastropteron, das mit Hilfe seiner großen Parapodien lebhaft schwimmt, ist einfarbig mennigrot, die Parapodien am grellsten. *Doridium* aber trägt eine auffallende Zeichnung. Die Grundfarbe ist braun, in verschiedener Abschattierung. Hier sind weißliche oder weißlich-gelbe Spritzflecken unregelmäßig eingelagert, die zu der Harnsäuregruppe gehören dürften. Die Unterseite (— von einer abgegrenzten Sohle kann man nicht wohl sprechen —) ist einfarbig tief purpurschwarz.

Von diesem stumpfen Grunde heben sich nun grell mennigrote und himmelblaue Linien ab. Sie begleiten, nebeneinander herziehend, außen die blauen, die Ränder der Parapodien und die hinteren Lappen des Mantels, unter denen sich die Kieme verbirgt, einzelne rote Streifen greifen auf das Kopfschild über, das vorn quer herüber blau gesäumt ist.

Was bedeuten diese bunten Merkmale an der interessanten Schnecke, der Radula und Kiefer fehlen und die sich anderseits ganz scharf nach der Pendulationstheorie einstellt (— Mittelmeer — Indien, Australien — Chile —)? Handelt es sich um einen Einfluß der Tropensonne?

Eine Antwort schien mir zu kommen, als ich *Janus cristatus* sah, ein Tier mit denselben Farben und ähnlicher Verteilung, doch auf völlig anderer Grundlage. Die Grundfarbe dieses Cladohepatikers ist dasselbe Braun; dunkelbraun sind namentlich die basalen Hälften der keulenförmigen Rückenanhänge oder Cerata, die dichtgedrängt rings um die Epipodiallinie stehen, von der Stirn in der Medianlinie bis zum Schwanzende. Ihre lichtblauen Endknöpfe vereinigen sich auf den ersten Blick zu einem blauen Bande, welches das Tier umgibt. Ein paar blaue Flecke stehen auf der Unterseite des Mantels, und zwei blaue Längslinien, hinten zu einer verschmolzen, ziehen auf dem Rücken entlang, wobei sie sich an der Durchtrittsstelle der Riechfühler einander nähern. Grell mennigrot sind auf der Unterseite die Sohle, die Mundscheibe und die Umgebung der Genitalöffnung, auf der Oberseite die beiden langen schlanken Riechfühler; ihre Spitze setzt sich davon schwefelgelb ab, während ihre Basen durch eine blasenartige Vorwölbung, »Crista« autt., in reinem Zinnober verbunden werden. Hier also, an diesem stärkst vorspringenden Zierrat des Rückens, steigert sich Mennigrot zu seinen grellsten Nuancen, Zinnober und Gelb¹⁾.

¹⁾ Ich habe die Spezies so genommen, wie sie mir von Dr. CERRUTI benannt wurde. In der Tat stimmt die Diagnose nach der äußeren Morphologie vollkommen (— wobei ich allerdings die Struktur der Rhinophoren nicht weiter geprüft habe). Die Farben sind aber ganz andere, als in der schönen Figur, die TRINCHESE nach dem Leben gemalt hat (Aeolididae e famiglia affini del Porto di Genova. Parte 2. Tav. XXXVI). Eine Verwechslung ist um so weniger möglich, als nach BERGH (System der nudibranchiaten Gastropoden. S. 44) bloß die eine Art nicht nur der Gattung, sondern selbst der Familie der Janidae im Mittelmeer vorkommt. Die Grundfarben sind zwar bei TRINCHESE dieselben, aber durchweg stark abgeblaßt, ein zartes, blasses, ockeriges Gelbbraun, die Darmäste in den Ceraten dunkelbraun, die schwächeren Endknöpfe schwach blau an-

Die Kontraste der Farben sind im ganzen bei *Doridium* und *Janus* dieselben; ich habe zu denselben Farben und Mischungen gegriffen beim Skizzieren, trotzdem die Skizzen unabhängig voneinander in einem längeren Abstände gemacht wurden, rings das blaue Band, dazu der Gegensatz von Mennige auf braunem Grund. Bemerkt man, daß das auffällige Kleid von *Doridium* innerhalb der Cephalaspideen ganz isoliert steht, wie vermutlich auch seine Lebensweise — das Tier wurde trotz besonderer Aufmerksamkeit einzeln erbeutet, gegenüber allen andern (s. o.), die zu mehreren oder vielen gebracht wurden —, dann ist wohl die Annahme kaum zu umgehen, daß hier irgendeine besondere Anpassung vorliegt. Die nächstliegende ist wohl die, daß *Doridium* eine mimetische Form ist zu *Janus*, entsprechend den mancherlei Schutz- und Trutzfärbungen bei den Cladohepatikern, besonders den Aeolidiern.

Dem stellen sich allerdings zwei Tatsachen entgegen, die Beachtung verlangen. Erstens soll, wie ich von Dr. CERRUTI erfuhr, *Doridium* nicht mit *Janus* zusammen leben; die eine Schnecke soll oberflächlich, die andere in etwa 10 m Tiefe hausen, dazu an Örtlichkeiten, die wohl 1 km voneinander entfernt sind. Die andere Schwierigkeit liegt darin, daß *Janus* die Fähigkeit, aus der Hydrozoennahrung Nesselkapseln aufzuwachen und als Wehr zu verwenden, nicht besitzt; die Cerata sind oben geschlossen.

Den ersten Einwand braucht man wohl nicht zu hoch zu bewerten. Der berühmte Serapistempel mit seinen von Bohrmuscheln zerfressenen Säulen beweist ja zur Genüge, daß an dieser Küste noch in historischer Zeit reichlich lokale Hebungen und Senkungen vorgekommen sind, die wohl mit der gleichzeitigen Veränderung dieses vulkanischen Bodens die lokale Trennung einst zusammenhausender Tiere leicht bewirken konnten.

Mehr Schwierigkeiten macht der zweite Punkt. Doch braucht man da wohl nur eine durch Cnidocysten geschützte Form heranzuziehen, wie *Aeolis papillosa* oder *Amphorina caerulea*, deren Cerata blau sind mit gelben Endknöpfen. Die Farben sind annähernd die

gehaucht, die Rhinophoren und die verbindende Crista blaß, fast farblos. Die Entscheidung, ob dieselbe Spezies im Norden bei Genua so matt, bei Neapel aber intensiv gefärbt ist, oder ob zwei verschiedene Arten vorliegen, ist mir unmöglich, da das Exemplar, nach dem ich meine Skizze machte, den andern Tag bereits in Auflösung begriffen war. Die Farben waren mindestens so intensiv wie bei *Doridium*, dazu das Zinnoberrot an der Basis, das reine Gelb an der Spitze der Riechfühler.

gleichen, der Kontrast wirkt genau so. Und ein Fisch etwa, der gelernt hat, *Aeolis* zu meiden, wird dann schwerlich nach *Janus* schnappen. Immerhin wollte ich nicht dem Hindernis ausweichen, welches darin liegt, daß die Erklärung gewissermaßen erst auf Umwegen gewonnen wurde.

Nebenbei noch die Bemerkung, daß das Blau von *Janus* ganz dem gleicht, das sich wie ein blauer Faden an den Armen und dem freien Rande der die Arme verbindenden Membran von *Eledone* s. *Moschites* entlang zieht. Hier freilich ist es nach Cephalopodenart in den Farbenwechsel einbezogen und taucht plötzlich auf, um ebenso schnell zu verschwinden. Aber gerade die voranstehenden Tatsachen von dem leichten Übergange der Farbstoffe durch geringe Veränderung der sauren oder alkalischen Reaktion beim Stoffwechsel eröffnet wohl auch hier das Verständnis.

Einige Beispiele aus der Literatur.

In erster Linie möchte hier *Favorinus albus* zu nennen sein nach den schönen Abbildungen von TRINCHESE (l. c. Parte 1. Taf. XXXI). Hier sehen wir die typische Form der Aeolidier mit langen Sohlenzipfeln, vorderen Fühlern und Rhinophoren und paarig angeordneten Gruppen von Ceraten oder Rückenpapillen. Die Grundfarbe des Körpers ist ein zarter Ocker, die Rhinophore sind konstant braun mit weißer Spitze. Der Rücken hat entweder dem Darm entlang eine braune Linie — oder ein weißes Medianfeld. Die Cerata sind entweder weiß — oder braun entlang den Darmästen — oder mennigrot. Sie sind aber der Hauptsitz der Atmung. Da ergibt sich ohne weiteres die Beziehung der Umschläge. Das Weiß ist vermutlich Harnsäure. Sie kann ebensogut in Braun wie in Mennigrot übergehen, je nach dem physiologischen Zustand der Schnecke. Was als Varietät erscheint, ist vermutlich weiter nichts, als ein vorübergehender Zustand.

Ganz ähnlich steht es mit den *Facelina*-Arten (l. c. Taf. IX—XIII). Hier wechseln Ocker, Braun, Mennige und Blau in den verschiedensten Kombinationen, immer die Pigmente zierlich voneinander gesondert, bei *Berghia coerulescens* Ocker, Braun, Mennige und Weiß, so daß die weißen Spitzen der Cerata von einem roten Ring umgeben sind. Die *Doto*-Arten (l. c. Taf. II—LVIII) haben denselben Farbenwechsel, jede in einer anderen Nuance.

Hermacina maculosa hat ebenso Weiß, Ocker, Braun und um die weißen Spitzen der Cerata einen roten Ring. Der aber setzt

sich aus Zellen mit demselben reinen Karmin zusammen, wie ich es bei *Pleurobranchus* als Murexid deuten zu sollen glaubte.

Wir brauchen TRINCHESES Figuren nur zu prüfen, um überall dieselben Pigmente, sauber getrennt, wiederzufinden. Höchstens eine violette Nuance bleibt noch unklar, und noch ein lebhafter Ton, nämlich Grün. Das aber ist vermutlich auf pflanzliches Chlorophyll zurückzuführen, allerdings in der Beschränkung auf die Opisthobranchien. Denn bei Vorderkiemern findet es sich häufig genug als Schalenpigment, bei Trochiden, *Haliotis*, *Melania*, bei letzterer kenne ich es auch aus dem Mesenchym. Vereinzelt findet es sich ja auch bei tropischen Landschnecken.

G. Ökologische Deutung der Pigmente.

Will man bei Gastropoden von Farbenwechsel reden, so können wohl eigentlich nur die Hinterkiemer in Betracht kommen. Und doch ist bei diesen bisher kaum davon die Rede gewesen, vielleicht mit der Ausnahme einer versteckten Bemerkung, daß bei dem pelagischen *Glaucus* die nach unten gekehrte Rückenseite um so silberglänzender wird, je stärker das Meer bewegt ist und seine Schaumkämme zeigt (die Erklärung s. o.). Sonst vollzieht sich die Umfärbung so langsam, daß man die verschiedenen Färbungen als individuelle Verschiedenheiten oder als Varietäten aufgefaßt hat. Aber am klarsten liegt dabei die Umwandlung der Stoffe ineinander, so wie sie auch am leichtesten sich chemisch deuten lassen. Es gibt wohl kein anderes Pigment bei den Mollusken, das so schnell durch Alkohol ausgezogen und gelöst würde, wie das Blau von *Chromodoris*. Umgekehrt greifen die Stoffe bei den Pulmonaten am tiefsten in die Konstitution ein, denn bei ihnen allein kommt es zur Drüsenentleerung von Kalk und Pigment durch die ganze Haut. Im übrigen sind die verschiedenen Stoffe, Kalk, Harnsäure und die Pigmente, bei ihnen so innig durcheinander verflochten, daß die Beziehungen zwischen ihnen kaum auseinanderzulegen sind. Daß der Unterschied auf dem grundverschiedenen Wassergehalt beruht, haben wir gesehen.

Verfolgt man die Wirkung der Pigmentierung in ihrer Beziehung zur Umwelt, nicht zu klimatischen Faktoren, sondern im Sinne der Farbanpassungen, so schließen die Pulmonaten am schlechtesten ab. Die marinen Prosobranchien sind viel bunter, und die Opisthobranchien erreichen das Maximum. Bei den Prosobranchien scheinen dabei in der Tat ausgesprochene Schutzfärbungen vorhanden zu sein,

wie sie nur durch den Farbensinn der Verfolger gezüchtet werden können, etwa bei *Murex trunculus*. Oder soll man hier auf die Farbenphotographie zurückkommen, wie sie KAMMERER tatsächlich nachgewiesen zu haben glaubt? Unter den Hinterkiemern macht *Glaucus* mit seiner marineblauen (ventralen) Oberseite und seiner silberweißen (dorsalen) Unterseite keine Schwierigkeit, denn hier an der Meeresoberfläche ist das farbenempfindliche Auge der Seevögel entscheidend für das nach oben gewandte Blau, das Silberweiß der Unterseite aber ist keine besondere Farbe, benötigt daher auch nicht zur Erklärung einen besonderen Farbensinn verfolgender Fische. Die Farblosigkeit oder Farbarmut der Cephalaspideen, die im Schlamm leben, bedarf weiter keiner Erklärung; die Mudfarbe von *Bulla* könnte wieder auf Chromographie hinauslaufen, da sich die Tiere wohl gleichmäßig auf entsprechendem Boden halten. Aber wie bei den grellen Zeichnungen bei *Doridium* und *Chromodoris*, oder an den Rückenpapillen der Aeolidier? Wir haben gesehen, daß hierbei zumeist der grelle Gegensatz von Blau und Gelb oder Orange sich geltend macht. Das aber sind Komplementärfarben, die schwerlich anders wirken als Schwarz und Weiß im direkten Sonnenlicht oder Gelb und Blau bei Mondscheinbeleuchtung in einer Winterlandschaft. Hier scheint es in der Tat weniger auf die Farbe anzukommen, als auf den möglichst grellen Kontrast zwischen Hell und Dunkel, vorausgesetzt, daß sich das Tier, durch irgendwelchen Ekelstoff geschützt, möglichst kenntlich machen, oder wenn ihm dieser fehlt, andre geschützte Formen nachahmen will. Damit würde es sich auch erklären, daß die Rückenpapillen der Aeolidier keineswegs immer auf Blau und Gelb angewiesen sind, sondern daß oft ein weißer Knopf durch irgendeine lebhaftere Farbe, Rot oder Braun, umrahmt und abgehoben wird, denn auf die Kontrastwirkung allein scheint es anzukommen.

Für alle diese Fälle kann man also recht wohl mit farbenblinden Verfolgern auskommen, es genügt die Wahrnehmung verschiedener Helligkeitswerte. Daß eine allgemeine Blaufärbung, wie bei *Chromodoris*, auch als Schutzfärbung wirken kann, versteht sich von selbst. Hier müssen die näheren Umstände, unter denen das Tier lebt, entscheiden, so dürftig leider unsere Kenntnisse hiervon oft noch sind.

Nur noch eine Bemerkung scheint hier am Platze. Die Färbung der Meeresschnecken ist in vielen Fällen viel bunter als die der Landschnecken, abgesehen von denen der Gezeitenzone, welche die stumpfen Farben der Felsen und ihres organischen Überzugs bevor-

zugen. Das aber hängt wohl mit dem gedämpften Licht im Meere zusammen.

Alles in allem erscheinen die Opisthobranchien am buntesten, weil sie vermöge ihres hohen Wassergehalts die Pigmente am leichtesten lokal sondern. Damit kennzeichnen sie sich wohl als die am weitesten vom ursprünglichen Stamm abgewichenen, und das führt uns auf phylogenetische Fragen. Ich wurde in überraschender Weise auf solche aufmerksam durch die Beobachtung der Bewegung.

II. Einiges von der Lokomotion der Meeresschnecken nebst Bemerkungen zur Phylogenie.

A. Historisches.

Seit ich vor etwa 35 Jahren von der Untersuchung der Stylomatophoren aus zu dem Schlusse kam, das lokomotorische Wellenspiel der Schnecken beruhe auf Längsmuskelfasern, welche die Sohle vorn verlängern und daher selbst extensil statt kontraktil sein müßten, ist die Frage, wie zu erwarten, zeitweilig von den verschiedensten Seiten aus wieder aufgerollt, um eine andere, weniger von den gewöhnlichen Erfahrungen der Physiologie abweichende Lösung zu finden. Ich will auf diese Literatur nicht im einzelnen eingehen, sondern aus dem Für und Wider nur ein paar Dinge herausheben, die für das folgende bedeutungsvoll sein möchten.

Daß der Fuß ein Schwellorgan ist, unterliegt keinem Zweifel. Um so mehr fällt es auf, daß kleine aus der Sohle von *Limax tenellus* geschnittene Stücke durch direktes Sonnenlicht wieder zum Wellenspiel veranlaßt werden können, wie KÜNKEL nachwies. Hier kann das Gewebe nicht gerade mit Blut mehr stark gefüllt sein; es müßten schon die kleinen Mengen genügen, die bei dem operativen Eingriff nicht abgeflossen sind. — Die Schwellung kann man auf verschiedene Weise demonstrieren, bei dem Herausstrecken der Sohle einer ins Gehäuse zurückgezogenen Schnecke, durch die anatomischen Verhältnisse, durch die Wellen, die man bei manchen Vorderkiemern von vorn nach hinten durch den Fuß verlaufen sieht und die ich bei *Pomatias* von Anfang an als solche zu erkennen glaubte. Freilich wurden auch sie von französischer Seite als Ausdruck der lokomotorischen Muskelwirkung genommen. ROBERT hat für *Haliotis* ein Schema konstruiert, wie man durch Zusammenwirken von Muskelfasern verschiedener Richtung, ähnlich wie bei einer Raupe, die

Lokomotion plausibel machen könne¹⁾. Dem ist entgegenzuhalten, daß auch BIEDERMANN, wie ich, zu dem Schluß kam, daß lediglich die Längsmuskeln wirksam sind, da bei der gemeinen Ackerschnecke unmittelbar unter dem Epithel des lokomotorischen Sohlenmittelfeldes starke Längsmuskelbündel verlaufen, wie sie in dieser geschlossenen Form dem übrigen Integument durchaus fehlen. VLÈS²⁾ hat nach gewissenhafter und mühsamer Beobachtung den Verlauf der Wellen bald von hinten nach vorn, bald in umgekehrter Richtung, bald in beiden nebeneinander in verschiedenen Längsfeldern, bei einer langen Reihe von Mollusken festgestellt und eine übersichtliche Gruppierung gegeben; und neuerdings hat er alle diese Wellen, indem er sie, soviel ich sehe, als gleichwertig annimmt, auf ein gemeinsames Prinzip zurückzuführen gesucht; er denkt sich zu diesem Zweck irgendein kugliges Stück in dem Fuß und untersucht konstruktiv, in welcher Weise und Reihenfolge sich dessen Vertikal-, Transversal- und Longitudinalachse verlängern oder verkürzen müßte, um alle die beobachteten Erscheinungen daraus zu erklären, — eine theoretische Konstruktion, die auf die Analyse der beteiligten Gewebe verzichtet. Eine Korrespondenz, in der ich mich mit ROBERT auseinanderzusetzen suchte, ist schließlich zu keinem Ende gekommen, weil ich in der Diskussion der Vaginuliden nicht entbehren zu können meinte. Einige Einwürfe habe ich wenigstens erörtert³⁾.

Damit bin ich an dem Punkte angelangt, auf den es mir hier ankommt. Da die Versuche, lebende Vaginuliden aus den Tropen zu bekommen, fehlschlagen, war ich auf die Bilder, die mir mein Freund STRUBELL sehr sorgfältig auf Java gemalt hatte, angewiesen. Sie stimmen bis auf geringe Einzelheiten mit denen unserer Stylomatophoren überein, die Zahl der Wellen, die gleichzeitig von hinten nach vorn durch die Sohle ziehen, ist etwas größer. Freilich kann ich nicht beurteilen, ob die Wellen, die sich dunkler aus der Sohlen-

¹⁾ A. ROBERT, Remarques sur la progression des Rhipidoglosses. Bull. Soc. Zool. de France. 32. 1907. p. 55 ff.

— Seconde Note sur la progression des Gastéropodes. Ibid. 33. 1908. p. 151 ff.

²⁾ FR. VLÈS, Sur les ondes pédieuses des Mollusques reptateurs. C. r. Ac. sc. Paris. 1907. 22 juillet.

— Remarques diverses sur la reptation des Mollusques. Bull. Soc. Zool. de France. 33. 1908. p. 170 ff.

— Observations sur la locomotion d'*Otina otis* Turt. Remarques sur la progression des Gastéropodes. Ibid. 38. 1913. p. 242 ff.

³⁾ SIMROTH, Quelques remarques sur la locomotion des Gastéropodes. Ibid. 35. 1910. p. 10 ff.

fläche abheben, auf geronnener Muskelsubstanz, wie bei *Limax* etwa, oder auf fortschreitender Blutschwellung beruhen, daher ich auch diese theoretisch wichtige Unterscheidung hier bei Seite lassen muß. Die anatomische Untersuchung zeigt eine besonders schöne Schwellvorrichtung, da die beiden Sinus, die an der Sohle entlang ziehen, mit regelmäßig eingelagerten Sphinkteren versehen sind, rosenkranzartig. FISCHER kopiert in seiner Zusammenstellung¹⁾ eine Figur, in der die dunklen Querwellen sich von der Sohle noch darüber hinaus auf das Hyponotum erstrecken, wodurch die Beteiligung einer im ganzen Fuß fortschreitenden Blutschwellung an der Lokomotion bezeugt wird, freilich nur an einer Spezies. Wesentlich ist nun die Zerlegung der Sohle durch dichte Querriefen, die SEMPER bereits zur Kennzeichnung der Spezies benutzte, indem er bestimmte, wieviel Rillen auf 1 mm gehen. Ich habe die Gruppe daher als Soleoliferen von allen übrigen abgetrennt. Zu ihr gehören die Vaginuliden, die besonders altertümlichen Atopiden und die Oncidiiden, die, z. T. noch auf dem Lande lebend, der Hauptsache nach in die Gezeitenzone des Meeres gewandert sind. Daß sie vom Lande stammen, wird ohne weiteres durch ihre Lunge bezeugt. Diese Oncidien haben ihre Soleolae verloren und die Sohle ausgeglättet, nur einige zeigen noch die typische, wenn auch etwas gröbere Riefung, wie sich aus PLATES Figuren²⁾ ergibt.

Es stellt sich nun immer schärfer heraus, daß diese Soleoliferen besonders altertümlich sind. Ich übergehe ihre geographische Verbreitung, die Beschränkung der Atopiden auf den Ostpol und dgl. und hebe nur zwei Punkte heraus, die bereits oben gewürdigt wurden: das primitive Schälchen, das schon während des Embryonallebens abgeworfen wird, und die Verwendung der ganzen Haut, besonders des Rückens, zur Atmung.

Damit gehe ich zu den Meeresschnecken über, zunächst zu den

B. Prosobranchien.

Leider bin ich auf das Mittel, bei den Schnecken durch Gegenwart eines Seesterns den Fluchtreflex auszulösen und sie zu beschleunigter Lokomotion zu veranlassen, zu spät aufmerksam geworden. Die

¹⁾ P. FISCHER, Révision des espèces du genre *Vaginula* Férussac. Nouvelle Archive du Muséum. Paris. 7. 1871.

²⁾ PLATE, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pulmonaten. Zool. Jahrb. Anat. 7. 1893.

Methode erspart offenbar viel Zeit und gibt Sicherheit, daß die beobachtete Bewegung auch wirklich den Zweck hat, die Schnecke vorwärts zu bringen. Es wäre von Interesse zu wissen, in welchen Grenzen ihre Wirksamkeit gilt, ob z. B. Patellen oder die noch weit sessilern Calyptraeen sich ebenso zur Flucht bewegen lassen, wie sich die Hinterkiemer verhalten usw. VLÈS hat eine Anzahl Vorderkiemer so behandelt. Die Sache ist um so merkwürdiger, als auf dem Lande kaum ein Mittel existiert, um eine Gehäuseschnecke zur Bewegung zu zwingen. Nacktschnecken lassen sich durch Beleuchtung zur Flucht reizen mit derselben Sicherheit, wie ein *Pecten* oder ein *Antedon* durch eine *Asterias* zum Schwimmen. Auffällig ist, daß allein die Seesterne die Mollusken zur Flucht veranlassen, trotzdem doch sehr viele Gastropoden anderen Raubschnecken zum Opfer fallen, vor denen sie sich, soviel ich weiß, nur durch Rückzug ins Haus zu schützen suchen. Liegt das an der Langsamkeit der Seesterne, vor denen allein die Bewegung der Schnecken einen Geschwindigkeitsvorsprung hat? *Vermetus* hat den einseitigen Reflex entwickelt, bei jeder nicht allzu harten Berührung sofort Lippen und Radula in Tätigkeit zu setzen, da er auf den Detritus angewiesen ist, der in das senkrecht nach oben gerichtete Endrohr seiner Schale hinabsinkt. Doch hat das ja nichts mit Lokomotion zu tun, zeigt aber die Verschiedenheit der Instinkte.

Ich kann somit nur einige Beobachtungen vorbringen, die an freiwillig kriechenden Tieren zu machen waren oder etwa an umgewandten und losgelösten sich ermöglichen.

Monotocardia.

Hier gebe ich kurz die wenigen Beispiele, deren Bewegung irgend etwas Besonderes zu bieten schien, zum mindesten im Vergleich mit den anderen.

Cassidaria schiebt die helle Sohle einfach ohne sichtbare Wellen und ohne Änderung des Umrisses langsam gleitend vorwärts. — *Cerithium vulgatum* kriecht ebenso, indem es von Zeit zu Zeit die schwere Schale durch Kontraktion des Spindelmuskels heranzieht wie eine belastete *Helix*. Die mannigfache Zeichnung der Sohle in allerlei unregelmäßig verzweigten und verteilten Längsstreifen und Flecken müßte hier relative Verschiebungen sicher hervortreten lassen. — Anders verhalten sich die *Murex*-Arten. Bei *M. brandaris* gleitet die Sohle glatt am Glase weiter, ohne deutliche Wellen und Umrißänderung. Doch sieht man in der Vorderhälfte die rechte und

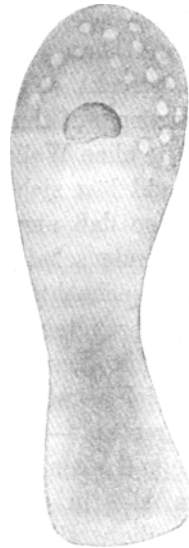
linke Seite abwechselnd vorgeschoben, während die Hinterhälfte glatt nachgezogen wird. Allerdings ist die physiologische Halbierung der Vorderhälfte, wenn der Ausdruck erlaubt ist, nicht scharf durchgeführt, da das Vorwärtswogen der einen Seite oft über die Mitte hinweggreift. Bei dem viel schwereren *M. trunculus* fehlt die Teilung, dafür sieht man die grauen Flecke, wenn auch ohne genaue Regel, in der ganzen Sohle fortwährend von hinten nach vorn fluten. — Die kleine *Littorina coerulescens* bringt den Unterschied zwischen

Fig. 3.



Littorina coerulescens. Sohle.
A in Ruhelage. B und C in den beiden miteinander abwechselnden Zuständen in Bewegung.

Fig. 4.



Natica millepunctata,
senkrecht nach unten kriechend. Das Operculum scheint durch.

Vorder- und Hinterhälfte zu schärferem Ausdruck. Die kürzere vordere sieht undurchsichtig weiß, derb und muskulös aus, die hintere schwärzlich und durchscheinend, muskelarm. Der weiße Teil allein scheint die Lokomotion auszuführen; er bildet einen schwachen, nach vorn konvexen Bogen, mit seitlichen Ausladungen. Dabei zeigt sich, ohne morphologische Kennzeichnung der Medianlinie, doch ein abwechselnder Gebrauch der beiden Hälften, indem sich der vorderste Punkt des Bogens verschiebt, er liegt erst links, dann rechts, dann wieder links usw. Der Bogen ist also unsymmetrisch in ständigem Wechsel. Die Hinterhälfte wird anscheinend passiv nachgezogen, immer am Glase haftend. — Eine kleine *Lamellaria* s. *Marsenia* (Taf. XXI Fig. 6) knickt, auf dem Rücken liegend, die Sohle der Länge nach ein, mit einer scharfen Medianlinie; das Verhalten erinnert an die Pulmonaten. Es wäre wohl noch zu untersuchen, wie andere Prosobranchien ohne Operculum sich in dieser Hinsicht benehmen. Beim flotten Kriechen bemerkt man keine Wellen auf der Sohle; fast erfolgt die Bewegung schrittweise, insofern das Vorderende er-

weitert und verlängert und dann die Spitze der Sohle samt dem Körper nachgezogen wird. Der Spindelmuskel scheint weißlich verschwommen durch die Sohlenfläche durch; diese hebt sich nicht von der Aquariumswand ab. — Von *Natica* ist das Schwellvermögen bekannt und durch SCHIEMENZ erklärt. Auffällig ist dabei, daß in der Schwellung des Pro-, Meso- und Metapodiums keinerlei Regel herrscht. Jeder Abschnitt kann sich für sich allein unförmlich auftreiben. Ja der Abschluß der Schwellung in den einzelnen Abschnitten bleibt einigermaßen konstant. Kontrahiert sich z. B. ein geschwollenes Propodium auf Reiz mit einer Nadel, so geht das Blut nicht in das Mesopodium über, sondern das Propodium quillt nach dem Aufhören des Reizes wieder auf. An der Vertikalwand kriechend, streckt sich der Fuß ungemein in die Länge, um sich beim Übergang auf den Boden beträchtlich zu verkürzen. Die Sohle gleitet glatt, ohne Wellen. Bei der enormen Verlängerung an senkrechter Wand löst sich wohl die vordere Hälfte ein wenig von der Fläche ab, so daß nur die Mitte die eigentliche Lokomotion besorgt. Das Vorderende scheint nach anderem Grunde zu suchen. Um das Graben zu beobachten, wurden farblose Perlen oder zerkleinertes Glas aus gesprengten Glastränen benutzt, wenn auch nur eine mäßige Durchlässigkeit dieses »Schlammes« zu erreichen war. Die Arten verhielten sich verschieden und nahmen keineswegs solchen Grund ohne weiteres an. — *Conus* und noch mehr die agile *Nassa* benutzten beim Graben deutlich allein das Vorderende, das, nach unten abgebogen, sich in den Boden hineinarbeitete. Der übrige Teil des Fußes beteiligte sich nicht und wurde von Zeit zu Zeit passiv nachgezogen. Das Kriechen am Glase erfolgt bei *Nassa* schnell, ohne sichtbare Wellen. Ihre ganze Beweglichkeit zeigt eine Schnecke, die einfach auf trockenem Boden liegt. Sie schießt plötzlich in ganzer Länge mit allen ihren Anhängen, Siphon, Tentakeln, Fuß, Deckel, möglichst ausgestreckt aus der Schale heraus und macht heftige Krümmungen, welche sie sofort in die normale Lage bringen. — Ein Paar andere kleine Rhachiglossen, die ich leider nicht gleich bestimmt habe und nachher nicht mehr sicher herausfinde, ergeben insofern Besonderheiten, als der Fuß eine deutliche mittlere Längsrinne hatte, die jedoch nicht am Vorderende einsetzte, sondern eine sehr bewegliche Spitze freiließ.

Diese spärlichen Beobachtungen zeitigen nicht gerade scharf ausgesprochene Ergebnisse, bald tritt Neigung zur Halbierung und gesonderten Verwendung der rechten und linken Hälfte hervor,

bald hat das Vorderende eine auffallende Bevorzugung, indem es beim Kriechen und Graben die Hauptarbeit übernimmt, bald gleitet die Sohle in ruhigem Weiterschieben vorwärts, bald macht sich ein inneres Fluten bemerkbar. Eigentliche Muskelwellen wurden nicht wahrgenommen. Die Unterschiede sind wohl größer als bei den Süßwasserschnecken, doch ohne scharfe Differenzen. Zum mindesten überall ein gleichmäßiges Gleiten an der Fläche. (Die springenden Formen, wie *Strombus*, habe ich nicht vorgehabt.)

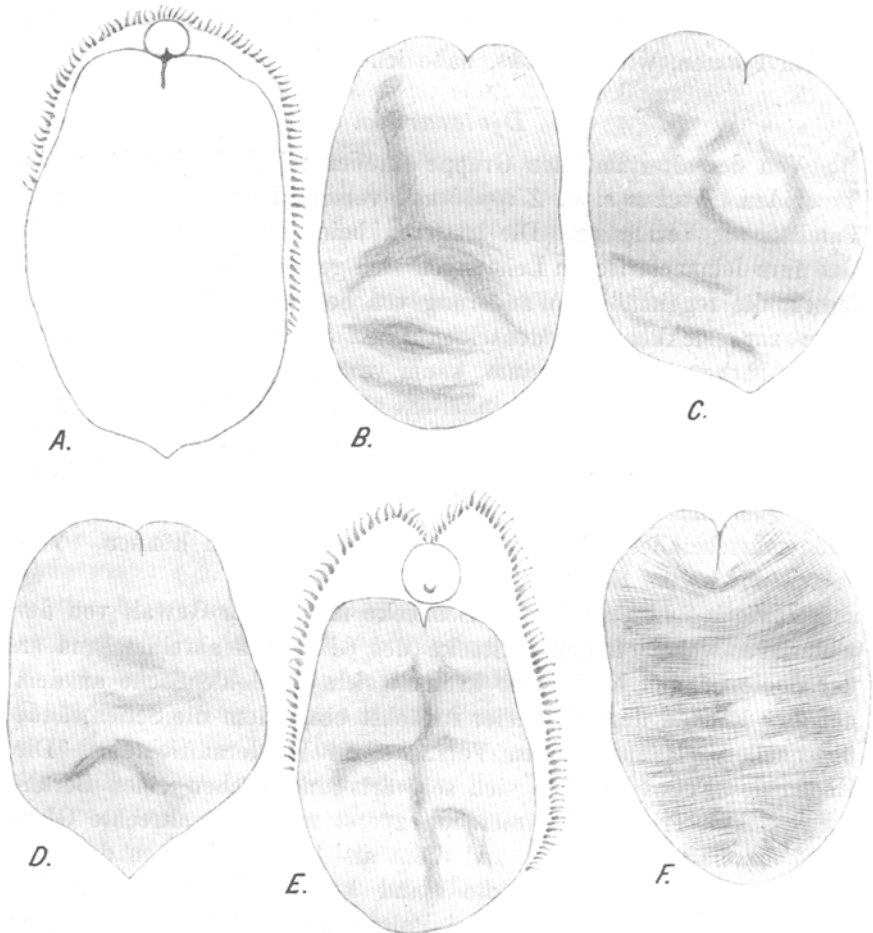
Diotocardia.

Von der altertümlichen Gruppe standen mir *Haliotis tuberculata*, Trochiden (*Trochus* s. s., *Zixyphinus*), verschiedene Fissurellen und Patellen zur Verfügung. Die letzteren beiden waren zu träge, als daß ihre lokomotorischen Leistungen sich genauer hätten beobachten lassen, die regelmäßige Wanderung von bestimmter Wohnstätte, die dann zur Rückkehr an denselben Platz führt, das »Homing«, ist wohl überhaupt im Aquarium kaum vorgekommen. Um so überraschender waren einige Feinheiten an kriechenden *Haliotis* und *Trochus*, Kleinigkeiten, die bisher nur von ROBERT beobachtet, aber nicht in ihrer mutmaßlichen Tragweite erkannt zu sein scheinen, feine Querlinien nämlich, die nur während des Kriechens auftreten und wahrscheinlich nur als Soleolae gedeutet werden können. Verfolgen wir es ins Einzelne!

Haliotis. Lösen wir eine Schnecke mit großer Gewalt von der Unterlage, wobei oft genug Stücke des Glaskittes abreißen und an der Sohle hängen bleiben, so krümmt sich die Sohlenfläche an dem auf dem Rücken liegenden Tier zunächst ein, indem die Seitenwände überquellen. Dann erfolgen Versuche zur Wiederaufrichtung. Die Enden des Fußes strecken sich seitwärts und suchen einen Berührungspunkt. Trifft das Hinterende zuerst an die senkrechte Glaswand, so haftet es sofort und dient als Angelpunkt, von dem aus die ganze Sohlenfläche an die Wand kommt. Ebenso wenn das Vorderende zuerst berührt. Bei Pulmonaten gilt bekanntlich nur das Vorderende der Sohle für den Sitz solchen Tastreizes. Noch auffälliger ist es, wenn zufällig Vorder- und Hinterende gleichzeitig die Glasscheibe berühren. Dann saugen sich beide fest; aber beim Versuch, sich mit Hilfe der beiden Anheftungspunkte aufzurichten, reißen beide Enden wieder los, und die Schnecke sinkt in die Rückenlage zurück, wiewohl man doch gerade jetzt geglaubt hätte, das Aufrichten müßte am leichtesten gelingen. Jeder Berührungsreiz löst offenbar gleich

das Ansaugen aus; aber es scheint, daß der starke Schalenmuskel oder Adductor seine volle Kraft nur entfalten kann, wenn er von einem Ende aus gereizt wird, von dem dann die Kontraktion auf die Nachbarteile fortschreitet. Die Zersplitterung des Reizes schwächt

Fig. 5.



Haliotis tuberculata. A in Ruhe. Die übrigen in Bewegung. B—E vier aufeinander folgende Stadien mit eingezeichneten Wellenschatten (Blutwellen). F mit Blutwellen und Soleolae, in ganz schwacher Lokomotion begriffen. A und E mit Schnauze und Epipodium in verschiedener Haltung.

die Wirkung, wobei es dahingestellt bleiben muß, ob der Grund in der Muskulatur oder in den Nerven liegt; vermutlich wohl in den letzteren. Nicht jeder Berührungsreiz wirkt übrigens gleichmäßig. Am Finger versucht die Schnecke zunächst sich auch anzu-

saugen, läßt aber nach einiger Zeit davon ab. Es macht wohl den Eindruck, als ob die Beschaffenheit der Haut genügen würde, um den Reiz auszulösen, als ob aber dann der Temperaturunterschied bei näherer Berührung abstieße.

Hat die Schnecke wieder festen Boden gewonnen, so daß die Sohle der Glaswand fest anliegt, so beginnt sie wohl zu kriechen. Freilich sah ich nur so langsame Bewegungen, daß in 5 Minuten etwa 6 cm zurückgelegt wurden. Dabei wird meist eine Halbierung in der Weise angedeutet, daß der Vorderrand der Sohle in der Mitte eingekerbt ist. Die Kerbe kann sich etwa $\frac{1}{2}$ cm nach hinten in der Medianlinie fortsetzen, viel weiter geht sie allerdings nicht. Nun sieht man im Fuß dunkle Schatten auftauchen, mit verschwommenen Rändern, es entsteht etwa im zweiten Drittel ein solches Querband, das in 12 Sekunden nach vorn zieht. Es ist dabei keinesfalls an die scharfe Ordnung zu denken, wie beim Stylommatophorenfuß. Gelegentlich schimmert die Längsmitte dunkel durch, und zu beiden Seiten gruppieren sich bogenförmig einige Wellen, quer herüberreichend oder abwechselnd; wieder in andern Fällen zieht eine Welle sich nach vorn aus, von der Medianlinie weg, in die eine Hälfte hinein. Kurz, hier herrscht sehr wenig Regel. Ja sogar tauchen die dunklen Schatten auf und verschwinden wieder, ohne daß man die Richtung bestimmen könnte. Es kommt wohl selbst vor, daß sie, vorübergehend, nach hinten ziehen und die Schnecke rückwärts bringen. Mit diesen groben Pulsationen — denn solche scheinen sie darzustellen —, gehen langsame Konturänderungen einher. Nicht selten bleibt am Vorderrande die eine Hälfte hinter der andern zurück, welche letztere breiter anschwillt. Die Seiten können sich langsam, gewissermaßen in groben Wellen, nach vorn wälzen. Unter Umständen gehen diese äußeren Änderungen noch vor sich, nachdem unten in der Sohlenfläche alle dunklen Schatten bereits verschwunden sind, meiner Meinung nach ein Beweis, daß jetzt die Pulsationen zwar andauern, aber die Schwellungsdifferenzen die untere Fläche nicht mehr erreichen.

Im Gegensatz zu den dunklen Schatten zeigt die Sohlenfläche auch Verdichtungen ihrer Fleischsubstanz, die in einem gesättigteren, derberen Ocker sich dokumentieren. Auch das sind ziemlich verschwommene Stellen, meist einen größeren Teil der Sohle bedeckend. Bei genauerem Zusehen machen sich darin hellere Querlinien bemerkbar, weit enger als 1 mm, wie es scheint, am wenigsten in der Mitte; einmal zeichnete ich das Bild so, daß die Mitte als lange

Ellipse frei blieb, und die hellen Linien nach dem Rande ausstrahlten, zumeist also nach rechts und links quer herüber, vorn und hinten aber schräg, und in der Medianlinie sogar longitudinal gerichtet. Die Linien treten nur hervor, wenn sich die Schnecke zum Kriechen anschickt, in der Ruhe ist die Fläche ganz gleichmäßig. Die dichtere Farbe deutet auf irgendwelche Kontraktions- oder Gesinnungszustände, wie in den Querwellen von *Limax maximus*; auf den Adductor möchte man wohl die ausstrahlenden Linien beziehen; aber das scheint ausgeschlossen, da sie in der Mitte, wo er am massivsten heruntersteigt, völlig fehlen. Weiteres will ich darüber hier nicht sagen, zumal sie bei *Trochus* deutlicher sind (s. u.). Nur die Bemerkung ist wohl am Platze, daß die feinen Linien in der Hauptsache quer gerichtet sind. Ihre Ablenkung am Vorderende scheint mit der Einkerbung des vorderen Sohlenrandes in der Medianlinie zusammenzuhängen.

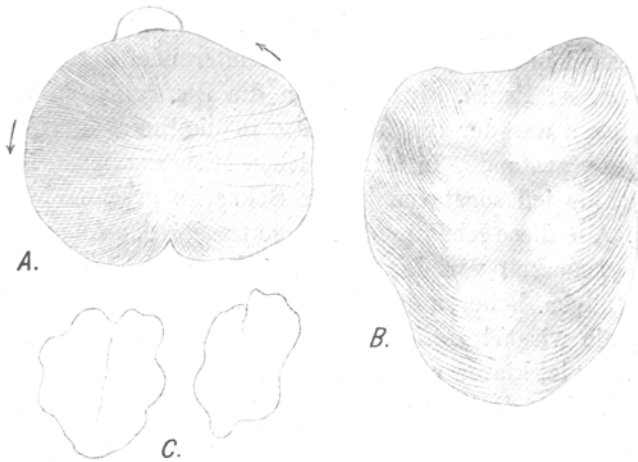
Zu betonen ist, daß ich die Fläche dem Glas fest anliegen sah, ohne die freien Wellen, die ROBERT beschrieb. Allerdings kann man gelegentlich Teile der Sohle vom Glas abgelöst finden; eine Luftblase, die zwischen Fuß und Glas sitzt, bleibt gewissermaßen unbeachtet, die Schnecke schiebt sich einfach nach vorn oder seitwärts darüber hinweg. Schiebt man etwa eine Pinzette unter den Fuß und zieht sie zurück, so bleibt wohl bei der sitzenden Schnecke der Hohlraum erhalten, bis zur nächsten Kriechbewegung; bei einer *Haliotis*, die so am Boden sitzt, daß die linke Seite der Glaswand, die rechte aber dem Boden des Aquariums anliegt, berühren bloß die Seitenteile des Fußes die festen Unterlagen, die Mitte wird vom Wasser bespült. Die letzteren Fälle erklären sich ohne weiteres aus der Wirkung des Adductors, der ja von der Schale gerade nach unten ausstrahlt. Eine *Haliotis*, die, wie oben geschildert, über den Wasserspiegel emporkroch, um ein Luftbad zu nehmen, lüpfte die vordere Fußhälfte und ließ der Luft somit auch zur Sohlenfläche Zutritt.

Alle diese zufälligen Stellungen, welche Teile der Sohle von der Unterlage lösen, haben offenbar mit den von ROBERT beobachteten groben Wellen, die den Bewegungen der Afterfüße einer Raupe ähneln sollen, zunächst nichts zu tun. Wenn solche bei beschleunigter Lokomotion vorkommen, so beruhen sie wohl auf den derben Pulsationen des ganzen Fußes, die ja mit starken Änderungen der äußereren Fußfläche verbunden sind. Sollten sie schließlich selbst in voller Regelmäßigkeit die Lokomotion übernehmen können, so glaube ich doch, daß das nur sekundär sein kann, da der Anfang der Bewegung und schwächere Leistungen auch ohne sie zustande kommen.

VLES zeichnet in die Sohle einer normal kriechenden *Haliotis* ähnlich dunkle Schatten ein, wie ich bei *Zixyphinus* (Textfig. 7 A), von den feinen Linien bringt er nichts. Dagegen hat ROBERT, ähnlich wie ich, gelegentliches Rückfluten der groben Schatten und damit eine rückläufige Bewegung der Schnecke beobachtet. Das widerspricht aber allem, was wir sonst von dem gleichmäßig automatischen Wellenspiel einer kriechenden Schnecke kennen. Es beweist, daß hier nachträglich andere Verhältnisse eingetreten sind. Deutlicher wurde mir alles bei

Trochus. Die Trochiden, von denen mir ein *Trochus magus* und ein erwachsener *Zixyphinus* nebst mehreren jüngeren Stücken

Fig. 6.



Trochus (Zixyphinus). A eine Schnecke, die im Begriffe ist, sich um das festbleibende Hinterende zu drehen. Die Soleolae sind nur in der linken Seite eingezeichnet. B Sohle einer flott kriechenden Schnecke mit Blutwellen und Soleolae, nach zwei Skizzen kombiniert. C Umrissänderungen des Fußes eines lebhaft kriechenden jüngeren Tieres.

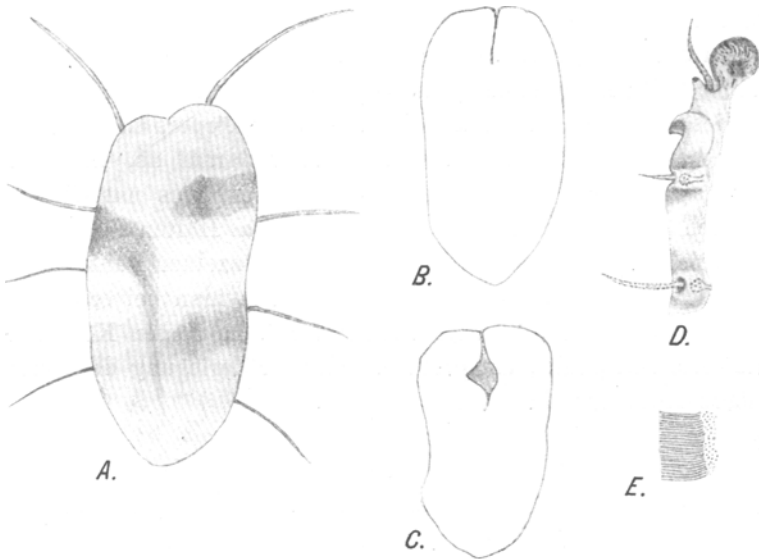
vorkamen, erwiesen sich in jeder Hinsicht nach ihrem Äußeren als merkwürdig, die Färbung, die Epipodialtaster usw. Hier betrachten wir zunächst die Lokomotion, in der sich *Zixyphinus* weit reger erwies, als der scheue *Tr. magus*. Der erstere zeigt eine deutliche Halbierung der Sohle, die oft vorn, meist auch hinten median eingebuchtet ist, in der Fläche weiterhin nur physiologisch gekennzeichnet, nicht äußerlich morphologisch. Da treten ähnliche dunkle Schatten auf, wie bei *Haliotis*, verschwommene Querbänder von verschiedener Breite, rechts und links zwei bis drei, bald abwechselnd, bald mehr symmetrisch, bald von rechts und links ineinander übergehend. Sie ziehen eilig nach vorn, um den vorderen Sohlenrand bald gleich-

mäßig, bald die eine Hälfte voraus, schnell vorzuschieben. Hier erkennt man ohne weiteres, daß es sich um Blutschwellungen handelt, um grobe, wuchende Pulsationen; denn die ganze Haut, auch der Rücken des Fußes, macht die Bewegungen mit, wie man sonst bloß bei Cephalopoden, einem *Octopus* etwa, die Haut wogen sieht. Besonders bei den sehr geschwinden jüngeren sind die Konturänderungen sehr bedeutend, die seitlichen Fußränder lassen in groben Ausladungen die Wellen über sich hinweg nach vorn ziehen. Mit den Pulsationen hängt es zusammen, daß gelegentlich ein Teil der Sohle, am Vorderrande, auch wohl in der Mitte, von der Unterlage sich löst, so daß einigermaßen das Bild entsteht, das ROBERT von *Haliotis* beschreibt. Aber im allgemeinen bleibt die Sohlenfläche fest mit der Unterlage in Berührung. Eine eigenartige Bewegung entsteht bisweilen dadurch, daß das Hinterende der Sohle fixiert bleibt an einem Punkt. Indem dann die Blutwellen in bestimmter Richtung, etwa aus der rechten Hälfte in die linke, drängen, kommt eine Drehung zustande, in der gleichen Richtung nach links, eine Bewegung, die ich sonst von keiner Schnecke gesehen habe (Textfigur 6 A). Alle diese lebhaften Vorgänge fesseln das Auge und lenken die Aufmerksamkeit von der Tatsache ab, daß bei jeder Bewegung dieselben feinen, helleren (Gerinnungs-) Linien in der Sohlenfläche auftreten, die wir bei *Haliotis* kennen lernten, in der gleichen Anordnung, nur viel klarer und feiner. Gelegentlich ziehen die gleichen Linien auch über die Mitte der Sohle weg. Sobald der Fuß ruht, verschwindet die Erscheinung. — *Trochus magus* hat, von der Glaswand abgelöst, die Sohle scharf in der Längsmittle eingeknickt. Entsprechend wird beim Kriechen gelegentlich hier eine Luftblase abgekapselt, ohne weitere Änderung. Von den groben Wellen und Pulsationen war bei dem trägen, scheuen Tier nichts zu merken, wohl aber waren die feinen Querlinien beim Kriechen sehr deutlich, sie nehmen in der Sohle rechts und links etwa den dritten Teil der Breite ein, während die Mitte ganz fein gekörnelt erscheint (Textfig. 7 E). Wieder verschwindet alles in der Ruhe.

An ROBERTS Figur von der Sohle eines kriechenden *Trochus* kommt die scharfe Querrichtung der feinen Linien oder Soleolae zum Ausdruck. Sie zeigt, daß die abweichenden Richtungen, die ich zeichnete (Textfig. 6 A und B), auf Verzerrungen beruhen, infolge der Verkürzung der Mittellinie (6 A) oder unregelmäßiger Pulsationen (6 B). Dagegen glaube ich mit ROBERT nicht übereinstimmen zu können, wenn er die dunklen groben Schatten auf dunklere feine

Querlinien (oder Soleolae) zurückführt und damit beide Erscheinungen zusammenwirft. Schon die Verlängerung des linken groben Schattens im Mittelfeld (Textfig. 7 A) beweist, daß diese Blutwellen von den feinen Linien unabhängig sind. Sie beruhen auf zwei verschiedenen Prinzipien, die Soleolae sind der Ausdruck reiner Muskeltätigkeit unmittelbar an der Sohle, die Schatten entstehen durch grobe Pulsationen des ganzen Fußes.

Fig. 7.



Trochus magus. A in Bewegung. Man sieht die Sohle mit Blutwellen, Tentakel und Epipodialtaster. B und C Sohle mit Mittelfurche am Vorderende, in C erweitert. D Schnauze und linkes Epipodium. Auf die Schnauze folgt das linke Tentakel, der Augenträger, der Siphorausguß, der erste Epipodialtaster zum größeren Teil in seine Scheide zurückgezogen, der zweite Epipodialtaster weiter herausgestreckt. An der Basis der Epipodialtaster stehen keulenförmige, mit feinen Papillen (Sinnesknospen) besetzte Sinnesorgane, die Homologa der Pfeiler im Buccaltrichter der Cephalopoden. E Stück der Sohle.

Patella habe ich, wie erwähnt, nicht kriechen sehen. Losgerissen und außerhalb des Wassers auf den Rücken gelegt, öffnet sie die Mantelhöhle weit. Der Fuß gestaltet sich zu einem großen Saugnapf, unregelmäßige Wellen, Blutschwellungen, ziehen rechts und links, bisweilen in der Mitte zusammenhängend, von vorn nach hinten, wobei die Ränder langsam hin und her wogen. Ein unregelmäßiges Gewoge, wie bei einer schwimmenden *Limnaea* etwa, sieht man besonders vorn stark, nach hinten nimmt es ab; die Richtung der Wellen ist kaum zu bestimmen. Feine Querlinien kommen nicht zur Beobachtung.

Fissurella, ebenso losgerissen und auf dem Rücken liegend, läßt vorn eine ganz hohe Welle entstehen, quer über die Sohle langsam nach hinten ziehend, bis sie im dritten Sohlenviertel sich erniedrigt und ausklingt. Zeitweilig wiederholt sie sich, wohl auch schon, bevor die erste hinten verschwand, so daß gleichzeitig zwei Wellen hoch stehen. Dabei wird der Fuß verbreitert. Nachher streckt er sich wieder, bis das Spiel von neuem beginnt. Die Welle bedeutet wohl nur Verteilung des Blutes im Fuße nach hinten. Aber wie kommt er vorwärts? durch lokomotorische Wellen? Querlinien wurden auch hier nicht gesehen, wie sie auch nach den Umständen nicht zu erwarten waren. Die hohe Welle kann auch ihre Bedeutung in anderer Richtung haben, nämlich zur Anheftung der Sohle. So wie diese mit einem Punkt einen festen Körper, Glaswand oder Finger berührt, haftet sie, und es kommt darauf an, immer neue benachbarte Punkte zur Berührung zu bringen, was natürlich recht gut durch die hohe Welle erreicht wird. Das Haften geschieht hier nicht gleichmäßig in der Fläche, sondern in einzelnen Punkten, wenig voneinander entfernt. Man erkennt es, wenn man bei erst teilweise haftender Sohle die Schnecke wieder von dem festen Körper wegzieht. Die Haftpunkte entsprechen wohl der Zerlegung des hufeisenförmigen Adductors in einzelne Bündel.

Deutung. Phylogenetisches.

Da ich frühzeitig, bei den großen *Zixyphinus*, auf die feinen Querlinien aufmerksam wurde, glaube ich für die vorstehenden Formen die Sicherheit übernehmen zu können, daß die Linien nur bei den Diotocarden vorkommen. Daraus scheint ohne weiteres eine bestimmte Beziehung für die Systematik und Phylogenie gegeben. Wenn die feinen Querlinien, woran ich nicht zweifle, da für eine andere Deutung gar kein Weg offen zu stehen scheint, den Soleolae der Soleoliferen entsprechen, dann liegt hier eine uralte Einrichtung vor von gemeinsamen Vorfahren aus. Das Prohipidoglossum, wenn wir es gelten lassen wollen, war soleolifer. Dabei kann gar kein Zweifel obwalten, wo die Einrichtung erworben wurde, — auf dem Lande nämlich. Die Vaginuliden haben die Einrichtung bewahrt und lassen sie in scharfer Gesetzmäßigkeit spielen, bei *Haliotis* und den Trochiden taucht sie nur noch während der Lokomotion in mangelnder Ordnung und Regel auf. Der Ursprung liegt also auf dem Lande, so gut wie nur die Landplanarien unter den Turbellarien das regelmäßige Wellenspiel der Pulmonaten haben, worauf BABOR hinwies.

Aus dieser Schlußfolgerung entstehen schwerwiegende weitere Fragen und Konsequenzen. Altertümliche Züge haben die Vaginuliden bewahrt (s. o.); die Entstehung einer Lunge aus einer Hautwarze taucht bei ihnen erst auf. Man kann in dieser Hinsicht noch die durchweg geltende Nachbarschaft zwischen Atemwerkzeug und Niere heranziehen. Die Zusammengehörigkeit ist uns bei den Pigmenten und ihrer Verquickung mit der Hautatmung überall entgegengetreten. Aber die innere Organisation ist doch außerordentlich verschieden. Die Diotocardien haben ein gut Teil der ursprünglichen Einrichtungen konserviert, entsprechend dem Gleichmaß des Lebens im Wasser, die Vaginuliden haben ihre innere Organisation soweit differenziert, daß sie PLATE als Beispiel hochgradig differenzierter Lungenschnecken hinstellen konnte. Immerhin zeigt *Trochus* schon in mehrfacher Hinsicht Umwandlungen, namentlich insofern er monotocard geworden ist. Wir wollen diese Dinge hier nicht weiter verfolgen, sondern bei der Lokomotion bleiben. Da sehen wir zunächst die häufige Zweiteilung der Sohle, so daß schon bei den Diotocardien der mediane Teil der Sohle von Soleolae freibleibt. Das kann indes weiter nicht wundernehmen nach den Befunden der Embryologie. Die Medianlinie des Fußes ist hier durch eine besondere Zellreihe gekennzeichnet, die meist anfangs hervorragt. Sie kann ebensogut nachträglich einsinken. So erklären sich die Extreme etwa von *Cyclostoma* mit der tiefgespaltenen und von den meisten Schnecken mit einheitlicher Sohle. Eine tiefgreifende Veränderung erfolgt vermutlich beim Übergange ins Meer durch die Entwicklung besonderer Saugkraft im Getöse der Brandungszone. Von hier aus ging wohl die freiere Bewegung hervor, unter Zuhilfenahme der Schwellbarkeit des muskulösen Fußes. Es entstanden jene Pulsationen, welche das Blut in verschiedenster Weise im Fuße umhertrieben und die dadurch bewirkte grobe Gestaltveränderung zur Lokomotion benutzten. So kamen sehr verschiedene Kombinationen zustande, von denen wir vorhin Beispiele aufzählten. Sie alle bedeuten aber doch nur sekundäre Wandlungen. Wer das Rätsel der Schneckensohle von Grund aus klären will, der muß nach meiner Überzeugung in die Tropen gehen und die Vaginuliden studieren. Die Riesenformen von Ostbrasilien oder von den Seychellen würden wohl das beste Material bieten.

C. Opisthobranchien.

Dem allgemeinen Bau nach stimmt wohl der Fuß der Hinterkiemer mit dem der übrigen Gastropoden überein. Aber der hohe

Wassergehalt bedingt doch physiologische Differenzen. Lokomotorische Wellen habe ich nirgends gesehen. MEYER und MÖBIUS haben von der *Aeolis*-Sohle ein Bild gegeben (— FISCHER hat es übernommen —), worin man eine Verteilung dunkler Schattenlinien sieht, die an die Stylommatophoren erinnert. Darf man es wirklich so deuten? Soviel ich bei *Pleurobranchaea* sehe, sind die sich kreuzenden Muskelbündel, wie ich schon andeutete, ausgezeichnet entwickelt und gesondert, Längsmuskeln unmittelbar über der Sohlenfläche, auf welche die typischen Wellen zurückgehen würden, lassen sich dagegen makroskopisch nicht unterscheiden. Bei *Aplysia* hat JORDAN in seiner ausführlichen Arbeit namentlich den Muskeltonus festzustellen gesucht. Mir kam es mehr auf den allgemeinen Gebrauch und etwaige Sondererwerbungen an; und da zeigt sich gleich eine Besonderheit.

Der Fuß entwickelt bei den Opisthobranchien nur wenig Saugkraft. Eine *Bulla* läßt sich von der vertikalen Glasscheibe leicht lösen. Das gilt von allen anderen ebenso, nur die Napfschnecke *Umbrella* vielleicht ausgenommen, wenn sie auch nie so zäh haftet wie eine *Patella* oder *Haliotis*. Eine Besonderheit zeigt hier

Aplysia. Die Tiere können bekanntlich gut und ziemlich andauernd schwimmen. Dabei breiten sich die Para- oder Epipodien seitwärts aus und vollführen grobe, von vorn nach hinten fortlaufende Wellenschläge, wie die Brustflossen eines Rochen oder wie ein Thysanozoon (*Yungia*). Namentlich das Turbellar zeigt auffallende Ähnlichkeit. Diese Wellen (selbstverständlich mit den lokomotorischen inneren Wellen einer Pulmonatensohle nicht zu verwechseln) reichen natürlich so weit, als die freien Ränder der Parapodien. Sie hören auf, wo diese über dem Hinterende des Mantels verwachsen sind. Damit hängt gelegentliches Ansaugen des Hinterendes der Sohle zusammen. *Aplysia limacina* sitzt oft mit diesem Teile des Fußes fest an der Glaswand, während der ganze übrige Körper unter beliebigem Winkel frei ins Wasser hineinragt. Es ist, als wenn sich ein Saugnapf gebildet hätte aus dem hinteren Sohlenende. Doch verschwindet er wieder, sobald die Schnecke an der Unterlage kriecht. Die Einrichtung scheint mit der erwähnten Verwachsung der Parapodien zusammenzuhängen. Dadurch entsteht hier ein hohes, kompaktes Schwanzende. Es gewährt genügenden Widerhalt für die senkrechten Muskelbündel, die nunmehr die saugende Wirkung ausüben können.

Die entsprechende Wellenbewegung, wie sie Rochen, Planarien und die Seitenflossen der Cephalopoden ausführen, kommt noch an

einer andern Stelle vor, bei *Tethys* nämlich, wenn sie, den Fuß nach unten, durch das Wasser gleitet, besonders um sich auf dem Boden niederzulassen, dem sie dann platt anhaftet, oder sich von ihm zu erheben. Hier ist es die Sohle, die in voller Verbreiterung diese lebhafteste Bewegung ausführt. Ganz anders ein Benehmen in umgekehrter Lage frei im Wasser oder am Spiegel. Jetzt ist die nach oben gewandte Sohle nur noch vorn breit und nach hinten zu einem schlanken Dreieck zugespitzt. Das Tier krümmt den ganzen Körper zu einem Halbmond zusammen, abwechselnd nach rechts und links, mit großer Lebhaftigkeit. Die Ausschläge werden geradezu grotesk durch das große Kopfsegel, das herüber- und hinüberpendelt, und die zu riesigen flachen Ohrmuscheln geschwellten Stiele der Rhinophoren, von denen jetzt die linke über die rechte hinwegklappt und dann die rechte über die linke. Das wunderliche Verhalten ist keineswegs abnorm, sondern wird ganz freiwillig, ohne jeden künstlichen Reiz, begonnen und über $\frac{1}{2}$ Stunde lang fortgeführt. Gibt es Parallelen dazu? Ich glaube mich zu entsinnen, daß die »faden-spinrenden« Ackerschnecken, wenn sie sich im ersten Strahl der Morgensonne von den Blättern der Feuerbohne an ihrem Schleime herablassen, die Bewegung wohl durch Hin- und Herschwenken zu beschleunigen suchen. *Physa*, gereizt, macht oft die gleichen, sehr schnellen Schleuderbewegungen; und von einem philippinischen *Helicarion*, der autotomisch das Schwanzende abwirft, beschreibt SEMPER das gleiche. Das sind aber lauter Pulmonaten, wie ich denn die Hinterkiemer von solchen abzuleiten versucht habe (s. u.).

Gelegentlich sieht man die gleiche Bewegung auch bei *Pleurobranchaea Meckeli*, wenn sie frei durch das Wasser schwimmt. Das Schwimmen wird ja allen diesen Formen durch den hohen Wassergehalt und entsprechende Herabsetzung des spezifischen Gewichtes besonders leicht, daher wir sie ebenso häufig und auf verschiedene Weise sich vom Boden lösen sehen. Das Gleiten an der Oberfläche kann man wohl bei den meisten Cladohepatikern beobachten; von *Chromodoris* wurde es oben erwähnt. Wie weit dabei noch das Schleimband als Schwimmer notwendig ist, bleibt zu untersuchen. Bei *Pleurobranchaea* in dieser Lage ließ es sich nachweisen: die Schnecke folgte einem unsichtbaren Zug, wenn man 1—2 cm hinter ihr durchs Wasser fuhr. Weiter allerdings schien das Band nicht zu reichen. Sonst geht wohl noch von der Sohle eine Schleimabsonderung aus, wie etwa bei den Basommatophoren. Unter Cephalaspideen oder Bulliden war sie bei der beweglichen

Bulla am stärksten, demnächst bei *Doridium*, wiewohl es wenig kroch; die träge *Umbrella* bewies durch einen dicken Schleimwall, der ihre Sohle auf einer Seite umgab, daß sie sich einer geringen Ortsveränderung unterzogen hatte. Die mancherlei Absonderungen der Mantelhöhle kommen hier nicht in Betracht.

Die freie Beweglichkeit der einzelnen Teile von *Pleurobranchaea*, die mit dem Wassergehalt zusammenhängt, habe ich oben erwähnt. Sie zeigt sich auch im Geschlechtsleben. Ein brünstiges Tier sucht manchmal ein anderes zu reizen, indem es schnappend in seine Seite beißt; es entspricht wohl dem Gebrauch der Stylommatophoren, einander mit der Radula zu bearbeiten, nur eben viel plötzlicher und scheinbar heftiger. Eine absonderliche Stellung nahm manchmal eine solche Schnecke ein, eigentümlich verkürzt und regungslos, die verkürzten Riechfühler gekrümmt und einander zugekehrt wie ein Paar Kuhhörner, so stand sie eine Zeitlang dem Partner zugewandt. Die Copula erfolgt dann bald, in verschiedenen Kombinationen. In einem Falle wurde eine Schnecke schon wieder befruchtet, während sie noch mit der Ablage des Laiches beschäftigt war. Hier konnte sie selbstverständlich nur als Weibchen dienen. Dasselbe kam auch sonst oft vor, wie sich leicht feststellen ließ, da nur ein Tier den Penis ausgestreckt und in den Partner eingeführt hatte. Meist allerdings wurden die Penes gekreuzt zu gegenseitiger Befruchtung.

Auf das rasche und gleichmäßige Pulsieren der distalen Hälfte der Rhinophoren bei *Pleurobranchus* habe ich oben schon hingewiesen, offenbar auch eine Folge der geringen Trockensubstanz, welche eine viel größere Beweglichkeit gewährleistet, als etwa in den langsamen und unregelmäßigen Pulsationen der Hautrunzeln eines *Limax*.

Ähnlich regelmäßig wird schließlich der Flossenschlag der Pteropoden, den man an den nur gelegentlich geübten von Cephalaspideen, wie *Gastropteron*, hat anknüpfen wollen. Mit der wellenförmigen Bewegung der Parapodien von *Aplysia* hat er nichts zu tun. Ich sah *Hyalea tridentata*, die schon etwas matt gebracht wurde und am Boden lag, sich wieder erheben mit Schlägen, die sich 110—115 Mal in 1 Minute wiederholten und dabei doch sehr ausgiebig waren. Wenn man das mit ansieht, kann man sich fragen, ob der jetzt angenommene Modus der Ernährung möglich ist. Das Wimperfeld der Flosse soll, wie MEISENHEIMER morphologisch und histologisch einwandfrei begründet, mikrop planktonische Nahrung dem Munde zustrudeln. Ist

das physiologisch möglich? Kann das Wimperspiel bei den Wasserströmen, die von den schnellen Flossenschlägen erzeugt werden müssen, noch irgend etwas ausrichten? Freilich habe ich nur matt-herzige Tiere gesehen, die sich zu krampfhafter Anstrengung aufrafften. Jedenfalls scheint es erwünscht, daß völlig frische Tiere auf das Verhalten geprüft werden.

Phylogenetisches.

Die *Tethys*, an der ich die geschilderten Beobachtungen machte, hatte alle ihre Rückenpapillen (**Vertumnus*, *Phoenicurus**) eingebüßt und nur die Kiemen behalten (Taf. XXI Fig. 3). Deren Zahl und Anordnung schien mir mit einigen weiteren Kleinigkeiten von dem normalen Tier der Beschreibung abzuweichen; doch fehlte es an normalem lebenden Vergleichsmaterial zur Entscheidung. Immerhin schien sich etwas anderes zu ergeben, nämlich die Entstehung der so verschiedenen Cerata und Kiemen aus derselben Wurzel. Die Cerata sind bekanntlich blattförmige, mit derben, dunklen Flecken gezielte Anhänge, die sich leicht durch Autotomie ablösen und regenerieren, während die abgetrennten noch eine Zeitlang beweglich bleiben. Die farblosen Kiemen, die in der Epipodiallinie mit den Ceraten abwechseln, sind farblose, verzweigte Stämmchen, von rundlichem Querschnitt, mit haarförmigen blassen Schläuchen besetzt. Diese letzteren sind offenbar in strengem Sinne der Sitz der Respiration, denn sie sind so zart, daß sie sich auf chemischen Reiz, etwa schwachen Alkoholzusatz, sofort kontrahieren und zu einem Knöpfchen zusammenschrumpfen, um sich dann allmählich wieder zu dehnen (*B* und *C*). Am Hinterende, wo die beiden Epipodiallinien zusammenstoßen, stehen einige lanzettförmige Blättchen, mit groben dunklen Flecken, offenbar beginnende Cerata. Wunderlicherweise schossen aber aus ihren Spitzen einige Kiemenfäden heraus, die sich bald wieder zurückzogen. Diese Cerata scheinen also ebensogut zu Kiemen werden zu können, wozu sie allerdings zunächst ihr Pigment verlieren müßten. Wie in der Ausbildung des riesigen Kopfsegels, das BERGH als Vormund betrachtet und bezeichnet, so steht *Tethys* auch in der Differenzierung der Rückenpapillen an der Stelle weitester Umbildung innerhalb der Cladohepatiker. Dabei versteht man allerdings die Abspaltung besonderer Kiemen von den Rückenpapillen physiologisch recht gut, kaum aber hat man für die bleibenden Cerata eine Erklärung. Es ist auffällig genug, daß bei dem vorliegenden Stück alle Cerata abgeworfen sind, mit Ausnahme der letzten, kleinen.

Hier hat die schwache Ausbildung von Kiemenfäden bereits genügt, um die Autotomie zu verhindern.

Weittragender scheinen mir die Bemerkungen, die ich über die Pleurobranchiden zu machen habe. *Pleurobranchaea* trägt gleichmäßige, rundliche Runzeln auf den Seitenwänden und auf dem Mantel, *Pleurobranchus* hat nur die groben länglichen Kegel auf dem Mantel. Es gibt nicht viele Parallelen dazu. Für *Pleurobranchaea* ließen sich wohl einige Vertreter der malaiischen Parmariongruppe herausfinden, für *Pleurobranchus* aber, meinen Kenntnissen nach, nur ein Paar *Trichotoxon* von Ostafrika. Aplysien und dgl. haben doch nur die Hautbeschaffenheit vieler Basommatophoren und Prosobranchien, aus der man keinen Schluß machen könnte. Die Pleurobranchiden aber besitzen noch eine andere Eigentümlichkeit, die sie besonders auszeichnet, die sogenannte hintere Fußdrüse nämlich. Bei der Zartheit der Gewebe sieht man sie am lebenden Tier. Sie scheint im letzten Viertel, von unten gesehen, durch die Fußfläche durch als ein schmales Organ in der Mittellinie, ein feiner Schlauch, der hinten zu münden scheint und beiderseits mit Drüsenzellen besetzt ist. Soviel ich sehe, hat das Organ sein Homologon nur in der sogenannten Schwanzdrüse der Stylommatophoren. So unwahrscheinlich das auf den ersten Blick erscheint, so braucht man doch nur die Schwanzdrüse genauer anzusehen, um sich zu überzeugen, daß sie zum Fuße, ja zur Sohle gehört. Bei *Arion* ist sie nur flach, liegt aber in der Sohlenseite, die sich hinten verbreitert. Viel klarer wird es bei den erwähnten Parmarioniden und Urocycliden. Hier öffnet sie sich in einem senkrechten Spalt gerade am Hinterende. Die Sohlenleiste läuft jedoch keineswegs unter ihr weg, sondern schlägt sich zu beiden Seiten an ihr hinauf und greift oben um sie herum. Aber noch mehr. SEMPER, der alle diese Formen als Zonitiden zusammenfaßte, machte einen Unterschied danach, ob der Fußrücken über der Drüse einfach glatt wegläuft oder ob er gekielt und gar zu einem Horn ausgezogen ist. Da ist es denn sehr merkwürdig, daß das flache Fußende von *Pleurobranchaea* hinten einen deutlichen, scharf abgesetzten schmalen medianen Kamm trägt, der kaum anders gedeutet werden kann, als jenes Horn. Die Verlagerung der Schwanzdrüse in die Sohlenfläche ergibt sich wohl aus der Ontogenie ohne Schwierigkeit. Bis jetzt kennen wir nur ein Stylommatophor mit embryonalem Operculum, *Parmacella* nämlich, dagegen kein Opisthobranch ohne ein solches. Folglich ist es auch bei den Pleurobranchiden anzunehmen. Der embryonale Deckel aber, auf dem

Schwanzrücken sitzend, würde recht wohl die Verdrängung der Schwanzdrüse erklären. Das gibt eine tiefgreifende Perspektive für die Systematik. Wohl mag es wieder geraume Zeit dauern, bis die Umwandlungen der inneren Morphologie aufgeklärt werden, welches der gemeinsame Ausgangspunkt ist für verschiedene Entwicklungsrichtung. Den Schluß, daß die Pleurobranchiden die Eigenheiten an ihrem Fuß mit den Zonitiden aus gemeinsamer Wurzel herleiten, halte ich für unvermeidlich. Wieder beweist der weit umgewandelte Zustand der Pleurobranchiden, daß die Wurzel terrestrisch war.

III. Trochiden und Cephalopoden.

Die Trochiden sind in neuerer Zeit wiederholt, so von BOUVIER und PELSENER, als Ausgangspunkt für theoretische Spekulationen genommen worden; sie sollen den Knotenpunkt darstellen, von dem aus, auf der Grundlage der Diotocardien, die Monotocardien und die Opisthobranchien sich abzweigten. Ich habe nicht verhehlt, daß ich namentlich in bezug auf die Hinterkiemer anderer Meinung bin. Und das Vorstehende gibt ja manchen Anhalt, daß die Herkunft vom Lande aus anzunehmen ist.

Die Trochiden schienen mir nach ROBERTS ontogenetischer Bearbeitung durchaus die Grundlage zu bilden für die Entwicklung der Cephalopoden von einem Zustand aus, wo noch die Schale vor der Umdrehung symmetrisch und endogastrisch ist. Die beim *Trochus*-Embryo schon angedeutete Verkürzung des Fußes brachte die Epipodialtaster an den Kopf, der ja von der Epipodiallinie umgriffen wird, vier Paar Epipodialtaster lieferten vier Paar Arme, die Kopffühler dazu die Tentakelarme der Zehnarmigen.

Meine Neapeler Beobachtungen haben mich in der Auffassung nur bestärken können und neue Gesichtspunkte dazu ergeben.

Schon die Bemerkungen über die Bewegung zeigten (s. o.), daß die freien, kräftigen, wogenden Pulsationen in der Haut der Tintenfische von keiner andern Schnecke annähernd erreicht werden, außer von *Zixyphinus*. Auf die überaus lebhaften Farben des Trochidenkörpers will ich nicht eingeben. Nur die Fühler und ihre Umgebung sollen uns noch kurz beschäftigen.

Nach der Literatur schwankt die Anzahl der Epipodialtaster beträchtlich, meist sind es 3 oder 4 Paare, für *Margarita* gibt PELSENER 5—7 an mit einem Pigmentfleck, den man zeitweilig für ein Auge hielt, unter jedem. Wie sich die Zahlen mehrern können, lehrt *Haliotis*.

Zixyphinus hat zwei lange Fühler und auf der papierdünnen Epipodialfalte jederseits vier Taster. Die Haut unter ihnen ist gekörnt, polygonal gefeldert, anscheinend mit Harnsäureablagerungen, jedenfalls nicht glatt, wie bei typischen Wasserschnecken. Die Fühler sind länger als die Epipodialtaster und dunkler, fast ganz schwarz gefärbt. Sonst besteht kein Unterschied. Die Fühler sind nun lang, peitschenförmig, ganz allmählich zugespitzt. Sie werden weit freier gebraucht als bei andern Schnecken, gekrümmt, zu Schleifen zusammengebogen wie eine Peitsche beim Schlage, die Taster ebenso, nur etwas schwächer. So machen die Fühler weit mehr den Eindruck eines Cephalopodenarmes als eines Schneckententakels. Noch mehr: wenn sie einen festen Körper berühren, haften sie, wenn auch nur eine kurze Zeit, und reißen sich dann los. Das ist aber typisch cephalopodenartig, und der Unterschied wird noch geringer, wenn wir erfahren, daß die Arme von *Octopus* in der Entwicklung anfangs noch keine Saugnäpfe besitzen, worauf mich NAEF aufmerksam machte. ROBERT hat ja gezeigt, daß die Fühler des *Trochus*-Embryos hirschgeweihartig verzweigt sind wegen ihres Besatzes mit großen Sinnesknospen. Sie mögen zu den Saugnäpfen werden.

Trochus magus bringt neue Gesichtspunkte. Er hat zwar nur 3 Paar Epipodialtaster, aber mit Besonderheiten. Die Fühler sind nicht so lang, die feinen, schlanken Epipodialtaster können in Scheiden zurückgezogen werden. An der Basis der Taster oder ihrer Scheiden steht je eine kolbenförmige, mit Höckern, d. h. Sinnesknospen, besetzte Tastpapille.

Ähnlich wie diese Papille, als ein kurzer, gedrungener zweiter Taster, steht an der Basis vieler Tintenfischarme auf der Innen- oder Unterseite ein kurzer Pfeiler, und wie die Arme durch eine Membran und einen Nervenring verbunden sind, so auch die Pfeiler. NAEF glaubte aus dem Verhalten schließen zu müssen, die Tintenfische hätten anfangs die doppelte Anzahl Arme gehabt, und die eine Hälfte sei verkümmert und zu den kurzen Pfeilern geworden. Dieser Schluß scheint jetzt überflüssig und hinfällig, da wir die verschiedene Anlage der Taster und ihrer Basalpapillen, d. h. der Arme und ihrer Basalpfeiler, kennen.

Endlich noch die Taster, die in Scheiden zurückziehbar sind. Man braucht nur die schwankende Zahl sich ähnlich vermehren zu lassen, wie bei *Haliothis* etwa, und man hat die Verhältnisse, von denen aus *Nautilus* sich entwickelt. Für die übrigen Organe verweise ich auf meine früheren Ableitungen (l. c.).

Zusammenfassung.

Die sichtbaren Umwandlungsprodukte im Integument der Gastropoden sind Pigmente, Harnsäure und Kalk. Ihr Stoffwechsel hängt mit der Atmung zusammen.

Bei den Pulmonaten sind diese Stoffe meistens eng verfilzt und verwebt, so daß die Analyse erschwert wird.

Die Prosobranchien zeigen sehr verschiedene Muster und verschiedene ökologische Verwendung, was an Beispielen erläutert wird.

Die Opisthobranchien, vielfach am buntesten, sind der Analyse vielfach zugänglich wegen ihres hohen Wassergehalts. Die Trockensubstanz sinkt auf weniger als den 10. Teil von der der Vorderkiemer herab, bis die Verhältnisse der Quallen erreicht werden. Dadurch sondern sich die einzelnen Produkte oft scharf voneinander. Den Grundstoff bildet Braun (mit Mangan oder Eisen) in periodisch wechselnder Intensität in den einzelnen Hautpartien, daraus spaltet sich Weiß (Harnsäure) ab. Diese liefert entweder Karmin (Murexid), oder Blau (Murexid alkalisch), sie geht weiter über in Mennigrot, Gelb und Zinnober; dazu Drusen von Kalknadeln.

Die ökologische Verwendung, als Schutz- oder Trutzfarbe, ist wohl häufig; doch scheint die Trutzwirkung mehr auf Kontrast- und Helligkeitswerten, als auf Farbenwirkung zu beruhen.

Die Lokomotion der Monotocardien geschieht nach verschiedenem Modus; wofür Beispiele gegeben werden. Die sichtbaren Wellen dienen nur zur Umlagerung des Blutes, Pulsation, Schwellung.

Die Diotocardien zeigen solche Pulsationen und Schwellungen in erhöhtem Maße. Daneben treten aber während des Kriechens deutliche Reste von Soleolae hervor, wie sie für die Vaginuliden typisch sind. Ihre Tätigkeit, also der ursprüngliche Mechanismus der Molluskenlokomotion, ist erst noch in den Tropen zu studieren. Das »*Prochippidoglossum*« lebte auf dem Lande und war soleolifer.

Die Opisthobranchien scheinen keinen Rest mehr von den ursprünglichen lokomotorischen Wellen zu haben.

Durch den hohen Wassergehalt des Körpers werden die einzelnen Muskelbündel, die kompakt bleiben, besser isoliert und freier, dementsprechend werden einzelne Bewegungen ausgiebiger, besonders das Schnappen des Mundes, aber weniger energisch. Die Saugkraft der Sohle ist gering. Eine neue Verwendung als Saugnapf findet das Sohlenende von *Aplysia*, soweit die verwachsenen Parapodien

den senkrechten Muskeln Halt gewähren. Die freien Parapodienränder dienen als Schwimmflossen, wie bei Rochen, ebenso die Sohle von *Tethys* bei normaler Körperlage. Bei der Rückenlage macht sie Ausschläge nach rechts und links, die bloß bei verschiedenen Pulmonaten ihr Gegenstück finden. Ähnlich *Pleurobranchaea*.

Die Kiemen von *Tethys* entstehen mit den Rückenpapillen aus derselben Wurzel; die Autotomie der letzteren hört auf, sobald sie Kiemenfäden entwickelt haben.

Die hintere Fußdrüse der Pleurobranchiden ist der Schwanzdrüse der Zonitiden homolog, bei *Pleurobranchaea* läuft der Fußrücken in einen scharfen Kamm aus, der dem Horn über der Schwanzdrüse mancher Zonitiden entspricht.

Die Trochiden haben eine Reihe von Übereinstimmungen mit den Cephalopoden, welche die Annahme näherer Verwandtschaft wesentlich unterstützen:

Das Integument von *Zixyphinus* zeigt die wogenden Pulsationen in der Stärke, wie etwa das von *Octopus*.

Die Fühler haben dieselbe schlanke Form wie die Epipodialtaster, sie bewegen sich in den peitschenförmigen Krümmungen, wie Cephalopodenarme.

Bei der Berührung fremder Körper haften sie auf kurze Zeit fest, so daß sie einem jugendlichen, noch der Saugnäpfe entbehrenden *Octopus*-Arme besonders ähnlich werden.

Bei manchen Trochiden werden die an Zahl wechselnden Epipodialtaster in Scheiden zurückgezogen, wie die Arme von *Nautilus*.

Bei manchen Trochiden stehen an der Basis der Epipodialtaster keulenförmige Papillen, welche den Buccalzifeln der Cephalopoden entsprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Fig. 1. *Pleurobranchus testudinarius*. Skizze, an der nur die Rhinophoren und einzelne Teile des Mantels in natürlichen Farben gehalten sind. *k* Kieme. Nat. Gr.

Fig. 1 A. Eine der großen Rückenrunzeln. Das braune Pigment ist am dichtesten neben der Furche, die weißes und darüber karminrotes Pigment enthält.

Fig. 1 B. Verschiedene Hauteinlagerungen: *a* Calcitdrusen, *b* weiße (Harnsäure-) Konkrememente, *c* karminrotes, *d* braunes Pigment.

Fig. 2. *Doridium membranaceum*, von oben. Etwas vergr.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 6.



Fig. 1 A.



Fig. 1 B.



Fig. 5.

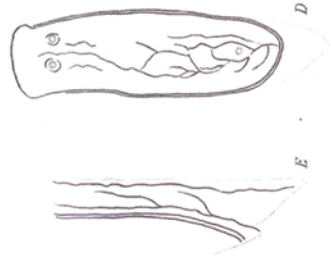
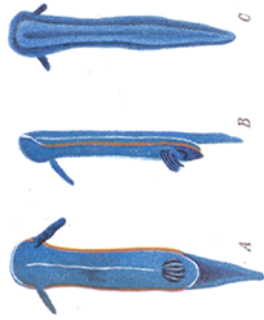


Fig. 4.



- Fig. 3. *Tethys*. *A* von oben. Die Rückenpapillen sind abgefallen. *r* Rhinophor. Nat. Gr. *B* eine Kieme mit ausgestreckten Kiemenschläuchen. *C* mehrere Kiemen mit kontrahierten Kiemenschläuchen. *D* die endständigen Cerata, die noch nicht in Rückenpapillen und Kiemen differenziert sind. Das linke doppelt gezeichnet, einmal mit einem, daneben mit drei ausgestreckten Kiemenschläuchen.
- Fig. 4. *Chromodoris*. *A* von oben, *B* von rechts, *C* von unten. Mehrfach vergr.
- Fig. 5. Größere *Chromodoris*. *A* von oben, *B* von rechts, *C* von unten, nach dem Leben. *D* und *E* kurz nach Abtöten in Formol. *D* von oben, *E* die hintere Hälfte von rechts. Die Grundfarbe ist schmutzig blaugrün. Die schwarzen Linien sind gelb oder weißgelb (mit Übergängen). Teile davon sind im Formol gleich geschwunden, auf dem Fußrücken z. B.
- Fig. 6. *Lamellaria perspicua*. Rechts von oben, links von unten. Man sieht die Sohle, den Kopf mit den Tentakeln und den Siphon. Nat. Größe und Farbe.
-