Tantal.
0.626
299
11—15

ANNALES HISTORICO-NATURALES MUSEI NATIONALIS HUNGARICI

Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 1-5, p. 1-97.

KIADJA AZ ORSZÁGOS MAGYAR TERMÉSZETTUDOMÁNYI MÚZEUM
BUDAPEST, 1945.

300338

M. I. A. KÖNYVTÁRA
1947. 888.

Annales
Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici
Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 1—5, p. 1—97.
Redigit: V. Székessy.

Conspectus materiarum.

1. Rotarides, M.: Zur Mikromorphologie des Fusses der patelloiden Schnecken. (Mit 10 Abbildungen auf Tafel I—III.) . . . . . p. 1—36

2. Szalay, L.: Siebente Mitteilung über Wassermilben (Hydrachnellae) aus unterirdischen Gewässern des Karpatenbeckens. (Mit 7 Abbildungen im Text.) p. 37—52

3. Wagner, J.: New systematical researches on carnivorous slugs . . . . . p. 53—57

4. Kretzoi, M.: Bemerkungen über das Raubtiersystem . . . p. 59—83

5. Jávorka, S.: Pteridophyta Herbarii Kitaibeliani. (Fasc. LX) p. 85—97

M. T. AKADÉMIA KÖNYVTÁRA

Felelős kiadó: Tasnádi Kubacska András.
Bethlen-nyomda Rt. — Műszaki igazgató: Lombár László.

Annales
Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici
Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 1, p. 1—36.
Redigit: V. Székessy.

ZUR MIKROMORPHOLOGIE DES FUSSES DER PATELLOIDEN SCHNECKEN.

Von M. Rotarides (Budapest).

(Mit 10 Abbildungen auf Tafel I—III.)

Einleitung.

Unter patelloiden Schnecken verstehen wir mit Naef jene Diotocardier, ferner aber auch Vertreter anderer Schneckengruppen, die in erwachsenem Zustand eine mehr oder weniger abgeflachte, napfförmige Schale besitzen. Windungen zeigen sie entweder nur im Jugendstadium (z. B. *Patella*), welche dann in erwachsenem Zustand äusserlich nicht mehr erkennbar sind, oder es breitet sich die letzte Windung sehr stark aus und ist somit zur Bedeckung des ganzen Tieres geeignet (*Haliotis*). Es finden sich aber auch solche Formen, bei welchen die Windungen nur im Schaleninneren, undzwar in der Form von Septen erscheinen, welche dann im Laufe der Entwicklung zum Teil wieder verschwinden (*Calyptraea*). Bei den zu den Süsswasserpulmonaten gehörigen Ancyliden ist der windungsartige Bau der Schale nur äusserlich an einer geringen Krümmung, bezw. Asymmetrie der Schalenspitze erkennbar. Ausser durch ihre mehr oder weniger flache, napfförmige Schale sind alle patelloiden Schnecken auch noch durch einen breit-elliptischen Fuss charakterisiert, mit welchem sie sich an der Unterlage festsaugen. Alle sind deshalb sitzende, träge,

M.T.AKADÉMIA KÖNYVTÁRA

oder wenig bewegliche Tiere. Derartige Formen kommen häufig in der Gezeitenzone vor und auch unter den Schnecken mit turbospiraliger Schalenform gibt es Arten, welche eine ähnliche Lebensweise führen und welche sowohl in ihrem Schalenbau, als auch in ihrer Fussform zum Patellismus neigen (z. B. *Radix auricularia*, eine Süsswasser-Pulmonate). Die patelloide Schneckenform ist also im allgemeinen biologisch bedingt. Solche Arten kommen nun zerstreut im System vor, bilden also keine einheitliche systematische Gruppe. In der vorliegenden Arbeit beschäftige ich mich nun mit der interessanten Frage, welche Folgen die äusserliche Konvergenz und die ähnliche Lebensweise auf die innere Beschaffenheit des Fusses bei diesen organisatorisch angepassten Formen mit sich brachte, wobei die Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Fussmuskulatur gerichtet sein soll.

Unter Fussmuskulatur verstehe ich bei den patelloiden Formen jene Bündel, welche an der Schale entspringen und von dort gegen die Sohle und gegen die unteren Teile der seitlichen Körperwände des Tieres ausstrahlen. Man kann diese Muskeln ihrer Aufgabe gemäss auch Haftmuskulatur nennen. Zur Fussmuskulatur gehören aber selbstverständlich auch die lokomotorischen Muskeln der Schneckensohle, also das sog. Rohrstuhlgeflecht.

Die Fussmuskulatur der Schnecken ist besonders bei den abgeleiteten Formen sehr verwickelt und wurde bis jetzt nur wenig studiert. Die Ursache dafür scheint hauptsächlich in den Schwierigkeiten der Technik zu liegen. Zum Studium der Muskulatur benötigt man vor allem verschiedene, genau orientierte Schnittserien und auch die gleichzeitige Bearbeitung von Formen verschiedener systematischer Gruppen ist angezeigt. Eine genaue Verfolgung von Fasersystemen, bezw. die Untersuchung ihrer Verfilzung lässt sich vor allem hauptsächlich an einzelnen einfachen Formen durchführen. Vielleicht die einzige Arbeit, welche die Muskulatur der Schnecken in morphologischer Hinsicht eingehender behandelte, ist die von Trappmann. Er untersuchte die in anatomischer Hinsicht viel studierte, jedoch stark abgeleitete Form *Helix pomatia*. Die Pulmonaten stellen nämlich infolge der ökologisch bedingten Umgestaltung der Körperwand recht schwierige Objekte dar. Die aus muskulären, bindegewebigen und drüsigen Elementen zusammengesetzte Körperwand bietet zwar für den Forscher viel Interessantes, eignet sich jedoch zur Lösung allgemein-anatomischer Fragen viel weniger, als die Muskulatur der Prosobranchier. Ausserdem kann man ein allgemeines Bild über die Muskulatur der

Schnecken nur durch die Untersuchung mehrerer Beispiele aus verschiedenen Gruppen gewinnen.

Die histologische Ausbildung der Körperwand und die des Fusses steht bei den einzelnen Formen in engstem Zusammenhang mit der Lebensweise. Die aus der Schale vorstreckbaren Teile sind „plastisch", also nicht nur zu vorübergehenden, sondern auch zu bleibenden Formveränderungen fähig (organisatorische Anpassung). Bei den Pulmonaten zeigen z. B. besonders die drüsigen Elemente sehr schön die Einwirkungen der Umweltsbedingungen, uzw. sowohl in ihrer Ausbildung, als auch in ihrer Verteilung. Durch besondere Ausbildungsformen der drüsigen Elemente werden sekundär auch die bindegewebig-muskulären Komplexe des Gastropoden-Fusses beeinflusst.

Aus den bisherigen Beobachtungen folgt, dass die anscheinend sehr mannigfache Lokomotion der Schnecken auf eine einzige Form zurückgeführt werden kann. Somit dürfte auch die Muskulatur von einem bestimmten Typus abzuleiten sein. Begleiterscheinungen und Abweichnungen der Lokomotion sind durch die Beziehungen zwischen der Umwelt und der Körperwand erklärlich. Obwohl zur Lösung der Lokomotionsfrage der Schnecken sowohl die Morphologen, als auch viele Physiologen beigetragen haben, sind wir über diese besondere und im ganzen Tierreich allein dastehende Bewegungsform nur mangelhaft, bezw. nicht befriedigend unterrichtet. Da die endgültige Lösung dieser Frage bis jetzt noch nicht gelungen ist, war man gezwungen, die Analyse der Lokomotion auf morphologischem Wege vorzunehmen, wie dies auch Trappmann tat. Man versuchte aber die einzelnen Bewegungsformen, hauptsächlich aber die Begleiterscheinungen der Lokomotion auch auf experimentellem Wege zu lösen (Simroth, Vlès, Weber, usw.).

Zur Hauptfrage gesellen sich nun viele Einzelfragen, so z. B. das Formproblem des Schneckenfusses im allgemeinen, die Bedeutung der Zilien auf der Sohle, die des Schleims und der Wasseraufnahme für die Lokomotion. Zu diesen Fragen habe ich selbst schon früher Stellung genommen und versuchte die morphologischen Grundlagen der Lokomotion der Schnecken (im Jahre 1936) auch zusammenfassend zu betrachten. Nun möchte ich mich diesmal innerhalb des oben aufgestellten Fragenkomplexes der patelloiden Schnecken, hauptsächlich mit der Fussmuskulatur befassen.

Die oben bereits erwähnten Prosobranchier, nämlich *Patella coerulea* L., *Haliotis tuberculata* L. und *Calyptraea chinensis* L. hatte ich technisch auf der Zoologischen Station zu Neapel (im Jahre 1930) vor-

bereitet und die histologischen Untersuchungen in Tihany (Magyar Biologiai Kutatóintézet, im Jahre 1931—34) ausgeführt, während die histologische Bearbeitung der beiden einheimischen Ancyliden (*Acroloxus lacustris* L. und *Ancylus fluviatilis* Müll.) auf der Universität in Szeged (im Jahre 1934) erfolgte. Nachträge und Ergänzungen, ferner die Herstellung von Mikroaufnahmen folgten dann im Jahre 1946, in der Zoologischen Abteilung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums. Hier wurde auch das Manuskript abgeschlossen.

In die eigenartige Gruppe der patelloiden Schnecken lassen sich, wenn auch nicht in systematischer Hinsicht, so doch in bezug auf ihre äusseren Merkmale und auf ihre ähnliche Lebensweise auch die meisten Chitonen einreihen. Von diesen konnte ich *Chiton olivaceus* Spengler (Neapel) und *Lepidochiton marginatus* Pennant (Helgoland) näher untersuchen.

Da ich aus der inneren Morphologie der einzelnen Arten zugleich Schlüsse auf die Funktion, d. h. auf den Ablauf von Bewegungserscheinungen ziehen wollte, untersuchte ich vergleichsweise auch Formen mit anders beschaffener Schale. So untersuchte ich aus der Reihe der Prosobranchier zwei *Murex*-Arten (*M. brandaris* L. und *trunculus* L.), ferner die durch ihre interessanten, schlängelnden Reflexbewegungen charakteristische Art *Nassa mutabilis* L. (Siehe meine diesbezügliche Arbeit.) Ebenfalls zu Vergleichszwecken dienten Schnittserien aus dem Fusse von *Pomatias elegans* L., eines vielfach behandelten luftatmenden Prosobranchiers, dessen Fuss durch eine Längsfurche in zwei Sohlenflächen geteilt ist und sich infolgedessen mit Hilfe zweier getrennter Wellenreihen fortbewegt. Aus der Reihe der Landpulmonaten wurden die zu Vergleichszwecken dienenden Arten ebenfalls nach biologischen Gesichtspunkten gewählt, so die Raublungenschnecke *Daudebardia* und ferner mehrere Nacktschnecken. Bei der Auswahl des Vergleichsmaterials aus der Reihe der gehäusetragenden Landpulmonaten richtete ich meine Aufmerksamkeit auf die Gehäuseform (Formen mit kegelförmigem und lang ausgezogenem, zylindrischem, sowie spindelförmigem Gehäuse) und auf die Lebensweise. Von Süsswasserpulmonaten nahm ich vergleichsweise *Radix*-Arten vor.

Technische Bemerkungen.

Da die Herstellung von Präparaten eine mühsame Arbeit ist und da der gestellten Frage entsprechend Schnittserien aus einer ganzen Reihe von Tieren angefertigt werden mussten, wendete ich eine möglichst einfache Technik an. Die betäubten oder nicht betäubten Tiere

wurden in Bouinscher Lösung fixiert, in üblicher Weise behandelt, dann in Paraffin eingebettet und mit Hilfe eines Mikrotoms geschnitten. Die Anwendung einer einheitlichen Technik war auch wegen des besseren Vergleiches nötig. Gefärbt wurden die Präparate nach dem Eisenhämatoxylin-Verfahren von Heidenhain. Diese Färbungsmethode hat sich auch für dickere Schnitte sehr gut bewährt und gab kontrastreiche, gut differenzierte, sich auch zum Photographieren gut eignende Präparate.

Zum Erzielen von guten Präparaten, welche eine möglichst leichte und sichere Orientierung in der sehr verwickelten Muskulatur der Schnecken ermöglichen, musste die Betäubung und Fixierung mit einer besonderen Sorgfalt durchgeführt werden. Es war nämlich zu berücksichtigen, dass 1. durch eine übermässige Ausstreckung die histologische Struktur leidet und dass 2. die ungenügende Ausstreckung unnatürliche Verlagerungen einzelner Elemente verursachen kann.

Formen mit flacher Schale und breit elliptischem Fuss wurden meist ohne Betäubung fixiert. Dabei ging ich folgenderweise vor: Auf eine Glasplatte wurde etwas Fixierflüssigkeit geschichtet, dann fasste ich die Schnecke mit einer Pinzette bei dem Gehäuse und drückte sie mit nach unten gekehrter Sohle rasch auf die Glasplatte auf. Nach ungefähr einer Minute war der Fuss der kleinen, 1 cm langen Patellen bewegungslos. Dann wurde das Tier in die in einem Glasgefäss bereitgestellte Fixierflüssigkeit (Bounische Lösung) gelegt. Ähnlich verfuhr ich bei dem Fixieren des Fusses von *Nassa*. Es wurde ein Exemplar gewählt, das eben aus dem Gehäuse herauskroch und die charakteristische Reflexbewegungen zeigte. Bei dieser Gelegenheit streckt sich nämlich der Fuss gut aus, sondert sich stark vom Visceralsack ab und kann an dem gut feststellbaren, verschmälerten Verbindungsteil (Fussstiel) mit einem raschen Scheerenschnitt abgetrennt werden. Nach dem Abtrennen wurde der Fuss mit der Sohle nach unten in die auf die Glasplatte geschichtete Fixierflüssigkeit gelegt, rasch mit einer zweiten Glasplatte (Objektträger) bedeckt, die so stark aufgedrückt wurde, dass der Fuss in unbeweglicher, platter Lage gehalten werden konnte. Der Druck wurde mit der auf die obere Glasplatte gelegten Fingerspitze ausgeübt. Dieses „Vorfixieren" dauerte 3—5 Minuten, dann wurde der schon etwas erhärtete Fuss in die Fixierflüssigkeit gelegt. Dieses Verfahren benötigt eine gewisse Übung; bei der grösseren Art *Nassa mutabilis* gab sie sehr gute Resultate, während die Ausstreckung des Fusses der kleineren *Nassa incrassata* meistens ungleichmässig erfolgte.

Die sich auf der Glaswand des Aquariums mit ihrer Sohle festhaftenden *Murex*-Arten wurden bei dem Gehäuse gefasst und mit voller Kraft von der Glaswand abgezogen. In glücklichen Fällen konnte sich das Tier nicht mehr ins Gehäuse zurückziehen, sondern riss am Fussstiel ab und wurde sodann in die Fixierflüssigkeit gelegt.

Eine geringfügige Kontraktion war in den meisten Fällen nicht zu vermeiden, erwies sich aber bei der Untersuchung von Schnitten als günstig, da sie die Beurteilung der Wirkungsweise der Muskulatur und des Verhältnisses zwischen lockeren und massiver gebauten Bestandteilen des Fusses ermöglichte.

Die Einbettung selbst wurde möglichst rasch durchgeführt. Dies ist besonders bei Formen mit dichtem Muskelgeflecht ratsam, da ihr Fuss durch längere Behandlung in absolutem Alkohol, Xylol und Paraffin sehr hart wird und sich dann nur schwer schneiden lässt. Zum Einbetten wurde Paraffin Merck mit verschiedenem Schmelzpunkt angewendet (46—48°, 52—53° und 56—58°). Eine Mischung von Paraffinen verschiedener Schmelzpunkte erwies sich als unvorteilhaft. Um von Tieren mit lockerem Gewebebau möglichst dicke Schnitte zu erhalten, bettete ich sie in weiches Paraffin (46—48°). Arten mit kompakterer Muskulatur kamen aber in Paraffin von 56—58° Schmelzpunkt. In letzterem Falle wurden dickere Schnitte derart hergestellt, dass ich zur mässigen Erweichung des Blocks in geringer Entfernung von diesem eine elektrische Glühbirne aufstellte. Mit einer gewissen Übung gelang es mir 25 μ dicke, schöne Transversalschnitte von *Haliotis* mit 2 cm breitem Fuss herzustellen. Die sich zu Untersuchungen eignende Schnittdicke stellte ich immer an einer Reihe von verschieden dicken Schnitten fest. Wie wichtig es ist, die günstige Schnittdicke experimentell festzustellen, zeigte sich bei ausgewachsenen Exemplaren von *Arion ater*. Von Schnitten, die weniger als 30 μ dick sind, erhält man über den Verlauf der Fasern irreführende Ergebnisse, während dickere Schnitte die einzelnen Muskelzonen nur undeutlich zeigen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich kurz die von Trappmann angewendete Technik besprechen. Da er das verwickelte Muskelgeflecht des *Haliotis*-Fusses an Mikrotomschnitten nicht analysieren konnte, zerlegte er die mit heiss eingedickter Gelatinelösung bestreuten Fussstücke in verschieden dicke Scheiben. Dass aber diese Schnitte allein zur Aufklärung der Faserrichtungen nicht genügen, zeigte besonders das von mir am *Arion*-Fuss gewonnene Resultat. Da Trappmanns Schnitte zu dick waren, bemerkte er die äussere

Ringmuskelzone, welche bei der Wirkungsweise der Hautrunzeln (Auspressen des Schleims aus den subepithelialen Drüsen) eine wichtige Rolle spielt, überhaupt nicht. (Siehe Abb. Trappmanns auf Seite 548). Ich selbst führte die Untersuchungen ausschliesslich an Mikrotomschnitten durch. Versuche mit Trappmanns Methode machte ich deshalb nicht, da ich im Zoologischen Institut der Universität Szeged eine von Apáthy hergestellte, Schauzwecken dienende Transversalschnittserie der Art *Helix pomatia* sah, die aus dicken Zelloidin-Schnitten bestand. Ich konnte feststellen, dass sich eine derartige Serie ausserordentlich gut zur Veranschaulichung der Organtopographie eines asymmetrisch gebauten Tiers eignet, aber kaum zur Analyse der Muskulatur. Wenn Trappmann dennoch im allgemeinen gute Resultate erzielte, so ist dies dem Umstand zuzuschreiben, dass er die Weinbergschnecke in sehr verschiedenen Schnittrichtungen untersuchte und so von dem ganzen Verlauf der grösseren Fasersysteme ein klares und getreues Bild geben konnte. Weniger klar geht aus seiner Arbeit der Verlauf der kleineren Fasern und die zonale Lagerung der Muskulatur hervor. Deshalb wendete wahrscheinlich Weber bei der Untersuchung des Rüssels der beträchtlich grösseren Art *Dolium galea* die Rasiermesser-Technik nicht an. Bei meinen Untersuchungen, bei welchen das Hauptgewicht auf den Vergleich verschiedener Typen gelegt wurde, war ich gleichfalls auf die Anwendung einer allgemein gebräuchlichen, bei allen Arten durchführbaren Technik angewiesen.

Zur Probe wurden die Schnitte nach den verschiedensten Methoden gefärbt. Als beste erwies sich das Eisenhämatoxylin-Verfahren nach Heidenhain und eine Nachfärbung mit Erythrosin. Der Vorteil dieses Verfahrens liegt darin, dass man bereits bei der mikroskopischen Kontrolle der Differenzierung in Eisenalaun die einzelnen Richtungssysteme der Muskulatur sehr gut unterscheiden und je nach Notwendigkeit im entsprechenden Moment unterbrechen kann. Die einzelnen Fasergruppen erscheinen in den verschiedensten Tönungsstufen, es lassen sich also die Fasern verschiedenen Verlaufes voneinander sehr gut unterscheiden. Das Bild ist „kontrastreich"; derart gefärbte Präparate eignen sich deshalb auch sehr gut für Mikroaufnahmen. (Siehe besonders Abb. 10 auf Tafel III). Das Eisenhämatoxylin-Verfahren eignet sich also nicht nur zur Darstellung feinhistologischer Strukturen, sondern es ist, wie aus dem vorliegenden Beispiel ersichtlich, auch zur analytischen Darstellung verwickelter Gewebesysteme sehr gut brauchbar.

Von den meisten untersuchten Arten stellte ich auch vollständige Schnittserien her, wofür sich junge und halbwüchsige Tiere am besten eigneten. Vollständige Schnittserien wurden meistens mit Hämalaun nach P. Meyer + Erythrosin (oder Eosin WG), in einzelnen Fällen aber mit Hämalaun und Pikrofuchsin nach Hansen gefärbt. Nur ausnahmsweise verwendete ich die Färbemethode von Dominici, welche gute Übersichtsbilder liefert. Pikrofuchsin nach Hansen diente zur färbetechnischen Abtrennung der Bindegewebselemente von der Muskulatur.

Am besten eigneten sich zu den Untersuchungen Transversalschnitte oder Querschnitte durch den Fuss, einzelne Arten wurden jedoch je nach Bedarf auch sagittal und frontal geschnitten. Auch sogen. Flächenschnitte wurden angefertigt.

Zur übersichtlichen Darstellung der Muskulatur bewährten sich Lupenvergrösserungen bis 15-fach am besten. Solche Übersichtsaufnahmen stellte ich mit der Romeisschen Mikrokamera und mit Polar, F:4, Brennweite 75 und 50 mm, in durchfallendem Licht her. Für stärkere Vergrösserungen diente das Reichertsche Objektiv, A = 0.25, 0:1, und das Planokular 12x. Aus den oben erwähnten Gründen wurden hauptsächlich Eisenhämatoxylin-Präparate aufgenommen. Bei Aufnahmen von Hämalaun-Erythrosin Präparaten wurde Grünfilter angewendet.

Chiton.

Die Muskulatur von *Chiton* wurde schon von Sampson eingehend behandelt. Aus der Reihe der von ihm beschriebenen Muskeln interessieren uns hauptsächlich die Dorsoventralfasern, welche er nicht ganz zutreffend, „pedalis", d. h. Fussmuskeln nannte. Unter diesen unterscheidet er den M. lateropedalis und den M. mediopedalis. Der erstere entspringt innen, begrenzt lateral die Körperhöhle und zieht dann zu den äussersten Teilen der Sohle. Der letztere entspringt aussen, am Schild, bezw. gleich neben dem Mantel und zieht zu den mittleren Teilen der Sohle. So entsteht in der Seitenwand des Tieres eine Kreuzung der Lateropedalis- und Mediopedalis-Fasern. Eine zweite Kreuzung zeigen die beiderseitigen Mediopedalis-Fasern in der Fussmitte, unter dem Eingeweidesack. Der rechte Mediopedalis zieht nämlich, nach einer Auflösung in feine Fibrillen, zur linken Sohlenhälfte, der linke aber zur rechten Sohlenhälfte. Alle diese Muskeln verlaufen mehr oder weniger parallel zur Transversalebene; die Mediopedalis-Gruppe verläuft aber in spitzem Winkel zur Medianebene, während

der Lateropedalis anfangs vertikal, d. h. senkrecht zur Sohlenfläche zieht, später aber, nachdem er sich in kleine Fibrillen aufgelöst hat, einen radiären, divergierenden, d. h. nach allen Richtungen ausstrahlenden Verlauf zeigt. Durch das Divergieren der Fasern beider Muskelgruppen verteilt sich diese Vertikalmuskulatur beinahe gleichmässig über den ganzen Fuss. Es kann angenommen werden, dass durch den schiefen d. h. ausgedehnten Verlauf des Mediopedalis auch seine Wirksamkeit erhöht wird. Diese Muskeln dienen zur Hebung der mittleren Teile der Fusssohle und tragen so zum Festhaften des Tieres bei. Unmittelbar neben der „Pedalis-Gruppe" entspringt der „innere Mantel-Muskel", der seiner Lage nach ebenfalls als zu dieser Gruppe gehörig betrachtet werden kann. Er verläuft auf der Ventralseite des Mantels, während der diesem Muskel in situ entsprechende Mantelmuskel der patelloiden Formen und wahrscheinlich auch der der anderen Schnecken dorsal verläuft. Die Ursache dieser Erscheinung ist durch die besondere Aufgabe des Mantelrandes der Schnecken zu erklären. Bei diesen ist der ventrale (innere) Teil des Mantels, wie bekannt, stark drüsig, so dass also hier ein Muskelband störend wirken würde. Deshalb lagert sich also dieser Muskel aus raumökonomischen Gründen auf die Dorsalseite des Mantels.

Bezüglich der oben angeführten Muskeln, die man nach ihrem Verlauf als Vertikalmuskulatur zusammenfassen kann, lassen sich an den von mir untersuchten zwei Arten, *Chiton olivaceus und Lepidochiton marginatus* keine wesentlichen Unterschiede feststellen. Augenscheinlicher treten gewisse Unterschiede in der eigentlichen Fussmuskulatur, nahe der Sohlenfläche, in Frontalschnitten auf. Bei *Lepidochiton marginatus* nähern sich die Fasern der Vertikalmuskulatur dem Sohlenepithel unter einem ziemlich spitzen Winkel, wodurch ein unregelmässiges Filzwerk von Fasern entsteht, das kaum mit der ausgesprochenen Regelmässigkeit des Rohrstuhlgeflechtes der höheren Prosobranchier zu vergleichen ist. Eine Regelmässigkeit ist hier nur insofern festzustellen, als diese Fasern, wie man dies bereits in Transversalschnitten feststellen kann, zum Teil auch parallel zur Transversalebene verlaufen. Nur einzelne Fasern lassen sich quer über die ganze Sohlenbreite verfolgen, die also sicher als Transversalfasern zu deuten sind. Am Sohlenrand, nahe und parallel zum Epithel treten längsverlaufende feine Fibrillen auf, welche nach ihrem Verlauf der Längsmuskulatur zuzurechnen sind. Sonst lassen sich derartige Muskeln in stärkerer Ausbildung nur mehr oben, d. h. etwas weiter von der Sohlenfläche entfernt, zwischen den Verzweigungen der „Pedalis"-

Muskulatur nachweisen. Bei *Chiton olivaceus* finden wir ein abweichendes Bild, da hier in Frontalschnitten, nahe zur Sohle, das Rohrstuhlgeflecht deutlicher hervortritt. Hier lassen sich dann transversal und diagonal-transversal verlaufende Fasern ebenfalls gut unterscheiden. Das Vorhandensein dieser beiden Muskelgruppen ist eine Vorbedingung des Auftretens eines Rohrstuhlgeflechtes. Die Längsmuskulatur, ja die Gesamtmuskulatur des eigentlichen Fusses überhaupt scheint bei dieser Art kräftiger zu sein.

Diesmal war es nun nicht mein Ziel, die Muskulatur der Chitonen näher zu behandeln, wenn ich aber diese kurze Beschreibung der Behandlung der Verhältnisse bei den patelloiden Gastropoden vorausschickte, so erfolgte dies aus dem Grunde, da ich auf die Notwendigkeit einer scharfen Trennung der lokomotorischen Muskulatur von der Haftmuskulatur bereits gelegentlich dieses Beispieles hinweisen wollte. Als Haftmuskulatur dienen Derivate des Kolumellarmuskels, welche strahlenartig gegen die Fusssohle ziehen. Entweder verlaufen sie vertikal (senkrecht zur Fusssohle), oder nähern sich dieser unter einem mehr oder weniger spitzigen Winkel. Demgegenüber ist als lokomotorische Muskulatur das Rohrstuhlgeflecht zu betrachten, welches aus vier verschiedenen Richtungssystemen zusammengesetzt ist, die alle gleicherweise über dem Sohlenepithel und parallel zu diesem verlaufen. Diese beiden, sowohl in ihrer Lagerung, als auch in bezug auf ihre Funktion verschiedenen Muskelgruppen sind nun auch bei den Chitonen gut zu unterscheiden und kommen den entsprechenden Muskeln der patelloiden Prosobranchier sehr nahe. Dies findet seine Erklärung sicher nicht nur in der Verwandtschaft beider Abteilungen, sondern wohl auch in der ähnlichen Lebensweise. Fast alle Chitonen leben ebenso wie auch die meisten patelloiden Schnecken in der Gezeitenzone, wo die Lebensbedingungen eine starke Ausbildung der Haftmuskulatur erfordern. Die Haftmuskeln (Sampsons lateropedalis + mediopedalis) verbinden die harte Rückenfläche, d. h. die Schale mit der weichen Sohlenfläche unter einem sehr veränderlichen Winkel (rechtwinklig-vertikal bis spitzwinklig-diagonal). Dies erfolgt in mannigfacher Weise auch bei den Schnecken (Gastropoda); die allgemeine Ausbildung und Verteilung des Kolumellarmuskels steht aber bei den patelloiden Formen denen der Chitonen am nächsten.

Patella.

Eine Besprechung der verschiedenen Ausbildungsformen des Spindelmuskels findet sich bei Simroth* (in Bronn, p. 278), der auf Grund der Schalenabdrücke des Spindelmuskels (M. columellaris) die Muskulatur der patelloiden Formen von dem Spindelmuskel der normal beschalten Arten abzuleiten versuchte, während Haller umgekehrt die Muskulatur der patelloiden Docoglossen für den Ausgangspunkt annimmt. Es scheint weiterhin wichtig zu sein, dass — wie es Simroth feststellte — der vorn offene, hufeisenförmige Abdruck des Spindelmuskels sich bei einzelnen Monotocardiern wiederholt. Bei der Ausbildung des Spindelmuskels als Haftmuskulatur ist der Ursprung auf einer breiten Basis, bezw. ihre Ausbreitung und mächtige Ausbildung das Wesentliche. Obwohl der Spindelmuskel bei den patelloiden Formen viele Übereinstimmungen zeigt, weist er doch unter dem Einflusse der Schalenform, bezw. der äusseren Form überhaupt auch gewisse bezeichnende Unterschiede auf. Wenn wir mit C. R. Boettger annehmen, dass bei den zur Sesshaftigkeit neigenden Süsswasserschnecken, bei welchen er eine regulatorische Anpassung feststellte, zuerst das Verhalten der Tiere und dann erst die äussere Form eine Veränderung erfährt, so müssen wir zugleich die eigenartige Ausbildung des Spindelmuskels ebenfalls als einen sekundären Vorgang betrachten. Auch Naef hält die Normalform der Schale für das Ursprüngliche und schreibt ihr einen hohen morphologischen Wert zu.

Die Ausbildung des Spindelmuskels zur Haftmuskulatur vollzog sich, wie dies schon aus den Muskeleindrücken selbst hervorgeht, auf verschiedene Weise und in verschiedenem Grade. Bei einzelnen Arten ist das Hufeisen nicht in seinem ganzen Umfang gleich stark entwickelt. So fällt die stärkste Ausbildung des Spindelmuskels, wie ich dies bei Ancyliden feststellen konnte, auf die beiden Enden des Hufeisenbogens, ähnlich wie bei *Emarginula* (siehe Simroth, Abb. 6). Die kräftige Ausbildung des Hufeisens an seinen Enden lässt sich noch besser an der Muskulatur selbst feststellen.

Die dorsoventral verlaufende Muskulatur von *Patella coerulea* zeigt besonders in Transversalschnitten viel gemeinsames mit der der Chitonen. Diese Fasern entsprechen den von Sampson beschriebenen Pedalis-Fasern von *Chiton*, bei welchen sie also ebenfalls als Spindelmuskel zu deuten sind. Ein wichtiger Unterschied zwischen

* Die verschiedenen Benennungen des Spindelmuskels sind auf Seite 26 angeführt.

den Dorsoventralfasern der beiden systematischen Gruppen besteht darin, dass sie sich bei *Patella* nicht so scharf in zwei Muskeln (Medio- und Lateropedalis) sondern; somit tritt hier auch die bei den Chitonen deutlich sichtbare Kreuzung infolge der starken Mischung der einzelnen Elemente weniger deutlich zum Vorschein. Als ein weiteres wichtiges Merkmal ist zu verzeichnen, dass in der an beiden Beispielen sehr dünnen Körperwand sich die stark zusammengedrängten Fasern an ihren beiden Enden, d. h. also sowohl gegen die Sohle, als auch gegen die Schale zu stark ausbreiten, in stärkerem Ausmasse aber gegen die Sohle zu, wo sich die Stränge ebenfalls strahlenartig auffasern und die in Fibrillen aufgelösten Bänder sich in der mittleren Region des Fusses, unterhalb des Eingeweidekomplexes überkreuzen. Weiterhin ist es ebenfalls sehr bezeichnend, dass die Dorsoventralmuskulatur so wie zwei starke, aber in der Mitte schlanke, stützende Säulen die Rückenfläche mit der Sohlenfläche verbindet. Dieses Bild wiederholt sich bei anderen Schnecken mit hufeisenförmigem Spindelmuskel, so z. B. bei den Süsswasser-Napfschnecken (Ancylidae). Uexküll zeichnet von *Patella* auf, dass sie zwei Füsse besitzt, einen unteren und einen oberen. Als oberen Fuss fasst er das dorsale Ende der Dorsoventralfasern (des „Schalenmuskels") auf. Demgemäss besitzt *Patella* nach der geistreichen Schilderung Uexklls auch zwei Schalen. Da nämlich diese Schnecke ihren Platz auf dem Felsgrund kaum verlässt und sich mit ihrem Fuss stark festhaftet, so wird auch die Unterlage so wie eine Schale benützt. Uexküll vertritt die Auffassung Jordans, dass die Schnecken hohlmuskelige Tiere sind, deren Fuss an- und abschwellen kann und dass auch die Muskulatur selbst anschwellungsfähig ist.

Wenn wir den dorsalen hufeisenförmigen Ansatz des Kolumellarmuskels als einen zweiten Fuss betrachten, so besteht zwischen diesen beiden „Füssen" der *Patella* dennoch ein bedeutender Unterschied. Der Kolumellarmuskel bildet an seinem dorsalen Ende keine gleichmässige Fläche, sondern teilt sich in einzelne Höckerchen. Das Hufeisen ist nämlich auf beiden Seiten durch quere oder radiäre Furchen aufgeteilt, wodurch hier mehrere „Füsschen" entstehen, die nicht nur an lebenden Tieren sichtbar sind, deren Schale man entsprechend entfernt hat, sondern auch an konservierten Exemplaren auftreten und leicht zur Annahme führen, dass „der Schalenmuskel jederseits durch 8—10 Spalten in eine grössere Anzahl von Bändern zerfällt", wie Uexküll berichtete. An den Stellen, welche den „Spalten" des Spindelmuskels entsprechen, verschmälert sich auch der Muskelabdruck

auf der Schale, ein Zeichen dafür, dass die Füsschen nicht etwa gelegentlich entstehen, sondern konstant sind. Erst aus Schnittpräparaten erfährt man, dass die Spalten nur einfache Vertiefungen sind, die sich im Spindelmuskel nicht weiter verfolgen lassen. Auch sonst zeigt die Muskulatur nahe ihrer Ansatzstelle eine dichte Verfilzung, die dadurch entsteht, dass in der Masse des Spindelmuskels auch noch zwei in der Frontalebene verlaufende und sich recht- bis spitzwinklig schneidende Schrägfasersysteme vorhanden sind. „Bänder" werden also höchstens dadurch gebildet, dass einzelne kleinere Fasergruppen des Spindelmuskels durch Schrägfasern getrennt und zusammengefasst werden. Die Erscheinung, dass sich zwischen den Muskelfasern des Spindelmuskels auch andere Muskelelemente einschalten, wiederholt sich übrigens auch bei anderen Schneckenarten.

Der Haftmuskulatur ist die übrige Muskulatur des Fusses als lokomotorisch wirkende Gruppe gegenüberzustellen. Auch bei *Patella* zieht die Längsmuskulatur, welcher die wichtigste Rolle bei der Lokomotion zuzuschreiben ist, auf einzelne Gruppen verteilt zwischen den gegen die Sohle zu divergierenden Teilen des Spindelmuskels hin. Mehr oben treten die bereits erwähnten Schrägfasern auf, welche die äussere und innere Grenze der seitlichen Körperwand verbinden.

Auch die parallel zur Sohlenfläche verlaufenden und die äussersten Teile des Fusses miteinander verbindenden Transversalfasern treten bei *Patella* deutlich auf und es sind, wie man aus Transversalschnitten feststellen kann, auch diagonal-transversale Fasern vorhanden. Überhaupt tritt bei den Schnecken überall die von Trappmann bei *Helix pomatia* beschriebene Anordnung der Fasern auf. Die Muskulatur der Schnecken ist also auf einen einzigen Typus zurückzuführen und erfährt nur entsprechend der Schalenform und der Lebensweise gewisse Änderungen. Diese sind aber umso interessanter, als sie sich stets mit den Umweltverhältnissen in Zusammenhang bringen lassen.

Von der Muskulatur ist ferner im allgemeinen festzustellen, dass bei Anwendung der Heidenhainschen Färbung mit Hämatoxylin-Eisenalaun, besonders aber nach längerer Differenzierung, stärker tingierte Zonen auftreten (Taf. I., Abb. 2), die auf eine Verkürzung der Fasern in diesen Zonen schliessen lassen und die es ermöglichen, ein Bild über die Wirkungsweise der Elemente zu gewinnen. Obwohl die Verkürzung der Fasern als eine Folge des starken Zusammenziehens der Gesamtmuskulatur zu deuten ist, die wieder ihrerseits auf die Reizwirkung der Fixierflüssigkeit zurückgeführt werden muss, so kann die Verkürzung der Elemente dennoch als einigermassen „natürlich" be-

trachtet werden. So verkürzt sich stets der Mantel und die Haut legt sich infolgedessen in Falten. Ebenso erscheint infolge der Verkürzung des Kolumellarmuskels auch die laterale Körperwand in Falten gelegt. Die Mediokolumellaris- (mediopedalis) Gruppe zeigt nahe der Sohle und parallel zu dieser eine stärker tingierte Zone, während der den Eingeweidesack begrenzende Laterokolumellarmuskel in seiner ganzen Länge, d. h. von seiner Basis bis zur Kreuzung in der Fussmitte schwarz erscheint. Dementsprechend ist auch die Sohlenfläche des fixierten Tieres stark eingewölbt. Die Wirkungsweise der Muskeln scheint nach diesem Bilde ähnlich wie bei den Chitonen zu sein. Der Mediokolumellaris hebt die Sohlenmitte, während die Laterokolumellaris-Fasern mehr nach den äusseren Teilen der Sohlenfläche hinstreben.

Wie bei den Schnecken überall, so treten auch bei *Patella* zwei gut ausgeprägte Bindegewebskomplexe auf, die wir als innere und äussere Bindegewebszone bezeichnen können. Wie ich schon früher darauf hinwies, tritt die innere Zone bei den patelloiden Formen stark zurück. Dies ist eine Folge der starken Entwicklung des Kolumellarmuskels als Haftmuskulatur. Parallel mit der Umgestaltung dieser ursprünglichen, nur zum einfachen Zurückziehen einzelner Teile des Fusskomplexes dienenden Muskulatur ging auch die Veränderung in der äusseren Form des Tieres vor sich. Diese Umgestaltungen verursachten auch die Herabsenkung und Verschiebung des gesamten Eingeweidekomplexes nach vorne in den Komplex des Kolumellarmuskels. Auf diese Weise verschmälert sich also die Seitenwand des Fusses und wird fast gänzlich von den sich hier kreuzenden Kolumellarisfasern eingenommen. Da die patelloiden Formen von der napfförmigen Schale stets vollkommen bedeckt sind und nicht durch eine eigene Rückziehmuskulatur eingezogen werden brauchen, so spielt der mittlere Bindegewebskomplex keine so wichtige Rolle, wie bei den aufgewundenen Arten. Bei Schnecken mit gewundenem Gehäuse, stark muskulärem Fuss und enger Gehäusemündung wird der Fuss beim Einziehen ins Gehäuse stark zusammengepresst; das Gehäuse ermöglicht also nur eine schwammartig zusammenpressbare, sehr lockere, mit Körpersäften gefüllte mittlere Bindegewebszone, wobei auch die vorübergehenden nötigen Verschiebungen einzelner Organe und Gewebe möglich werden. Diese Zone gewinnt noch dadurch an Bedeutung, dass sie bei Anschwemmung mit Körperflüssigkeit dem Tier die Ausstülpung ermöglicht und dem weichen Fuss eine gewisse Haltung gibt. Sie trägt mit anderen Worten zur Plastizität des Körpers bei. Nun lässt sich die schwache Ausbildung dieser Zone bei *Patella* und überhaupt bei den patelloiden

Formen so erklären, dass hier ein Zurückziehen ins Gehäuse, zumindest in so typischer Form, wie bei den aufgewundenen Schnecken, nicht existiert. Höchstens zieht sich das Tier zusammen, wobei natürlich, ebenso wie bei den gewundenen Arten, hauptsächlich die Kolumellarfasern tätig sind. Bei den letzteren entwickeln sich aber einzelne Bündel des Kolumellarmuskels zu Fussretraktoren, was wieder bei den patelloiden Formen nicht der Fall ist.

Der äussere oder periphere Bindegewebskomplex dürfte bei allen Schnecken dieselbe Bedeutung besitzen. Er tritt überall in der Seitenwand des Fusses, gleich unter der Haut, jedoch weniger bezeichnend auch in der Sohle auf und wird infolge seiner schwachen Färbbarkeit auch weisse Zone oder weisse Haut genannt. Vor allem hat die weisse Haut eine raumökonomische Bedeutung. Sie lässt eine Faltung der Haut bei starker Kontraktion der Muskulatur zu, gewinnt aber bei *Patella* im Sohlenrand an Bedeutung, wo sie breiter ist. Der Sohlenrand muss sich nämlich den Unregelmässigkeiten des Felsgrundes, auf welchem das Tier sitzt, genau anpassen, da der Haftfuss durch die Wirkungsweise der Muskulatur entsteht. Dies ist aber nur mit einem weich-plastischen Fussrand möglich. In dieser Zone sind auch die subepithelialen Drüsen untergebracht, die wieder ihrerseits ein bindegewebiges, mit Körperflüssigkeit gefülltes Gewebemilieu erfordern. Histologisch besteht die weisse Haut aus Bindegewebsfasern, welche in ihrer Anordnung keine Regelmässigkeit zeigen, ferner aus schräg, senkrecht oder radiär zum Epithel verlaufenden feinen Muskelfasern, die in der Seitenwand zu den erwähnten Schrägfasern gerechnet werden können, in der Sohle aber dem Kolumellarmuskel angehören. Die weisse Zone ist am stärksten im Vorderfuss entwickelt und hinter ihr zieht das Drüsenband. Einzeln stehende kleine subepitheliale Drüsen liessen sich zerstreut in der ganzen Körperwand nachweisen. Lateral und etwas mehr nach hinten zu folgen auf das Epithel der Sohle hauptsächlich Längsfasern, die sich mit Pikrofuchsin blassrot färben.

Einen funktionell wichtigen Teil des Fusses bildet ferner das venöse Lakunensystem, das einerseits mit den Bindegewebskomplexen, andererseits aber mit dem Muskelkomplex des Fusses in Verbindung tritt. Nahe der Sohle bildet es ein dicht verästeltes Aderwerk, dessen Zweige in einer höheren Schichte allmählich in grössere Zweige übergehen. In der weissen Haut ist das System am stärksten ausgebildet, in der Fussmitte etwas stärker als gegen die Ränder zu; mehr oben liessen sich nur einzelne mehr voluminöse Äste feststellen. Ob das Aderwerk nahe der Sohle eine Eigenwand besitzt, oder nicht, liess sich

nicht genau feststellen. An der Begrenzung der Lücken ist jedenfalls eine dichtere Anordnung der Kerne zu sehen. In Transversalschnitten tritt es schön zum Vorschein, dass die Elemente des Mediopedalis-Muskels nahezu senkrecht zur Sohlenfläche verlaufen und durch Quer-, Längs- und Diagonalfasern in polygonal begrenzte Gruppen geteilt werden. In dieser Zone ist das Geäder lockerer angelegt als in der Zone der Lateropedalis-Fasern, wo das Bild durch die in Transversalschnitten schräggetroffenen Fasern auch sonst viel von seiner Regelmässigkeit verliert. Aus einem mehr oben geführten Schnitt sehen wir, dass die grösseren Lücken durch ein dünnes, sich blassrot färbendes, bindegewebig-faseriges Element mit länglichen Kernen begrenzt sind. Die grössten Lakunen kommen im Vorderfuss, an der Grenze der lockeren Zone und des Drüsenkomplexes vor. Bei *Patella* sind die Lücken jedenfalls kontinuierlicher begrenzt als bei den Pumonaten.

Einen Wasserkanal, der den Gefässen des Fusses Seewasser zuführen soll, über welchen Uexküll bei *Patella* berichtet, oder den Schiemenz (siehe Simroth in Bronn, p. 272) am Propodium von *Natica* in der Form einer Spalte fand, konnte ich nicht feststellen. Uexküll fand an einem frei im Seewasser an einem Haken aufgehängten Tier nach 24 Stunden in der Medianlinie der Fusssohle, nahe ihrem hinteren Ende eine Öffnung, „die in einen Kanal führte, der die gesamte Muskulatur der Sohle durchsetzte". An kompletten Transversal- und Frontalschnittserien konnte ich mich überzeugen, dass das Epithel der Sohle von keiner solchen Spalte unterbrochen ist. An der von Uexküll bezeichneten Stelle existiert in der Mittellinie des Fusses eine ungefähr in vertikaler Richtung aufsteigende grössere Lakune, die aber weder das Sohlenepithel, noch die innere mesodermale Auskleidung der Körperhöhle erreicht. Somit fällt die Annahme einer präformierten Wasseröffnung bei *Patella* weg.

Vertikal aufsteigende Äste des Geäders findet man im oberen Bereich des Kolumellarmuskels, auf beiden Seiten je 5—6 (am besten in Frontalschnitten zu sehen). Diese verzweigen sich besonders reich gegen das obere Ende dieses Muskels und treten mit den Kiemengefässen in Verbindung. Auf Grund einer Beobachtung Wegmanns, nach welcher bei Injektion in den rechten oder linken Stamm der Fussarterien sich stets nur die eine Hälfte des Fusses bis zur Mittellinie anfärbt, nimmt Simroth (in Bronn) an, dass ausser der Absonderung des grossen Eingeweidesinus in eine linke und rechte Hälfte auch den Fuss eine eigene Bindegewebsscheidewand in zwei Hälften teilen soll, die als ein medianes Septum die Fussmuskulatur bis zum Sohlenepithel durchzieht. Eine derartige Scheidewand konnte ich weder in

Transversal-, noch in Frontalschnitten feststellen, sie kann aber auch schon deshalb nicht existieren, da sich in der Mittellinie des Fusses die Fasern des Kolumellarmuskels in einer sehr dichten Masse kreuzen. Demzufolge sind wir gezwungen anzunehmen, dass die von Wegmann experimentell konstatierte Halbierung des Fusses rein physiologischer Natur ist und wahrscheinlich auf die eigenartige Wirkungsweise der Muskulatur zurückzuführen ist. Wir wissen, dass die Regulierung der Flüssigkeitsbewegung, d. h. die An- und Abschwellung gewisser Fussteile bei den Pulmonaten durch sphinkterartige Bindegewebssepten erfolgt, deren Lücken von feinen, die Lücken tangential von mehreren Seiten berührenden Muskelfibrillen umgeben sind. Für die Wahrscheinlichkeit der Annahme, dass die Halbierung des Lückensystems nur funktionell bedingt ist, spricht die Tatsache, dass die Lücken oder Adern sehr oft von nervösen Elementen und Marksträngen verfolgt werden, dass also die Muskulatur in der Umgebung der Lücken innerviert ist. So beobachtete Wegmann bei *Fissurella* (Simroth in Bronn, p. 578), dass das Blut mit den pedalen Marksträngen in den Fuss gelangt. Von den drei Paar Fussarterien zieht das mediane Paar mit den Marksträngen, was auch ich durchaus bestätigen kann.

Fissurella.

In der Sohle von *Fissurella* lassen sich unmittelbar über dem Sohlenepithel alle vier Richtungssysteme der lokomotorischen Muskulatur, also die längsgerichtete, die transversale, d. h. die beiden Fussränder verbindende und die beiden sich unter einem veränderlichen Winkel kreuzenden schrägtransversalen Fasersysteme erkennen. Da aber die Fibrillen etwas feiner sind und auch das Gewebe im ganzen lockerer ist als bei *Patella,* so erscheint hier auch das Gesamtbild des Fusses etwas weniger regelmässig. Auf das Epithel der Sohlenränder folgt eine breite, lockere Zone, die aber wieder viel regelmässiger erscheint als bei *Patella.* Die lockere Zone kommt dadurch zustande, dass durch die Verfilzung der Fasersysteme in der Fussmitte ein dichter „Muskelkern" entsteht, aus welchem radiär auf den Sohlenrand gestellte, feine Fasern ausgehen. Am Aufbau der lockeren Zone nehmen also alle vier Richtungssysteme teil. Daraus folgt, dass gegen die Ränder der mittleren, dicht angelegten Muskelmasse alle Fasern eine mehr oder weniger grosse Richtungsänderung erfahren.

Abgesehen von diesen, an der Peripherie überall regelmässig auftretenden Radialfasern, die also als Endverzweigungen der verschiedenen Muskelsysteme zu betrachten sind, finden wir eine Übereinstim-

mung mit *Patella* darin, dass die Muskulatur an der Grenze der Leibeshöhle am dichtesten angelegt ist; nach aussen zu wird sie immer lockerer und geht dann schliesslich in der Nähe der Haut in die Zone der Radialfasern über. Die Dorsoventralfasern sind auch hier mit zwei sich kreuzenden Schrägtransversalsystemen verflochten, die nach oben zu immer mehr und mehr parallel zur Leibeshöhle verlaufen, d. h. „zirkulär" werden und auch im Kopf als solche erscheinen. Parallel zur Frontalebene verlaufende circularisartige Fasern findet man auch unmittelbar hinter dem Epithel, ähnlich wie bei *Patella.*

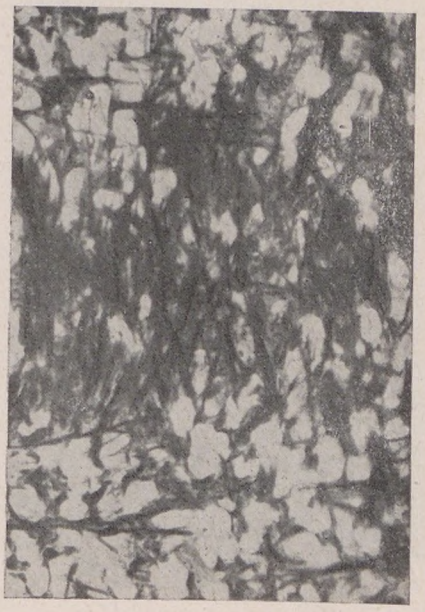
Die Notwendigkeit einer histotechnischen Trennung der muskulären und bindegewebigen Elemente kommt hier deshalb umso eher in Frage, als der Übergang der muskulären Zone in die periphere lockere Zone mehr stufenweise erfolgt, als bei *Patella,* bei welcher beide Zonen auch in situ schärfer abgesondert sind. Im allgemeinen färbt sich die dicht muskuläre innere Schichte der Körperwand mit der Dreifachfärbungsmethode A p á t h ys, oder mit Pikrofuchsin nach H a n s e n leuchtend gelb, während die peripheren lockeren Teile rosafarbig erscheinen. Auch die Abgrenzungen von Hohlräumen in der Körperwand sind rosafarben. Trotzdem ist das färberische Verhalten des Gewebes kaum als typisch zu betrachten, weil es an der Grenze der beiden Zonen in einer Mischfarbe erscheint. Wenn auch ebenfalls nicht ganz scharf, so doch etwas leichter ist die Absonderung der beiden Gewebe bei den Landpulmonaten, bei welchen das Bindegewebe infolge der Lebensweise eine höhere Bedeutung besitzt und Membrane, sowie Septen bildet. Auffallend leicht erscheint aber die Absonderung bei der räuberischen *Daudebardia,* da bei diesen Formen das Bindegewebe nicht mehr diffus verteilt ist, sondern als Hüllgewebe verschiedener Muskeln isoliert auftritt. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich die rosafarbenen fibrillären Elemente der peripheren Zone nur als eine physiologische Abstufung der Muskulatur betrachte, welcher die Anschwellungsfähigkeit (im Sinne J o r d a n s) — da sie locker angelegt ist — in höherem Masse zukommt, als der dicht angelegten Muskelzone selbst.

Haliotis.

Die Fussmuskulatur von *Haliotis* wurde schon von H. J. F l e u r e und V l è s untersucht. F l e u r e fand unter dem Epithel eine Ringsmuskulatur mit Längsfasern und radiär verlaufenden Fasern. Solche Angaben sind, wenn weder die Körperregion, noch die Schnittführung angegeben werden, meines Erachtens wenig brauchbar. Eingehender



3



4



1



2

M. Rotarides: *Zur Mikromorphologie des Fusses der patelloiden Schnecken.*



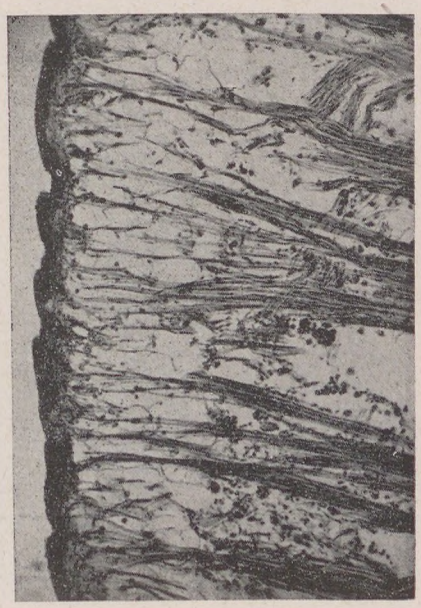
7



8



5



6

M. Rotarides: *Zur Mikromorphologie des Fusses der patelloiden Schnecken.*



9



10

M. Rotarides: *Zur Mikromorphologie des Fusses der patelloiden Schnecken.*

waren die Untersuchungen von Vlès, der im Frontalschnitt ein aus Längs-, Quer- und Schrägfasern gebildetes Rohrstuhlgeflecht fand. Aus Transversalschnitten zeichnete er Transversal- und Dorsoventralfasern, ferner zum Schalenmuskel gehörige Fasern auf. Unter Schalenmuskel (= Spindelmuskel) versteht er allem Anschein nach Schrägfasern, die an der Schale ansetzen, denn sonst ist eine getrennte Behandlung von Dorsoventralfasern und Schalenmuskeln nicht begründet. Die Fasern des Schalenmuskels verbinden bei den patelloiden Formen im allgemeinen die dorsale und ventrale Körperfläche. Trappmann bemerkt, dass nach diesen Angaben die Ringsmuskeln bei *Haliotis* fehlen sollen. Wie aus meinen Schnitten hervorgeht, kann man hier tatsächlich kaum von Circularis-Fasern sprechen. Nur in der muskulären Bekleidung des Eingeweidesackes finden sich circularisartige Fasern. Wir sind umsomehr berechtigt, den Kolumellarmuskel zur Dorsoventralmuskulatur zu rechnen, als der Deckel (das Operkel), zu welchem bei den Prosobranchiern ein Teil dieses Muskels als „Längsmuskulatur" hinzieht, eine ventrale Bildung darstellt, obwohl er „physiologisch" auf der Dorsalseite liegt (Simroth in Bronn, p. 217, Naef I, p. 89). Schwieriger ist es aber, einen Teil der Muskulatur als Circularis zu deuten, wie er etwa bei den Anneliden auftritt. Im *Haliotis*-Fuss gibt es keine Muskeln, die man einwandfrei zum Circularis rechnen könnte. Bei einzelnen Pulmonaten finden sich allerdings Muskeln, die jedoch anders gelagert erscheinen, als bei den Anneliden.

Bei *Haliotis* ist der Spindelmuskel im Verhältnis zur Schale mittelständig. Dieser mächtige Muskel entspricht dem rechten Teil des hufeisenförmigen patelloiden Spindelmuskels. *Haliotis* besitzt aber auch noch ein zweites, kleineres, links von der Leibeshöhle gelegenes Muskelbündel, dessen Fasern von der Schale gleichfalls in den Fuss hinabziehen. Hier zeigt sich aber nach Thiele (Handb. syst. Zool.) das Bestreben der Muskulatur, sich symmetrisch auszubilden. Da der Spindelmuskel von *Haliotis* eine Übergangsstufe zwischen dem normalen und dem patelloiden Schalenmuskel darstellt, erscheint es angebracht zu sein, ihn mit beiden Ausbildungsformen zu vergleichen. Vor allem muss erwähnt werden, dass die Fasern des Spindelmuskels in dorsoventraler Richtung ziehen, aber nicht als parallele, einheitliche Bündel, sondern sich unter einem ziemlich spitzigen Winkel kreuzen. Diese Erscheinung lässt sich z. T. auf die Torsion zurückführen, z. T. weist sie auf einen phylogenetischen Zusammenhang mit den Chitonen hin. Bei *Haliotis* handelt es sich übrigens nicht um eine derart regelmässige Kreuzung wie bei *Chiton*, sondern vielmehr nur um eine Ver-

mengung der Elemente, die durch den veränderlichen Verlauf der parallel zur Transversalebene ziehenden Dorsoventralfasern zustande kommt. Somit erscheint hier das Bild viel weniger regelmässig als bei *Patella*. Jedenfalls treten im oberen Bereich des Kolumellarmuskels Fasern auf, welche mit den Schrägfasern (M. obliqui) von *Chiton* und *Patella* verglichen werden können. Bei Arten mit längerem Kopfstiel verteilt sich die Drehung auf eine längere Strecke und die Kreuzung der Fasern tritt deshalb in den Schnitten weniger deutlich in Erscheinung.

Ungefähr in der Mitte des im Transversalschnitt betrachteten Spindelmuskels wird das Bild infolge der Einmischung von Muskeln verschiedenen Verlaufes ebenfalls dem Rohrstuhlgeflecht ähnlich (Taf. III. Abb. 9). Zwei Schrägfasergruppen verlaufen, nachdem sie sich überkreuzt haben, zu den Epipodien der rechten, bezw. linken Seite. Dann strahlen die Dorsoventralfasern nach allen Richtungen gegen die Sohle aus. Im Verhältnis zur Grösse des Tieres sind die Muskeln im allgemeinen feiner und dünner, ihre Fasern aber dichter angelegt, als bei *Patella*. Transversalfasern treten, auch wenn sie ziemlich dünn sind, gegen die Sohle zu sehr deutlich auf. Die Längsmuskulatur ist neben der medianen Fussarterie am dichtesten und mischt sich sehr stark mit transversal, schrägtransversal und dorsoventral verlaufenden Fasern. Der dichte „Muskelkern" des Fusses ist nahezu dreieckig. Die Basis des Dreiecks zieht parallel zur Fusssohle, seinen oberen Winkel bildet die Stelle, von wo die Fasern gegen die Sohle zu ausstrahlen.

Die weisse Haut besteht vornehmlich aus Radialfasern, die als aufgefaserte Endabschnitte der Transversalmuskulatur zu deuten sind. Im Epipodium kommt es zu einer starken Vermengung der Elemente. Dieser Teil ist im allgemeinen locker und färbt sich nur wenig. In der sehr dünnen muskulären Bekleidung des Eingeweidesackes lässt sich stellenweise in der Fortsetzung des Mantels folgende Anordnung der muskulären Elemente erkennen: 1. Auf die Haut folgt eine Längsmuskelschichte. Sie wird in Transversalschnitten quergetroffen, verläuft also ungefähr parallel zum Gewinde. 2. Die zweite Schichte besteht aus Circularisfasern. 3. Längsmuskeln und 4. eine zweite Circularisschichte. Der Mantelmuskel teilt sich in zwei Bündel, von welchen das mächtigere als äusserer Mantelmuskel unmittelbar unter der Schale verläuft, während sich das kleinere als eine Hülle des Eingeweidesackes um die Spira verfolgen lässt. Diese entspricht der eben unter 2. aufgezählten Schichte.

Die grosse Fussarterie zieht median im Muskelkomplex des Fusses. Sie erscheint spaltenförmig und ihr Lumen ist durch die festanliegende Muskulatur wahrscheinlich regulierbar. An beiden Seiten der Arterie ziehen die beiden Pedalnerven. Weiter gegen die Fussränder zu, jedoch etwas mehr der Sohle genähert, sehen wir eine Reihe von im Querschnitt runden Hohlräumen und Nervenästen. An der Grenze der Hohlräume ist oft eine circuläre Anordnung der Muskulatur feststellbar. Sonst war eine epitheliale Begrenzung der Hohlräume nicht festzustellen. Allerdings liegen die Kerne an der Grenze der Lücken etwas dichter, als in der Umgebung.

Calyptraea.

Bei den Capuliden und Calyptraeiden ist die Schale meistens kappen- oder flach kegelförmig. Der Fuss des ausgewachsenen Tieres ist mithilfe einer Kalklamelle festgewachsen, wir haben es hier also mit vollkommener Sessilität zu tun. Die Kalkplatte ist vielleicht als eine Art Deckelbildung zu betrachten. Die Muskulatur ist sehr locker und einfach. Die Anpassung des Spindelmuskels an die sessile Lebensweise erfolgt hier in einer anderen Weise, als bei *Patella*. Er entspringt in sehr breiter Fläche an der der letzten Gehäusewindung entsprechenden Schalenlamelle. An der flach kegelförmigen Schale von *Calyptraea* sind die Windungen äusserlich nicht mehr erkennbar, während innen die Spira septenartig erscheint. Der Spindelmuskel ist mittelständig, ähnlich wie der mächtige Spindelmuskel von *Haliotis*, aber noch breiter. Das lokomotorische Muskelgeflecht scheint etwas zurückgebildet. Die Diagonaltransversalfasern fehlen, die Transversalfasern sind schwach und nur wenig ausgebildet. Die weitaus grössere Masse bilden die dorsoventral verlaufenden Fasern des Spindelmuskels. Dieser teilt sich unmittelbar am Ursprung in einzelne Bündel, dessen Fasern sich dann fächerartig ausstrahlend bis zum Sohlenepithel verfolgen lassen. Die Längsmuskulatur verläuft oberhalb der Sohle zwischen den Bündeln des Spindelmuskels und ist gut entwickelt. Muskeln, die man als Ringsmuskeln bezeichnen könnte, fand ich bei *Calyptraea* nicht. Der Spindelmuskel ist an seiner rechten Seite stärker ausgebildet.

Von den Bindegewebskomplexen ist sowohl der seitliche, als auch der mittlere stark entwickelt. Der letztere kommt dadurch zustande, dass die Fasern des Spindelmuskels mehr nach den Seitenteilen des Fusses ausstrahlen, wodurch ein lockerer, zentraler „Kern" im Fussgewebe entsteht. Die periphere Zone ist typisch. Es bildet sich hier, ebenso wie bei *Patella* und *Fissurella* ein Fasernetz aus, das aus radiä-

ren und parallel zum Sohlenrand verlaufenden Elementen besteht. Aus entsprechend geführten, gut gelungenen Schnitten ist klar zu ersehen, dass die senkrechten Fasern nichts anderes sind, als Endfasern der Transversalmuskulatur. Eine scharfe färberische Abgrenzung des Bindegewebes liess sich auch hier nicht durchführen. Das „faserige Bindegewebe" schliesst sich so eng an die Muskulatur an, dass es von diesem nicht abzutrennen ist. In der Farbe zeigen sich nur geringe Abstufungen; einzelnstehende feine Fasern sind aber überall heller, als Bündel von solchen. Typisch bindegewebig erscheint dagegen der zentral gelegene lockere Teil des Fusses. Bei Anwendung der Dominici-Färbung nehmen runde bis ovale Elemente eine violettblaue Farbe an. Das sich färbende Plasma ist alveolar bis körnig, ähnlich wie bei den grossen Schleimdrüsen des Mantelrandes der Pulmonaten. Da sich derartige Elemente auch im Mantelrand nachweisen lassen, steht der Gedanke nahe, dass es sich hier um Schleimwege oder schleimführende Kanäle handelt, die vielleicht mit der nicht genügend bekannten Schalenresorption, bezw. mit Neubildungen im Zusammenhang stehen. Kerne konnte ich in diesen Bildungen nicht sehen. Sie besitzen eine sehr dünne Wandung. Es handelt sich hier nicht um Drüsenzellen, da sie mit der Haut keine Verbindung aufweisen. Deshalb können sie auch mit den Kalkkanälen, welche Haller auf dem Fussrücken von *Crucibulum* sah (Simroth in Bronn, p. 258), nicht identifiziert werden. An der Ansatzstelle des Kolumellarmuskels sind die Kerne der Epithelzellen länglich Y-förmig, oder verzweigt.

Nicht weniger interessant ist der Drüsenbelag des Fusses. Der ganze Fuss ist mit Ausnahme der Seitenteile stark drüsig differenziert. Die Sohle wird vollkommen von einem drüsigen Epithel überzogen, das aus birnförmigen Zellen, den sog. Becherzellen, mit basalständigem, der Zellwand angepresstem Kern besteht. Unter ihnen münden kleine subepitheliale Drüsen mit rundem Zellkörper, dünnem Ausführungsgang und mittelständigem Kern auf die Sohlenfläche. In der Vordersohle sind sie häufiger. Diese Drüsen bilden vorn, rechts und links neben der sog. Randdrüse und auf deren Innenseite je eine kleine Anhäufung, wodurch sie den bei den Pulmonaten beschriebenen Paketdrüssen ähnlich werden. Sie stellen eine sogen. diffuse Sohlendrüse dar und ihre Anhäufungen sind mit der „Sohlendrüse" identisch (Simroth in Bronn, p. 259 u. 262). Zum Schlusse ist noch die polsterartige Randdrüse zu nennen, die aus einem Komplex dicht liegender Zellen mit dünner Zellwand und mittelständigem Kern besteht. Sie mündet neben der Sohlendrüse in eine kleine Hautfalte. Bei der

letzteren hören die Becherzellen auf, die Epithelzellen werden zylindrisch, indifferent und besitzen längliche Kerne. Kleinere Becherzellen finden sich auch noch am Sohlenrand, unterhalb der Randdrüse. Das Zilienkleid überzieht gleichmässig die ganze Sohle und ist nur dort unterbrochen, wo die Sohlenhaut in das Plattenepithel der Körperseiten übergeht. Es zeigt einen Cuticularsaum, der gestreift ist und noch einen zweiten, der durch basalkörnchenartige Verdickungen der einzelnen Zilien zustande kommt. Die Zilien sind länger als bei den Docoglossen. Die Becherzellen stehen so dicht nebeneinander, dass es ausgeschlossen ist, dass die Bewimperung ausschliesslich den spärlich auftretenden Deckzellen zugeschrieben werden könnte (vergl. Simroth in Bronn, p. 250). Aus meinen Präparaten kann ich dies nicht sicher feststellen, da ich zur Untersuchung der Muskulatur hauptsächlich dicke Schnitte anfertigte. Wozu bei *Calyptraea*, deren Sohle mit einer Kalklamelle überzogen ist, die Zilien dienen sollen, bleibt dahingestellt. Das Zilienkleid und die stark drüsige Natur der Sohle dürfte vielleicht mit der Brutgewohnheit dieser Schnecke (Brehm, I. Bd. 1925, nach Milne-Edwards, p. 440) in Zusammenhang stehen; wir kennen aber die Biologie von *Calyptraea* noch viel zu wenig, um dies auf Grund von Schnittpräparaten allein entscheiden zu können. So viel ist sicher, dass die stark drüsige Natur des Fusses von *Calyptraea* ein bindegewebiges, locker gebautes Gewebemilieau („Hinterland") bedingt, in welchem Zusammenhang wir besonders bei den Pulmonaten wiederholt schöne Beispiele finden.

Acroloxus und Ancylus.

Bei den zu den Süsswasser-Pulmonaten gehörenden Ancyliden lässt sich die Trennung der lokomotorischen Muskulatur vom Spindelmuskel ebenfalls leichter durchführen, als bei den gewundenen Arten. Die Fasern dieser beiden Systeme vermischen sich gegen die Sohle zu. Der Spindelmuskel umgibt den Eingeweidesack von allen Seiten und verläuft nahezu senkrecht zur Sohlenfläche, oder richtiger parallel zur Transversalebene, da die besonders für *Patella* sehr bezeichnende Kreuzung der Fasern in der Fussmitte, unterhalb des Eingeweidesackes auch hier auftritt (Taf. I. Abb. 3—4). Seine Hauptmasse fällt auf den Vorderkörper; am breitesten ist er neben den Subintestinal- (Fuss-) Ganglien. Kaudalwärts verschmälert er sich, bildet aber an der Grenze des Eingeweidesackes oder des inneren Organkomplexes überall eine kontinuierliche Masse. Die einzelnen Muskeln splittern sich auch unter der Rückenhaut auf, bezw. die bei der Insertion noch

aus feinen Fibrillen bestehende Muskulatur vereinigt sich neben dem Eingeweidesack zu grösseren Bündeln, welche sich dann gegen die Sohle zu wieder auffassern. Auch die Epithelzellen lassen bei der Insertion eine Längsstreifung erkennen; sie sind aber an der Innenseite von einer kontinuierlichen Membran (Basalmembran) begrenzt. Die Fibrillen ziehen durch diese Membran hindurch und verschwinden dann in der Nähe des Kerns. Durch die Kreuzung gelangen die Fasern der rechten Seite zur linken Fusssohle und die der linken Seite zur rechten. Die in feinste Fibrillen aufgelösten fächerartig divergierenden Muskeln lassen sich bis zur Sohlenhaut verfolgen. Eine Längsstreifung der Zellen, so wie bei der Rückenhaut, liess sich hier nicht nachweisen. Ein Teil der Dorsoventralfasern gelangt ohne Kreuzung direkt zur entsprechenden Sohlenhälfte, ähnlich wie bei *Patella*. Die Kreuzung, ferner aber auch der Umstand, dass sich nicht alle Fasern des Spindelmuskels überkreuzen, bildet einen weiteren Beweis dafür, dass patelloide Formen direkt von spiralig gewundenen abzuleiten sind. Durch das Herabsinken der Eingeweidemasse erfährt der Muskel eine Zweiteilung und wird stark nach den Seiten des Tieres abgedrängt, während die Endfasern ihre ursprüngliche Lage beibehalten haben. Ganz ähnlich dürfte sich die Überkreuzung der Fasern bei jenen Formen vollziehen, die im Begriffe sind, sich zu „patellisieren", wie z. B. bei den *Radix-Arten* (Taf. II. Abb. 5) und wohl auch bei vielen Nacktschnecken. Bei letzteren sind aber die sich kreuzenden Fasern anderen Ursprunges (Tab. II, Abb. 7). Die in den seitlichen Körperwänden auftretende Kreuzung der Fasern des Spindelmuskels ist aber als eine Folge der Drehung zu betrachten. Sie tritt nicht überall so deutlich auf, wie die Kreuzung in der mittleren Fussregion. Dieser Umstand ist vielleicht durch die mehr oder weniger grossen Abstufungen der Patellisierung zu erklären. Kaudalwärts weichen die Fasern des Spindelmuskels etwas von der Transversalebene ab und ziehen in schräg-ventraler Richtung zur Sohle.

Der Mantelmuskel entspringt an beiden Seiten des Spindelmuskels. Anfänglich bildet er ein einheitliches Bündel, zieht aber dann divergierend zum Mantelwulst. Am oberen Teil des Mantels dringen kleine Manteldrüsen durch die Fasern des sehr dichten Mantelmuskels, die entweder zum Schlüpfrigmachen der Haut (gegen Reibungen durch die Schale) oder zur Bildung neuer Schalenschichten (Dickenwachstum) dienen.

Von der lokomotorischen Muskulatur sind die transversalen und longitudinalen Systeme zu nennen, während die diagonal-transversal verlaufenden Fasern wenig deutlich hervortreten. Die Mehrzahl der Transversalfasern verläuft sehr nahe zur Sohlenhaut.

Als drittes Muskelsystem ist die Körperwand-Muskulatur zu betrachten. Infolge des einfachen Aufbaues des Ancyliden-Organismus und der leichten Verfolgbarkeit der Fasersysteme lassen sich die drei Körperregionen — der Rücken mit dem Ansatz des Kolumellar- und des Mantel-Muskels, die seitlichen Körperwände, sowie die Sohle — sowohl morphologisch, als auch funktionell scharf trennen. Diese Teile werden aber auch durch die Beschaffenheit der Haut und durch die Ausbildung der subepithelialen Drüsen besser charakterisiert, als bei anderen Formen. Somit erscheint eine getrennte Behandlung der den Körperseiten angehörenden „Körperwandmuskulatur" begründet, deren Hauptmasse unmittelbar unter der Haut von mehr oder weniger parallel zur Frontalebene verlaufenden Circularfasern gebildet wird. Dieser „Ringmuskelschichte" entspricht das bei anderen Arten bereits angeführte faserige Bindegewebe, welches gleichfalls circularis-artig unmittelbar auf das Epithel der Fusssseite folgt. Im Beispiel der Ancyliden liegt uns ein Beweis dafür vor, dass diese Elemente im allgemeinen zwischen Muskulatur und Bindegewebe zu stellen sind. Während nämlich diese Circularis-Schichte bei *Patella* und *Fissurella* infolge ihrer geringen Färbbarkeit zur sogen. weissen Haut gerechnet werden kann, färben sich bei den Ancyliden die hier auch sonst stärkeren und dichter angelegten Fasern intensiver. Kaudalwärts, wo sich der Komplex des Kolumellarmuskels verschmälert, vermischen sich die Elemente der Ringmuskelschichte mit den Fasern des Spindelmuskels. Es sondern sich auch Schrägfasern ab, welche den Spindelmuskel besonders gegen das Kaudalende zu in einzelne Gruppen teilen, wodurch das Bild den bei *Patella* beschriebenen Verhältnissen ähnlich wird.

Obwohl der Spindelmuskel basal, d. h. bei seinem Ansatz sehr mächtig ist, zeigen die übrigen Teile einen sehr lockeren Bau. Die mittlere Bindegewebszone tritt infolge der Faserkreuzung auch hier stark zurück. Am lockersten ist der Fussrand, wo die Abgrenzung der Bindegewebszellen verschwommen erscheint. Der sehr lockere Mantel zeigt grosse Lücken. Blasenzellen finden sich hauptsächlich an beiden Seiten der Faserkreuzung, aber auch zwischen den einzelnen Fasern, im kaudalen Teil des Spindelmuskels.

Vergleich der patelloiden Schnecken mit spiralig gewundenen Formen.

Die Muskulatur der patelloiden Schnecken lässt sich ebenso, wie die der spiralig gewundenen Formen in drei Gruppen teilen: 1. Kolumellarmuskel, 2. lokomotorische Muskulatur und 3. Körpermuskulatur (übrige Muskulatur). Es ist nicht ratsam, diese Elemente regional

zu behandeln. Das Ziel ist nämlich, die einzelnen Gruppen nach ihrer Zugehörigkeit (Ursprung) und Aufgabe zu betrachten. Eine regionale Behandlung des durch die Mischung dieser drei Muskelgruppen entstandenen mikromorphologischen Bildes wird wenig Klarheit in den Fragenkomplex bringen. Die einzelnen Systeme müssen unbedingt getrennt behandelt werden. Bei einem Vergleich von Formen mit verschiedener Schalenform scheint es aber angebracht zu sein, die einzelnen Muskelsysteme nach den drei Hauptrichtungen des Raumes zu analysieren, da vom Gesichtspunkte der gestellten Frage und der Funktion das Wesentliche die Richtung der Fasern und nicht das regional abwechselnde Verflechtungsbild ist. Auf der Richtung beruht nämlich die plastische Fähigkeit des Weichkörpers. Bei einer derartigen Betrachtung lassen wir die Eigenmuskulatur des Pharynx ausser Acht. Wichtig ist die Feststellung, ob die einzelnen Fasergruppen senkrecht, parallel oder schief zur Frontal-, Transversal- und Sagittalebene verlaufen. (Frontalebene ist die Schnittführung parallel zur Fusssohle. Transversalebene ist der Querschnitt durch den Fuss, Sagittalebene ist der Schnitt parallel zur Längsachse des Tieres). Da wir aber sowohl den Ursprung, als auch die Funktion und den Verlauf der einzelnen Elemente klarlegen wollen, so lässt sich eine bestimmte Muskelgruppe nicht immer mit demselben Namen nennen. Dies ist besonders bei den einzelnen Teilen des Spindelmuskels der Fall. Ich führe deshalb die einzelnen Ausdrücke im folgenden an:

Kolumellar- oder Spindelmuskel = Vertikalmuskulatur der patelloiden Schnecken (Teile des Spindelmuskels, welche nahezu parallel zur Transversalebene verlaufen). M. lateropedialis + M. mediopedalis der Chitonen (Sampson) = Schalenmuskel (Uexküll) = System der Rückziehmuskeln (M. retractor zum Teil) = Haftmuskulatur der patelloiden Gastropoden und der Chitonen. Der Ausdruck Kolumellarmuskel ist rein anatomisch, während sich die übrigen Ausdrücke z. T. auf die Lage (den Verlauf) und auf die Funktion beziehen.

Die von mir als Kolumellarmuskel betrachtete Haftmuskulatur der patelloiden Schnecken nennt Hubendick, ebenfalls ganz allgemein mit dem Namen Schalenadduktor und bemerkt, dass dieser in Gruppen mit patelloider Schale gewöhnlich sehr stark entwickelt ist. Nach Hubendick (p. 92) scheint der Schalenadduktor der Patelliformia (Siphonariidae und Gadiniidae, Ordnung Basommatophora) sich durch eine akzessorische Hypertrophie gewisser Teile des Hautmuskelsackes entwickelt zu haben, analog dem Kolumellarmuskel. „Nur ein gewisser Teil des Schalenadduktors der Patelliformia dürfte dem

Columellarmuskel homolog sein, der übrige Teil ist ihm analog." Zu dieser Auffassung kann ich nicht Stellung nehmen, da mein Manuskript im Druck stand, als die schöne Arbeit Hubendicks in meine Hände gelangte. Ich arbeitete an einem für histologische Zwecke vorbereiteten Material. Aus Schnittpräparaten kann ich aber nicht entscheiden, von welchen Muskeln man die Haftmuskulatur der patelloiden Schnekken ableiten kann, da diese Frage sich nur an ontogenetischem Material erforschen lässt.

Während die lokomotorische Muskulatur im Grundprinzip bei allen Gastropoden in der gleichen Weise ausgebildet, bezw. verteilt ist, lassen sich in der Ausbildung und Lagerung der Körpermuskulatur (Eigenmuskulatur der Körperwände) und des Spindelmuskels weitgehende Unterschiede feststellen. Die Körpermuskulatur scheint nach den einzelnen systematischen Gruppen gewisse Unterschiede aufzuweisen. Vor allem wird sie durch die verschiedene Ausbildung der Hautdrüsen und des Bindegewebes beeinflusst. Die grössten Abweichungen zeigt aber der Spindelmuskel selbst. Sie sind z. T. phylogenetisch bedingt, z. T. aber jüngere Erwerbungen und lassen sich aus der Schalenform und der Lage des Eingeweidekomplexes ableiten. So ist der Spindelmuskel der Stylommatophoren als weitgehend differenzierter Retraktor wirksam, der in einzelne, scharf gesonderte Muskelbündel zerfällt, während er bei den übrigen Gruppen mehr diffus verteilt erscheint. Bei den patelloiden Prosobranchiern und Basommatophoren ist der Spindelmuskel als Haftmuskulatur ausgebildet. Nur der vordere Fussretraktor zeigt bei den Prosobranchiern und bei den Pulmonaten Übereinstimmungen, da er bei den untersuchten Arten fast überall mehr diffus erscheint, d. h. strahlenartig verteilt ist. Die patelloiden Schnecken bilden aber auch in dieser Hinsicht eine Ausnahme; bei ihnen ist nämlich der „Fussretraktor" verschwunden und es kann angenommen werden, dass die Fasern dieser Gruppe in die Masse der Haftmuskulatur eingeschmolzen sind. Ebenso fehlt bei diesen Formen, zumindest in einer typischen Ausbildung, der hintere „Fussretraktor", während er bei den spiralig gewundenen Prosobranchiern, ferner bei manchen Basommatophoren (wie *Amphibola,* nach Hubendick) als Operkelmuskel auftritt und bei den Stylommatophoren ebenfalls eine ziemlich einheitliche und selbständige Muskelgruppe darstellt. Die Frage der Umwandlung des Spindelmuskels einzelner abgeleiteter Formen, wie Nacktschnecken, Raublungenschnecken (*Daudebardia*) und überhaupt von Formen mit stark reduzierter Schale scheint weniger mikromorphologischer als histologischer Natur zu sein. Bei diesen Formen ist nämlich nicht nur die Lagerung und die Verteilung, son-

dern auch die eigenartige zytologische, bezw. histologische Ausbildung der einzelnen Fasern wichtig. So besitzen die Daudebardien sehr dicke Fibrillen, die sich vom faserigen Bindegewebe stets gut unterscheiden lassen, während die feinen Muskelfasern der Limaciden und Arioniden Übergänge zum Bindegewebe aufweisen und wahrscheinlich in höherem Masse anschwellungsfähig sind. Interessant ist es, dass *Acroloxus lacustris,* die eine patelloide Schale und Körperform aufweist, sehr starke Muskelfibrillen zeigt, die besonders für die in den Körperseiten stark zusammengedrängten Muskelbündeln bezeichend sind.

Wichtig ist nun die Frage, welchen Platz die Muskulatur während des Ablaufes des Patellisationsvorganges einnimmt. Patellismus ist nur für Wasserschnecken bezeichnend, die in der Uferzone, bezw. in der Gezeitenzone leben; bei Landschnecken ist er nicht bekannt. Die Ursache der Patellisierung kann aber eine verschiedene sein und der Vorgang selbst weist verschiedene Abstufungen auf. Unter den Ursachen spielt nämlich auch der Parasitismus eine Rolle. Die Art *Thyca corrugata* Stearns lebt ektoparasitisch auf Seesternen und besitzt einen nahezu patelloiden Bau. Ähnliche Formen sind aber auch bei den am Land lebenden Ektoparasiten (aber nicht bei Landschnecken) bekannt. Die Ursache der Patellisierung ist immer der Umstand, dass eine gewisse Art zu einer anderen, spezialisierten Lebensart gezwungen wird. Infolgedessen ändert sich zuerst das Verhalten des Tieres, dann die Schalenform und parallel damit geht dann auch die Umbildung des Organismus, z. B. die Verlagerung einzelner Organe und des inneren Organkomplexes vonstatten. Diese Reihenfolge der Vorgänge ist ein besonderes Merkmal der Schnecken und der ausserordentlich grossen Plastizität ihres Weichkörpers zuzuschreiben. Tiere, die ein härteres Integument und weniger lockeres Körperwandgewebe besitzen, das zugleich auch in geringerem Masse anschwellungsfähig ist, können ihre Form nicht derart plastisch ändern, wie die Schnecken. Selbst die Schalenform, welche systematisch sehr charakteristisch ist, scheint bei den abgeleiteten Formen ebenfalls eine sekundäre Erwerbung zu sein. Sie ändert sich parallel mit der plastischen Änderungsfähigkeit der schalenbildenden Körperregion. Schnecken des Wassers und insbesondere der Uferzone werden oft aus verschiedenen Gründen zur Einschränkung der Bewegung gezwungen, sei es Gefahr von Verletzungen, durch das bewegte Wasser bedingt, Verhinderung der Bewegung durch reiche Pflanzenwelt, Beeinflussung durch Entoparasiten, oder Gefahr des Austrocknens. Immerhin ist es wichtig, dass die Änderung der Körperform der Schnecken immer zuerst regulatorisch (phänotypisch) und dann erst organisatorisch (genotypisch) eintritt. Wenn sich eine

Schnecke bewegt, so leistet sie zugleich dem sich ebenfalls bewegenden Wasser einen Widerstand. Wird die entgegengesetzte Kraft des Wassers grösser, so wird das Tier gezwungen, seine vorteilhafte Lage (Nahrung, Weideplatz!) auf irgendeine Weise zu schützen. Es muss sich am Felsgrund festsaugen oder festwachsen und benötigt hiezu einen Fuss mit breit elliptischem bis kreisförmigem Umfang, der ähnlich einer Haftscheibe wirken kann. Diesem Schritt des Umwandlungsprozesses folgt nun ein weiterer. Während die phylogenetisch erworbene Lokomotionsfähigkeit im allgemeinen erhalten bleibt, wird die Rückziehmuskulatur zu Haftmuskeln umgebildet. Dies erfolgt in der Weise, dass der Spindelmuskel (Rückziehmuskel des Tieres) parallel mit der Einsenkung (Verschiebung nach vorne) des Eingeweidekomplexes immer mehr und mehr einen zur Transversalebene parallelen Verlauf nimmt, d. h. also, dass dieser Muskel zugleich von seiner schrägen Lage immer mehr und mehr zur Vertikalmuskulatur wird. Dass aber die Dorsoventralmuskulatur der patelloiden Schnecken trotzdem nicht senkrecht zur Fusssohle verläuft, kann ausser durch raumökonomische Gründe hauptsächlich durch die Funktionsmechanik erklärt werden.

Unterstützt wird dieser Gedankengang durch die verschiedenen Abstufungen des Patellismus, welche auch in der Ausbildung der Muskulatur Ausdruck finden. Den Vorgang der Patellisierung können wir am besten verfolgen, wenn wir die zum Patellismus neigende *Radix*-Gruppe des Genus *Limnaea* betrachten. Die Spindel ist hier verkürzt und der letzte Umgang gross und aufgeblasen. Im Vergleich zu den schlankeren Arten des Genus *Limnaea* entspringt der Spindelmuskel auf breiter Fläche. Je fortgeschrittener der Patellismus ist, umso breiter ist auch der Ursprung des Spindelmuskels, so z. B. bei *Haliotis,* wo er durch die Senkung des inneren Organkomplexes eine Zweiteilung erleidet. Bei *Calyptraea* entspringt der Spindelmuskel an einer sehr breiten Fläche vom Schalenseptum, wobei er seinen einheitlichen Aufbau beibehalten zu haben scheint. Sehr vollkommen ist der Patellismus bei *Patella* und bei den Ancyliden. Bei beiden Formen ist der Organkomplex nach vorn herabgerückt, wodurch der Spindelmuskel in zwei Hälften geteilt ist. Als drittes Element kommt noch die interessante Erscheinung hinzu, dass patelloide Schnecken zur symmetrischen Ausbildung, bezw. Lagerung gewisser Organteile, vor allem der Muskulatur neigen. Bei Formen, welche sich noch auf einer Vorstufe der Patellisierung befinden, z. B. *Haliotis,* ist

die symmetrische Ausbildung des Kolumellarmuskels nur angedeutet, während bei *Patella* und den Ancyliden die bilaterale Symmetrie dieses Organs eine höhere Stufe erreicht. Wichtige Merkmale der Patellisierung sind also das Verschwinden der Schalenwindungen, die Abflachung und Symmetrie der Schale, eine Sohle mit breit elliptischem Umriss und die Halbierung des Spindelmuskels durch Herabsenkung des Organkomplexes. Alle diese Umwandlungen müssen parallel erfolgt sein; je mehr also die Schale zum bilateral symmetrischen Bau neigt und abgeflacht wird, umso mehr sinkt auch der Organkomplex nach vorn in den Fusskomplex hinunter und gleichzeitig damit erreicht auch die nach links verschobene Partie des Spindelmuskels immer mehr die Stärke der rechten.

Bezüglich der Funktion des zur Haftmuskulatur umgebildeten Spindelmuskels sei bemerkt, dass dieser Muskel durch die Patellisierung eine wesentliche Verkürzung erlitten hätte, wenn nicht eine andere Erscheinung in den Vordergrund getreten wäre. Bei einer Schnecke mit gedrungener Gestalt und kurzem Fuss muss nämlich auch der Kolumellarmuskel kurz sein; zum Zustandekommen der Saugwirkung der Haftscheibe ist jedoch eine bestimmte Länge der Fibrillen nötig. Dies wird nun dadurch erreicht, dass beiderseits je eine Gruppe von Haftmuskeln zwar in der Transversalebene verbleibt, sich aber sehr schief anordnet, wodurch es dann unterhalb des Eingeweidekomplexes in der Fussmitte zu einer Überkreuzung kommt (siehe Taf. I, Abb. 1—4, aber auch Taf. II, Abb. 5). Da diese Kreuzung bei den patelloiden Formen sehr stark ausgeprägt ist, wird die ursprüngliche Lage der Fibrillen während des Umbildungsvorganges beibehalten. Die Kreuzung der Fasern erfolgt bei den einzelnen Arten unter verschiedenem Winkel. Bei den Chitonen und bei *Patella* verlaufen sie in starkem Winkel zur Fusssohle, während sie bei anderen Formen mehr vertikal gestellt sind. Eine ähnliche Kreuzung, bezw. Neigung zur Kreuzung sehen wir bei der Circularis-Muskulatur von *Helix pomatia* (Trappmann, Fig. 25, auf S. 539). Überhaupt ist die Kreuzung gewisser Fasergruppen für alle Schnecken charakteristisch. So kreuzen sich die schräg diagonalen Fasern der Limaciden ebenfalls in der Fussmitte unterhalb des Eingeweidesackes; die feinsten Fibrillen verlaufen dann gegen die lateralen Partien der Fusssohle, auf welchen keine lokomotorischen Wellen zu beobachten sind. Es ist anzunehmen, dass diese Fasern den entsprechenden Fasern der Patellen ähnlich wirken, also ebenfalls zum Festhaften dienen.

Erwähnenswert ist nun noch das allgemeine Habitusbild (der Umriss) des gesamten Kolumellarmuskels der patelloiden Schnecken.

Wenn man von Fasern anderer Muskelgruppen und überhaupt von Verfilzungen absieht, so erscheinen die beiderseitigen Spindelmuskeln als zwei Stützen, oder als zwei mächtige, in der Mitte aber schlanke Säulen, die ideale Form für das Zustandekommen der Saugwirkung. Die mittlere Einschnürung der Muskulatur kommt dadurch zustande, dass der beim Ursprung von der Schale noch aus locker angelegten Elementarfasern, d. h. aus lose hinziehenden Fibrillen bestehende Muskel (siehe bei *Radix auricularia,* Taf. III, Abb. 6) in der seitlichen Körperwand immer mehr und mehr zusammengepresst wird, wodurch er ungefähr in seiner Mitte bereits sehr dicht bündelartig erscheint, um sich dann gegen die Sohle zu immer mehr und mehr aufzufasern. Diese Auffaserung der Bündel gegen die Haut kommt übrigens fast allen Muskeln zu, nur ist sie bei retraktorartig wirkenden Muskeln weniger ausgeprägt.

Zum Schlusse sei noch auf eine interessante, allerdings schon längst bekannte Regelmässigkeit der Muskulatur hingewiesen, nämlich auf eine charakteristische Verfilzungsform, auf welcher sicher die Plastizität des Weichkörpers beruht. Die Muskulatur der Körperwand und des Fusses erscheint fast überall rohrstuhlgeflechtartig, d. h. sie ist mehr oder weniger regelmässig gitterartig. Das Rohrstuhlgeflecht als eine gewisse Regelmässigkeit der Verfilzung verschiedenartiger Fasern beruht auf dem Umstand, dass diese Fasern immer in einer bestimmten Richtung verlaufen. Anfangs erkennt man diese Lagerung und Anordnung der Fibrillen nicht immer, doch wird sie später durch genaue Orientierungen in verschieden geführten Schnitten fast immer klar. Besonders schön tritt das Rohrstuhlgeflecht gegen die Sohle zu in Frontalschnitten auf; aber auch in Transversal- und Längsschnitten erkennt man oft diese Verfilzungsform (siehe Taf. II, Abb. 8, und Taf. III, Abb. 9—10), nur sind nicht immer alle Fasersysteme (Richtungssysteme) gleich stark ausgebildet. So ist in der mittleren Muskelmasse des Fusses von *Haliotis* (Transversalschnitt) ein ziemlich regelmässiges Filzwerk zu sehen. Im Längsschnitt aus dem Schwanzteil von *Murex* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, nur sind hier die längsziehenden, kräftigen Bündel des Operkelmuskels vorherrschend. Weiterhin handelt es sich bei dem Zustandekommen des Verfilzungsbildes darum, ob die Muskulatur locker oder dicht angelegt ist, ferner ob die einzelnen Richtungssysteme bündelbildend sind, oder „detailliert" erscheinen. Sind nicht Systeme von Elementarfasern, sondern schwächere oder stärkere Bündel verschiedener Richtung miteinander verflochten, so wird das Bild stellenweise tatsächlich dem der Anneliden ähnlich. Der Hauptunterschied zwischen den beiden Formen der Mus-

kulatur liegt eben in dem Umstand, dass im Schneckenkörper verschiedene Richtungssysteme gemischt und verflochten sind, während es bei den Anneliden nicht zu einer Mischung der einzelnen Muskelsysteme kommt. Für die Anneliden ist das segmentweise Wirken der Muskulatur charakteristisch, während die detaillierte, aus verschiedenen Richtungssystemen zusammengesetzte Körpermuskulatur der Schnecken plastisch wirksam ist. Nun haben die patelloiden Schnecken, da bei ihnen die stark ausgebildete Haftmuskulatur einen sehr grossen Raum einnimmt, die ideale allgemeine Form der Schneckenmuskulatur aufgeben müssen. Rohrstuhlgeflechtartiges Geflecht tritt bei diesen Formen nur gegen die Sohle zu (in Frontalschnitten) auf. Die plastisch wirkende Muskulatur der Schnecken hat sich hauptsächlich zu einer Haftscheibenmuskulatur umgewandelt. Ebenso tritt die mittlere Bindegewebszone infolge der sich kreuzenden Muskelfasern unter dem Organkomplex stark in den Hintergrund. Das Zurückziehen ins Gehäuse, bezw. das Zusammenziehen des Kopffusses spielt hier eine unwesentliche Rolle, da die napfförmige Schale dem sitzenden, sich festhaftenden Tier auch ohnedies einen genügenden Schutz gewährt. Ein spongiöses, zusammenpressbares Gewebssystem in der mittleren Region des Fusses ist hauptsächlich für Landschnecken und unter diesen vor allem für die spiralig gewundenen Arten bezeichnend.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—III.

1. *Patella coerulea* Lam. Die Kreuzung der Fasern des Kolumellarmuskels beider Seiten unter dem Eingeweidesack. Transversalschnitt (Querschnitt durch den Fuss). Schnittdicke 15 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Eisenhämatoxylin und Erythrosin. Vergr. ungef. 200fach.

2. *Patella coerulea* Lam. Abschnittsweise Kontraktion der Haftmuskulatur (Lateropedalis-Fasern des Kolumellarmuskels in der Seitenregion des Fusses, gegen die Sohle zu). Die Kontraktion ist durch stärkere Färbbarkeit erkenntlich. Darunter einzelne Blutlakunen im Querschnitt. Transversalschnitt (Querschnitt durch den Fuss). Schnittdicke 15 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Eisenhämatoxylin und Erythrosin. Vergr. ungef. 200fach.

3. *Acroloxus lacustris* L. Die Kreuzung der Fasern in der zentralen Region des Fusskomplexes, unterhalb des Eingeweidesackes (Mediopedalis-Fasern des Kolumellarmuskels). Transversalschnitt (Querschnitt durch den Fuss) in der Höhe des Radulapolsters. Schnittdicke

15 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Eisenhämatoxylin und Erythrosin. Vergr. ungef. 250fach.

4. *Ancylus fluviatilis* Müll. Die Kreuzung der Fasern in der vorderen Fussregion, in der Höhe der Subintestinalganglien. Frontalschnitt (parallel zur Fusssohle geführter Schnitt). Das Bild entspricht der in Abb. 3 dargestellten Faserkreuzung, nur ist hier die Schnittrichtung eine andere. Schnittdicke 10 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Eisenhämatoxylin und Erythrosin. Vergr. ungef. 250fach.

5. *Radix ovata* Drap. Transversalschnitt (Querschnitt durch den Fuss) in der Region der Subintestinalganglien. Die den vorderen Teil des Eingeweidesackes umhüllenden Fasern des Kolumellarmuskels divergieren im zentralen Teil des Fusses und neigen zur Kreuzung. Schnittdicke 20 μ. Betäubung mit Chloralhydrat, Zenkersche Flüssigkeit, Hämalaun und Eosin. Vergr. ungef. 150fach.

6. *Radix auricularia* L. Schnitt durch die obere Region des Kolumellarmuskels, bei seinem Ursprung auf der Spindel. Das Bündel löst sich nahe der Haut in einzelne Fibrillen auf. Zwischen den Endfasern sind unmittelbar unter der Haut Blasenzellen zu sehen. Schnittdicke 15 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Hämalaun und Eosin. Vergr. ungef. 100fach.

7. *Limax flavus* L. Junges Tier. Kreuzung der Circularis - (?) Fasern unterhalb des Eingeweidesackes, in der Schwanzregion. Transversalschnitt (Querschnitt durch den Fuss). Schnittdicke 20 μ. Formalin + Salpetersäure, Eisenhämatoxylin. Verg. ungef. 200fach.

8. *Arion circumscriptus* Johnst. Fasernetz, bestehend aus zwei sich kreuzenden Schrägtransversalsystemen im Seitenteil des Fusses. Transversalschnitt (Querschnitt) durch die vordere Körperregion. Schnittdicke 10 μ. Flemmingsche Flüssigkeit, Mallorysche Färbung. Vergr. ungef. 150fach.

9. *Haliotis tuberculata* L. (Tier von 2 cm Breite). Beinahe typisches Rohrstuhlgeflecht im Transversalschnitt aus der mittleren Körperregion. Schnittdicke 25 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Hämalaun und Erythrosin. Vergr. ungef. 200fach.

10. *Murex brandaris* L. (Halbwüchsiges Tier). Längsschnitt durch die Schwanzregion des Fusses, in der Nähe des Operkels. Der Operkelmuskel (dem Spindelmuskel zugehörig) ist längsgeschnitten, kräftige Bündel von Transversalfasern quergetroffen, ferner schrägtransversale Fasern schräg getroffen (stark gefärbt). Das Gesamtbild erinnert auch hier an das Rohrstuhlgeflecht, nur sind die Längsfasern vorherrschend. Schnittdicke 20 μ. Bouinsche Flüssigkeit, Eisenhämatoxylin und Erythrosin. Vergr. ungef. 200fach.

Literatur:

Eine Aufzählung der wichtigsten Literatur der Lokomotionsfrage der Schnecken enthält meine Arbeit aus dem Jahre 1936: „Die morphologischen Grundlagen der Lokomotion der Schnecken".

Baecker, R.: Die Mikromorphologie von Helix pomatia und einigen anderen Stylommatophoren. Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. *29*, 1932.

Biedermann, W.: Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. 1. Die lokomotorischen Wellen der Schneckensohle. Pflügers Arch. *107*, 1905. — 2. Die Innervation der Schneckensohle. ibid. *111*, 1906.

Boettger, C. R.: Die Standortsmodifikationen der Wasserschnecke Radix auricularia. Helios (Frankfurt a. d. O.) *30*, 1930.

Bohn, G.: Les ondes musculaires, respiratoires et locomotrices chez les Annelides et les Mollusques. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris *8*, 1902.

Bonse, H.: Ein Beitrag zum Problem der Schneckenbewegung. Zool. Jahrb. Physiol. *54*, 1935.

Buddenbrock, W.: Fortbewegung auf dem Lande bei Wirbellosen. Handb. d. norm. u. pathol. Physiologie *15*, I. Hälfte, Korrel. I. 1.

Car, L.: Über den Mechanismus der Lokomotion der Pulmonaten. Biol. Zentralbl. *17*, 1897.

Carlson, H. J.: The physiology of locomotion in Gastropods. Biol. Bull. *8*, 1905.

Crozier, W. J.: Concerning laws of locomotion in Gastropods. Anat. Rec. *24*, 1923.

Fleure, H. J.: Zur Anatomie und Phylogenie von Haliotis tuberculata. Jenaische Z. Naturwiss. *39*, 1904.

Herfs, A.: Studien über die Verteilung und die ökologische Bedeutung des Flimmerepithels auf der Haut unserer Land- und Süsswassergastropoden. Verh. Naturhist. Ver. preuss. Rheinlande u. Westfalens, *82*, 1925.

Hoffmann, H.: Pulmonata in Bronn's Klass. u. Ordn. des Tierreichs. Leipzig, 1925. Siehe bei Simroth.

Hubendick, B.: Phylogenie und Tiergeographie der Siphonariidae. Zur Kenntnis der Phylogenie in der Ordnung Basommatophora und des Ursprungs der Pulmonatengruppe. Zoologiska Bidrag f. Uppsala *24*, 1945.

Jordan, H.: The physiology of locomotion in Gastropods. A reply to A. J. Carlson. Biol. Bull. *9*, 1905.

„ Der Tonus glatter Muskeln bei Wirbellosen (hohlorganartigen) Tieren. Arch. Néerl. Physiol. *7*, 1922.

Krumbach, Th.: Napfschnecken in der Gezeitenzone und der Brandungszone der Karstküste. Zool. Anz. *49*, 1917.

Künkel, K.: Zur Locomotion unserer Nacktschnecken. Zool. Anz. *26*, 1903.

Merton, H.: Studien über Flimmerbewegung, Arch. ges. Physiol. *198*, 1923.

Naef, A.: Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 1. u. 2. Teil, Ergebn. Zool. 3, 1911—1913. 3. Teil, ibid. 6, 1924:

Parker, G. H.: The mechanism of locomotion in Gastropods. Journ. Morph. *22*, 1911.

Robert, R.: Remarques sur la progression des Rhipidoglosses. Bull. Soc. Zool. Frances *32*, 1907.

„ Seconde note sur la progression des Gastropodes. Bull. Soc. Zool. France *33*, 1908.

Röchling, E.: Der Columellarmuskel von Helix pomatia und seine Beziehungen zur Schale. Z. wiss. Zool. *111*, 1922.

Rotardes, M.: Beiträge zur anatomisch-physiologischen Erklärung der Schnekkenbewegung, Állatt. Közlem. *26*, 1929. (Ungarisch, deutsche Zusammenfassung.)

„ Beiträge zur Kenntnis der Körperwandstruktur und deren ökologischen Bedeutung bei einigen Landlungenschnecken. Arb. Ung. Biol. Forschungsinst. *4*, 1931. (Ungarisch, deutsche Zusammenfassung.)

„ Der histologische Aufbau des Prosobranchier-Fusses. Állatt. Közlem. *30*, 1933. (Ungarisch, deutsche Zusammenfassung.)

„ Ökologische Charakterisierung der sesshaften (sessilen) Wasserschnecken auf Grund histologischer Untersuchungen an den Ancyliden. M. Tud. Akad. Mat. és Természettud. Ért. *51*, 1934. (Ungarisch, deutsche Zusammenfassung.)

„ Zum Formproblem des Schneckenfusses. Zool. Anz. *108*, 1934.

„ Die morphologischen Grundlagen der Lokomotion der Schnecken. M. Tud. Akad. Mat. és Természettud. Ért. *55*, 1936. (Ungarisch, deutsche Zusammenfassung.)

„ Zur Kenntnis der Fussmuskulatur von Nassa mutabilis L. (Gastr. Prosobr.) Ann. Hist.-Nat. Mus. Hung. *34*, 1941, Pars Zool.

Sampson, L. V.: The musculature of Chiton. Journ. of Morph. *11*, 1895.

Simroth, H.: Die Tätigkeit der willkürlichen Muskulatur der Landschnecken. Z. wiss. Zool. *30*, 1878. Suppl.

„ Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle von Limax cinereoniger Wolf. Z. wiss. Zool. *32*, 1878.

„ Über das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Progr. d. Realschule II. Ord. zu Leipzig, 1882.

„ Über die Bewegung und das Bewegungsorgan des Cyclostoma elegans und der einheimischen Schnecken überhaupt. Z. wiss. Zool. *36*, 1882.

„ Amphineura und Scaphopoda in Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, Leipzig, 1892—1894.

„ Gastropoda Prosobranchia in Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, Leipzig, 1896—1907.

„ Pulmonata. Lungenschnecken in Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, Leipzig, 1908—1914, fortgesetzt von H. Hoffmann, 1925, ab p. 737.

„ Quelques remarques sur la locomotion des Gastéropodes. Bull. Soc. Zool. France *35*, 1910.

„ Untersuchungen an marinen Gastropoden. Pigment. Lokomotion. Phylogenetisches. Arch. Entwicklungsmech. *39*, 1914.

Simroth, H. u. Grimpe, G.: Weichtiere (Mollusca) in Brehms Tierleben. Vierter Neudruck der vierten Auflage, 1925. Niedere Tiere (Bd. 1) p. 388—619.

Sterki, V.: Some notes on the lokomotive disk of Stylommatophora. Nautilus, *22*, 1908.

Ten Cate, Y.: Quelques recherches sur la locomotion des Limaces. Arch. Néerl. Physiol. *8*, 1923.

Thiele, J.: Mollusca — Weichtiere in Kükenthals Handb. d. Zool. 5. Bd. Berlin u. Leipzig, 1925.

„ Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena, 1929—1931.

Trappmann, W.: Die Muskulatur von Helix pomatia L. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Locomotion unserer einheimischen Pulmonaten. Z. wiss. Zool. *115*, 1916.

Uexküll, J.: Zur Physiologie der Patellen. Z. vergl. Physiol. *2*, 1925.

Vlès, F.: Remarques divers sur la reptation des Gastéropodes. Bull. Soc. Zool. France *31*, 1906, et ibid. *33*, 1908.

„ Sur les ondes pédieuses des Mollusques reptateurs. C. R. Acad. Sci. Paris *145*, 1907.

„ Observations sur la locomotion d'Otina otis. Remarques sur la progression des Gastéropodes. Bull. Soc. Zool. France *38*, 1913.

Vlès, F. et Dubois, R.: Locomotion des Gastéropodes. C. R. Acad. Sci. Paris *144*, 1907.

„ Sur la reptation des Fissurelles. Bull. Soc. Zool. France *32*, 1907.

Weber, H.: Über arhythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchiern. Z. „ vergl. Physiol. *2*, 1925.

„ Über die Umdrehreflexe einiger Prosobranchier des Golfes von Neapel. Ein Beitrag zur Bewegungsphysiologie und Reflexbiologie der Gasteropoden. Z. vergl. Physiol. *3*, 1926.

„ Der Darm von Dolium galea L. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung, unter Berücksichtigung der Tritonium-Arten. Z. Morphol. u. Ökol. d. Tiere *8*, 1927.

Felelös kiadó: Tasnádi Kubacska András.
Bethlen-nyomda Rt. — Műszaki igazgató: Lombár László.

Annales
Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici
Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 2, p. 37—52.
Redigit: V. Székessy.

SIEBENTE MITTEILUNG ÜBER WASSERMILBEN (HYDRACHNELLAE) AUS UNTERIRDISCHEN GEWÄSSERN DES KARPATENBECKENS.

Von L. Szalay (Budapest).

(Mit 7 Abbildungen im Text.)

Die unterirdischen Gewässer des Karpatenbeckens beherbergen, wie die Sammelergebnisse des Herrn Dr. P. A. Chappuis erkennen lassen, eine sehr interessante Wassermilbenfauna. Aus dieser Milbenfauna wurden in einigen früheren Mitteilungen von mir schon mehrere neue Formen bekannt gemacht.[1] In der vorliegenden Mitteilung gebe ich die Beschreibung weiterer neuer Formen, nebst der Bearbeitung

1 Szalay, L.: Die erste Wassermilbe (Hydrachnellae) aus unterirdischen Gewässern in Ungarn. Zool. Anz., 142, 1943, p. 45—51. 5 Abb.

— — Eine neue subterran lebende Wassermilbe (Hydrachnellae, Acari) aus Ungarn. Fragm. Faun. Hung., 6, 1943, p. 58—63, 7 Abb.

— — Eine neue Art aus der Gattung Lethaxona Viets (Hydrachnellae, Acari). Fol. Entomol. Hung., 8, 1943, p. 61—67, 7 Abb.

— — Hungarohydracarus subterraneus n. gen., n. sp., eine neue Süsswassermilbe (Hydrachnellae) aus unterirdischen Gewässern in Ungarn. Ann. Mus. Nat. Hung., 36, 1943, Pars Zool. p. 43—46, Taf. II.

— — Weitere Süsswassermilben (Hydrachnellae, Acari) aus unterirdischen Gewässern in Ungarn. Fragm. Faun. Hung. 7, 1944, p. 33—39. 3 Abb.

— — Eine neue Art der Gattung Frontipodopsis Walt. (Hydrachnellae, Acari) aus unterirdischen Gewässern des Karpatenbeckens. Fragm. Faun. Hung. 8, 1945, p. 1—5. 3 Abb.

M. T. AKADÉMIA KÖNYVTÁRA

jener Süsswassermilben, welche Herr Dr. J. Balogh ebenfalls aus unterirdischen Gewässern erbeutet hatte und mir zur Untersuchung in dankenswerter Weise übergab. Die neue *Kongsbergia*-Formen wurden von P. A. Chappuis, die neue *Mideopsis*- und einige andere Formen von J. Balogh gefunden.

Kongsbergia clypeata n. sp.

Diese Form ist der von Motas aus Frankreich beschriebenen *Kongsbergia Walteri*[2] sehr ähnlich, unterscheidet sich aber von dieser Art in mehreren Merkmalen, besonders Grösse, Gestalt, usw., so dass ich meine Form als selbständige Art auffassen möchte.

Männchen. Grösse und Gestalt. Der dorsal 270 μ lange und 160 μ breite, ventral aber 310 μ lange Körper ist wesentlich kleiner als jener der Vergleichsform, welche nach Motas ventral 0.338 mm misst und deren maximale Breite 0.234 mm beträgt. Ein anderes Männchen, welches mir zur Verfügung stand, ist 266—165—305 μ gross. Der flache Körper ist von oben gesehen im allgemeinen langelliptisch. Der vordere Körperteil, richtiger die Stirngegend ist aber schildförmig verbreitert (78 μ) und springt ein wenig (28 μ) vor (daher der Artname). Der seitliche Rand des Schildes erscheint durch verschiedene Erhebungen wellig. Das Hinterende des Körpers, bzw. die Hinterrandsmitte des Rückenpanzers ist dagegen medial sehr leicht eingebuchtet. Im Vergleich zu *K. Walteri* ist *K. clypeata* schlanker; namentlich die Vorderpartie des Körpers ist mehr ausgezogen und die hinteren Seitenränder sind etwas mehr abgeschrägt.

Die Farbe ist einheitlich gelblichbraun.

Augen vorhanden. Die kleinen, schwarzen Pigmentkörper eines Seitenauges sind mehr oder weniger deutlich voneinander getrennt. Der Augenabstand beträgt 30 μ.

Panzer. Das Chitin des Rücken- und Bauchpanzers ist grob porös. Die Poren sind glattrandig. Am Rückenpanzer sind rechts und links leicht wellige Längsrunzeln zu erkennen; das vordere Drittel des Rückenpanzers zeigt ausserdem auf beiden Seiten einige schräg ziehende Hautlinien (Abb. 1 a).

Das Maxillarorgan ist 70 (80)[3] μ lang.

[2] Motas, C.: Contribution à la Connaissance des Hydracariens francais particulièrement du Sud-Est de la France. Trav. Lab. Hydrobiol. et Piscic. Univ. Grenoble, **20**, 1928, p. 1—373 (243—250).

[3] Alle folgenden Angaben in Klammern beziehen sich auf die Art *K. Walteri*.

Die Maxillarpalpen entsprechen im allgemeinen Bau denen der Vergleichsart, zeigen jedoch Sondermerkmale; vor allem ist die Maxillarpalpe kürzer und stämmiger als bei *K. Walteri*. Ausmasse der Glieder an der Streckseite (in μ): I. = 16 (21), II. = 49 (68), III. = 32 (26), IV. = 65 (70), V. = 36 (32). Am kräftigsten ist das zweite Glied entwickelt, es beträgt dorsoventral (ohne die Beugeseitenhöcker) 52 (57) μ. Die Randlinie des P. I ist an der Streckseite stark konkav, an der Beugeseite stark konvex. Dieses Glied trägt dorsal eine verhältnismässig starke und lange Borste. Die Streckseite des P. II ist mit vier Borsten versehen; gleich hinter der Mitte der Beugeseite dieses Gliedes stehen hintereinander zwei ungleich grosse, zwei-

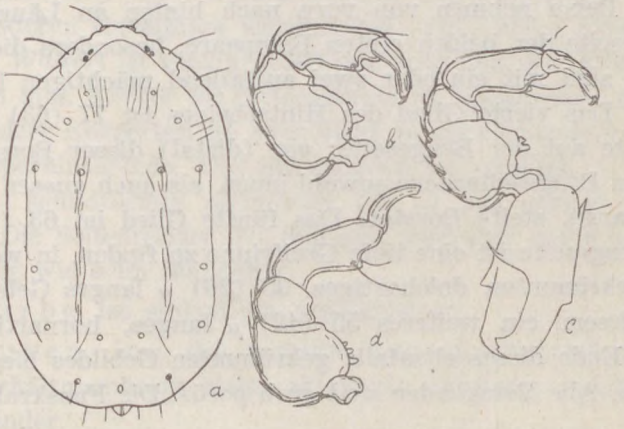


Abb. 1. *Kongsbergia clypeata* n. sp. ♂. *a* = Rückenseite, *b*, *c* = Maxillarorgan und die beiden Maxillarpalpen, *d* = Maxillarpalpe (aussenseits) eines anderen Exemplares.

spitzige Höcker (Abb. 1 b, c). Bei einem anderen Exemplare erheben sich an derselben Stelle drei kegelförmige Höcker (Abb. 1 d), als deutlicher Beweis, dass Form, Grösse, Zahl der Höcker und anderer Gebilde an der Beugeseite des P. II ziemlich variabel sind. P. IV ist verhältnismässig kurz, im distalen Drittel der Beugeseite mit innen abgerundetem, aussen mehr spitzigem, deutlichem Höcker, auf dem die beiden Tasthaare inserieren. Das Endglied endet mit einer kleinen, gekrümmten Klaue.

Die Epimeren sind zu einer mit dem Bauchpanzer verwachsenen Gruppe verschmolzen. Die Maxillarbucht ist 60 (86) μ tief. Die Epimeren ragen über den Stirnrand vor. Die Epimeralnähte sind in ihren lateralen Stücken genug deutlich sichtbar. Die Ansatzstellen

der drei ersten Beinpaare befinden sich auf der Dorsalseite der überragenden Epimerenenden, die Beinlöcher der Endbeine liegen dagegen unter kurzen Epimeralecken. Der Bauchpanzer bedeckt die ventrale Fläche seitlich bis auf einen schmalen Saum und hinten fast vollständig. Die hintere Mittelpartie des Bauchpanzers ragt in Form eines kurzen, kegelförmigen Vorsprunges über den Körperhinterrand vor.

Die Beine, insbesondere die Hinterbeine sind sehr kräftig entwickelt, am schwächsten ist das dritte Beinpaar. Die Beine sind aber nicht nur stämmig, sondern hauptsächlich die Hinterbeine auch verhältnismässig lang. Die Beinlänge beträgt (in μ): 1. = 222 (0.307 mm), 2. = 230 (0.315 mm), 3. = 272 (0.328 mm), 4. = 393 (0.420 mm). Die Beine nehmen von vorn nach hinten an Länge zu. 2.—5. Gliedbeugeseite der beiden ersten Beinpaare, besonders die des 4. und 5. Gliedes, sind mit ein oder zwei auffallend mächtigen Dolchborsten bewaffnet. Das vierte Glied des Hinterbeines ist 77 (63) μ lang, mit einer Borste auf der Beugeseite; vor (distal) dieser Borste sitzen an der distalen Beugeseitenecke sowohl innen, als auch aussen je zwei verschieden lange, steife Borsten. Das fünfte Glied ist 63 (73) μ lang; auf der Beugeseite ist eine tiefe Greifrinne zu finden, in welcher proximal ein gekrümmtes, dolchartiges, 35 (26) μ langes Gebilde und vor (distal) diesem ein weiteres 55 (42) μ langes, hornartiges Gebilde sitzt. Das Ende dieses ebenfalls gekrümmten Gebildes biegt ein wenig nach unten. Alle Beinglieder sind grob porös. Die Fusskrallen sind mit

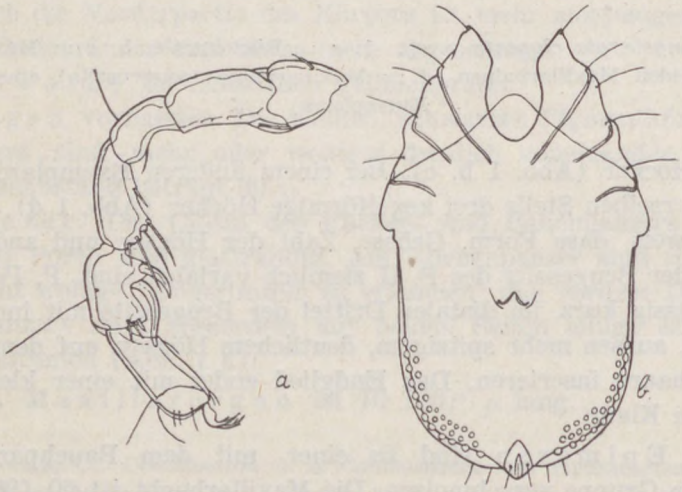


Abb. 2. *Kongsbergia clypeata* n. sp. ♂. *a* = linkes Hinterbein (innenseits), *b* = Bauchseite.

einem inneren und einem äusseren Nebenzahn, sowie einem blattartig verbreiterten Stiel versehen (Abb. 2 a).

Die Genitalöffnung liegt auf der kegelig ausgezogenen Hinterrandmitte der hinteren Bauchmitte, begleitet von zwei Borsten. Die Genitalnäpfe sind jederseits, meist am hinteren Seitenrande in zwei-drei Reihen angeordnet; ihre Zahl beträgt 25—30 (Abb. 2 b).

Der Exkretionsporus öffnet sich auf dem Rückenpanzer, nahe seiner Hinterrandmitte.

Weibchen. Grösse und Gestalt. Das Tierchen ist dorsal 280 μ lang und 175 μ breit. Ventral wurden 320 μ als Länge gemessen. Bei einem anderen Exemplare wurden 286—180—319 μ Grössenmasse gefunden. *K. Walteri* ist ventral 0.366 mm lang und ihre grösste Breite beträgt 0.256 mm. Körper im Seitenumriss im allgemeinen spindelförmig. Der vordere Körperteil ist aber nicht so gleichmässig kegelförmig wie das Körperhinterende. Die Stirngegend ist nämlich — wie beim Männchen — schildförmig verbreitert (82 μ) und springt ein wenig (30 μ) vor. Die Seitenränder des Schildes sind aber mehr gerade und nicht so wellig wie beim Männchen.

Die Farbe ist einheitlich gelblichbraun.

Die Augen, bzw. das doppelte Augenpigment ist auch beim Weibchen verhältnismässig klein; sie liegen in einem Abstande von 32 μ voneinander.

Panzer. Rücken- und Bauchpanzer gröber porös als beim Männchen; die Poren sind fein punktiert. Am Rückenpanzer sind auch beim Weibchen die Längsrunzeln und schräg verlaufenden Hautlinien gut sichtbar (Abb. 3 a).

Das Maxillarorgan (Abb. 3 b) ist 82 (83) μ lang.

Die Mandibel ist (mit Klaue) 98 μ lang (0.1 mm) und dorsoventral etwa 12 μ hoch. Die Länge der etwas gekrümmten Klaue beträgt 24 μ (Abb. 3 c).

Die Maxillarpalpen sind ebenso stämmig wie beim Männchen. Die dorsalen Gliedlängen betragen (in μ): I. = 20 (20), II. = 49 (57), III. = 24 (22), IV. = 53 (68), V. = 32 (29). P. II ist dorsoventral (ohne Zapfen) 35 (42) μ hoch. Ausser dem zweispitzigen Zapfen sitzen an der Beugeseite des P. II noch etwa drei weitere warzenartige Hügelchen (Abb. 3 d, e). Bei einem anderen Exmplare sind an der gleichen Stelle drei kleine, kegelförmige Höcker zu sehen (Abb. 3 f). Die Streckseite ist mit vier ziemlich kräftigen Borsten versehen.

Die Tastborsten des vierten Gliedes inserieren fast auf gleicher Gliedhöhe; die äussere ist lang, die innere übertrifft sogar das Gliedende an Länge.

Die Epimeren bilden auch hier eine einheitliche, mit dem Bauchpanzer verschmolzene Gruppe. Die seitlichen Trennungsnähte der Epimeren sind in der üblichen Weise ausgebildet. Eine Einbuchtung oder ein kegelförmiger Vorsprung am Hinterrande des Bauchpanzers fehlt. Die Ansatzstellen der Beine wie beim Männchen. Die Maxillarbucht ist 65 (81) μ tief.

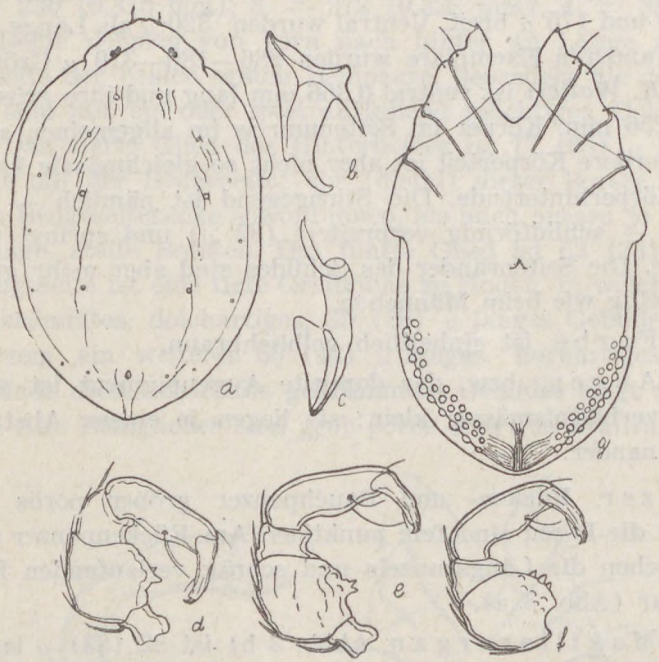


Abb. 3. *Kongsbergia clypeata* n. sp. ♀. *a* = Rückenseite, *b* = Maxillarorgan eines anderen Exemplares, *c* = Mandibel eines anderen Exemplares, *d*, *e* = die beiden Maxillarpalpen; *f* = Maxillarpalpe (innenseits) eines anderen Exemplares, *g* = Bauchseite.

Die Beine sind nicht so kräftig gebaut wie beim Männchen. Der Borstenbesatz der drei ersten Beine ist ähnlich wie beim Männchen, die Dolchborsten der Gliedbeugeseiten sind jedoch wesentlich schwächer. Das Hinterbein ist am kräftigsten entwickelt. Die Beinlänge beträgt (in μ): 1. = 212 (0.265 mm), 2. = 223 (0.286 mm), 3. = 240 (0.310 mm), 4. = 319 (0.395 mm). Die Fusskrallen sind dreizinkig.

Das Genitalgebiet liegt am hinteren Teile der Bauchseite. Zahl und Anordnung der Genitalnäpfe im allgemeinen wie beim Männchen. Das Lefzenfeld ist liniiert (Abb. 3 g).

Der Exkretionsporus befindet sich auf dem Rückenpanzer.

Fundort: Hidegszamos (Kom. Kolozs), aus dem Grundwasser des Flusses Szamos, 4. VIII. 1942, 1 ♀; im Grundwasser des Dragán-Tales (Kom. Bihar), 6. IX. 1942, 1 ♀; aus dem Grundwasser des Körös-Tales bei der Einmündung des Dragán-Baches (Kom. Bihar), 27. IX. 1942, 1 ♂, 1 ♀, 1 Exuvium eines ♂. Diese Exemplare wurden von Dr. P. A. Chappuis gesammelt. — Im Grundwasser des Jád-Tales (Kom. Bihar), 2. XI. 1942, 1 Exuvium eines ♀. Leg. Dr. J. Balogh.

Kongsbergia alata n. sp.

Männchen. Grösse und Gestalt. Der Körper ist dorsal 340 μ lang und 230 μ breit; die ventrale Länge zwischen dem Vorderende der ersten Epimeren und der Hinterrandmitte des Körpers beträgt 393 μ. Der Seitenumriss des sonst flachen Körpers ist, dorsal gesehen, im allgemeinen kurz spindelförmig, die vorderen Seitenränder sind jedoch etwas weniger zugespitzt als das hintere Körperende. Der Stirnrand springt mit den Höckern der antenniformen Borsten und Drüsenporen als leicht wulstig überragende Partie etwas über die Randlinie vor.

Die Farbe des Tieres ist wahrscheinlich bräunlich.

Die Augen sind ziemlich klein, sie liegen in einem Abstande von 76 μ voneinander. Auch die Pigmentkörper sind klein.

Panzer. Das Chitin des Rücken- und Bauchpanzers ist porös; die Poren der Rückenmitte sind feiner als jene der übrigen Panzerteile. Die Hinterrandmitte des Rückenpanzers ist eingekerbt. Die feinen, bogigen Hautlinien sind an beiden Seiten und am Rande der hinteren Panzerhälfte genug gut zu erkennen (Abb. 4 a).

Die Maxillarpalpen sind infolge des schlanken P. IV verhältnismässig lang. Die einzelnen Glieder betragen an der Streckseite (in μ): I. = 24, II. = 82, III. = 32, IV. = 115, V. = 28. Dorsoventrale Höhe des P. II ohne Zapfen 58 μ. Die Palpen sind charakterisiert durch die beiden grossen, hornartigen Fortsätze am Proximalende des P. II, von welchen der proximale länger ist (22 μ) als der distale (12 μ) und innen an der Basis einen kürzeren Zapfen, etwas höher einen Höcker trägt. Am inneren Basalteil des distalen hornartigen

Fortsatzes ist noch ein kleiner Zapfen zu finden. Die Beugeseite dieses Gliedes sonst mit groben, niedrigen, wulstigen, bezw. warzenartigen Erhebungen versehen. Am P. IV ist der Rand der Beugeseite unterhalb (proximal) der Randmitte leicht konvex ausgebaucht. Die beiden Beugeseitenhärchen, von welchen das proximale länger ist, sitzen oberhalb (distal) der Gliedrandmitte. Auch P. V ist verhältnismässig schlank. Der Haarbesatz des Tasters ist recht spärlich. Das Chitin von P. II und III ist grob porös (Abb. 4 b).

Die Epimeren bilden eine einheitliche, mit dem Bauchpanzer verschmolzene Gruppe. Die Maxillarbucht ist 90 μ tief und in der

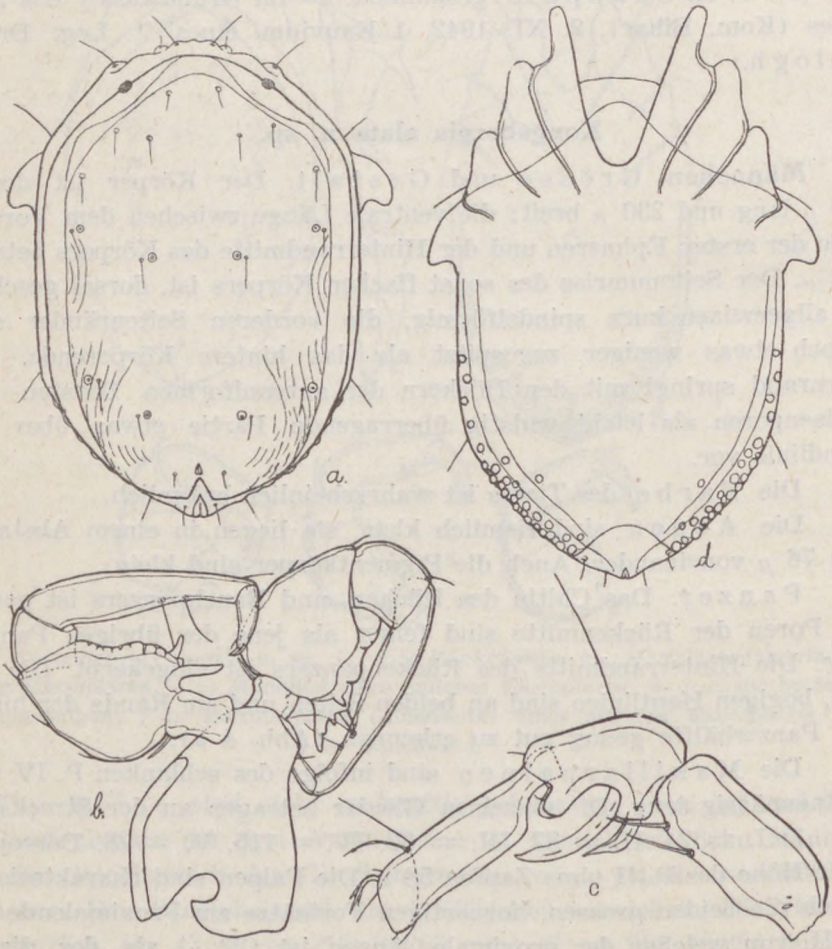


Abb. 4. *Kongsbergia alata* n. sp. ♂. *a* = Rückenseite, *b* = Maxillarpalpen, *c* = Endglieder des Hinterbeines, *d* = Bauchseite.

Mitte etwa 65 μ breit. Die Epimeralnähte sind in ihren lateralen Stükken mehr oder minder deutlich erkennbar. Während die Beinlöcher der drei ersten Beinpaare sich auf der Dorsalseite der überragenden Epimerenenden befinden, liegen die des vierten Beinpaares am Seitenrand des Körpers und sind von einer 40 μ langen und 24 μ breiten, flügelartigen Chitinerweiterung (daher der Artname) der vierten Hüftplatten bedeckt (Abb. 4 d).

Die Beine nehmen von vorn nach hinten an Länge zu. Ihre Länge beträgt an der Streckseite ohne Krallen (in μ): 1. = 358, 2. = 391, 3. = 430, 4. = 506. Die drei ersten Paare sind verhältnismässig dünn und schlank. Die einzelnen Glieder tragen dorsal, ventral und an der distalen Gliedenden mehr oder weniger starke, zum Teil gefiederte Borsten, von welchen die kräftigsten und längsten in der Mitte oder etwas davor (distal), vereinzelt oder paarweise auf den Beugeseiten des 2., 3., 4. und 5. Gliedes sitzen. Am dritten und fünften Glied ist ausserdem dorsal je ein langes, feines Haar zu bemerken. Das Hinterbein ist besonders stark, bezw. stämmig entwickelt. Das 73 μ lange fünfte Glied dieses Beines ist an der Beugeseite medial stark konkav. Aus dem proximalen Grunde dieser Greifrinne springt ein mächtiges krummsäbelförmiges, 57 μ langes Chitingebilde vor, hinter diesem (proximal) sitzt noch ein fast gleich breites, aber viel kürzeres (20 μ), ebenfalls gekrümmtes, dolchförmiges Chitingebilde. Auf der Dorsalseite des fünften (fast medial) und des Endgliedes (fast distal) sitzt je ein feines, langes Haar, welches so wie die erwähnten langen Haare der drei ersten Beinpaare wahrscheinlich mit den Trichobothrien anderer Cheliceratengruppen verwandt ist. Die Fusskrallen aller Beine sind dreizinkig (Abb. 4 c).

Das Genitalorgan zeigt jederseits am Seitenrande des Bauchpanzers mehrere, in 2—3 Reihen angeordnete Genitalnäpfe. Die Genitalöffnung liegt terminal am Körperhinterende, aber so, dass die grössere Partie der Öffnung auf die Dorsalseite fällt.

Der Exkretionsporus öffnet sich dorsal, gleich vor dem medial eingebuchteten Hinterende des Rückenpanzers.

Weibchen. Das Tierchen ist dorsal 360 μ lang und 262 μ breit; die ventrale Länge beträgt 409 μ. Der Körper ist an der Hinterrandmitte schwach gekerbt. Im Bau des Rückenpanzers zeigen sich keine wesentlichen Unterschiede.

Die Maxillarpalpen sind gegenüber denen des Männchens schlanker. Die Länge der Glieder beträgt an der Streckseite (in μ): I. = 32, II. = 73, III. = 32, IV. = 115, V. = 28. Die grösste dorso-

ventrale Höhe des P. II ist 60 μ. Die Beugeseite dieses Gliedes ist proximal stark buckelig; auf diesem Buckel sitzen einige (3—4) kleinere Höcker oder Spitzen (Abb. 5 a).

Die Beine sind im allgemeinen wie beim Männchen gebaut und mit Haaren und Borsten fast gleich versehen. Das vierte Bein ist aber natürlich sexuell nicht differenziert.

Die Genitalnäpfe liegen in der üblichen Weise am Seitenrande des Bauchpanzers und sind zum Teil auch etwas auf die Fläche der Bauchseite gerückt, stehen aber hinten in breiterer Zone als vorn. Das Lefzenfeld ist liniiert und dorsal, sowie ventral durch eine Aus-

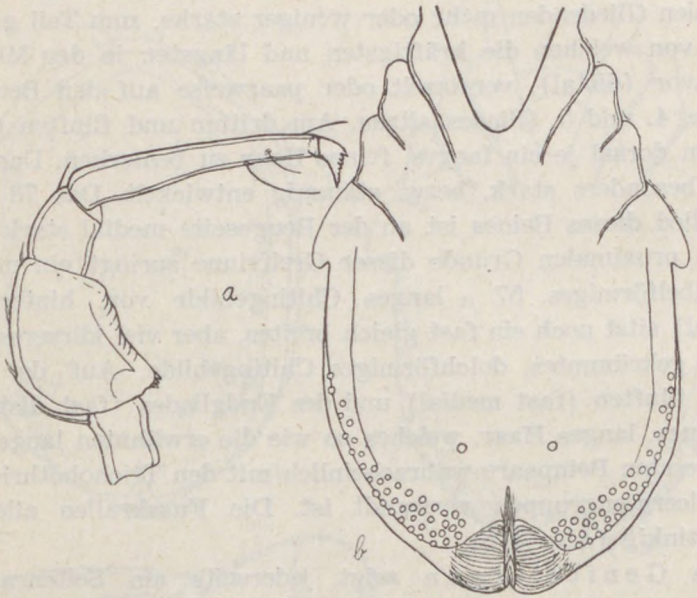


Abb. 5. *Kongsbergia alata* n. sp. ♀. *a* = Maxillarpalpe, *b* = Bauchseite.

kerbung des Chitinpanzers begrenzt (Abb. 5 b). Das einzige ellipsenförmige Ei misst 131 : 82 μ, bei einem anderen Exemplar 164 : 98 μ.

Der Exkretionsporus liegt dorsal.

Fundort: Jádremete (Kom. Bihar), aus dem Grundwasser des Jád-Baches, 1. VIII. 1942, 1 ♂, 3 ♀; Hidegszamos (Kom. Kolozs), im Grundwasser des Flusses Szamos, 4. VIII. 1942, 1 ♀; 26. VIII. 1942, 1 ♀; aus dem Grundwasser des Dragán-Tales (Kom. Bihar), 6. IX. 1942, 1 ♂; im Grundwasser des Kőrös-Tales bei der Einmündung des Dragán-Baches (Kom. Bihar), 27. IX. 1942, 1 ♀. Alle Exemplare wurden von Dr. P. A. Chappuis gesammelt.

Kongsbergia bombifrons n. sp.

Weibchen. Grösse und Gestalt. Die Länge des einzigen bisher gefangenen Weibchens beträgt dorsal 330 μ, die Breite 213 μ, die Ventrallänge 377 μ. Die Stirnmitte ist auf kurzer Strecke wulstartig über die Körperrandlinie hinaus verlängert (daher der Artname); zu beiden Seiten dieses Wulstes entspringt je ein Drüsenhöcker; sonst ist der Stirnrand jederseits abgedacht. Körper im seitlichen Umriss etwa elliptisch, aber vorn an den Schulterecken etwas breiter als hinten, wo er durch die Abflachung der Seitenränder etwas verjüngt erscheint.

Die Farbe des Chitins ist wahrscheinlich bräunlichgelb.

Augen vorhanden; ihre schwarzen Pigmentkörper sind 90 μ voneinander entfernt.

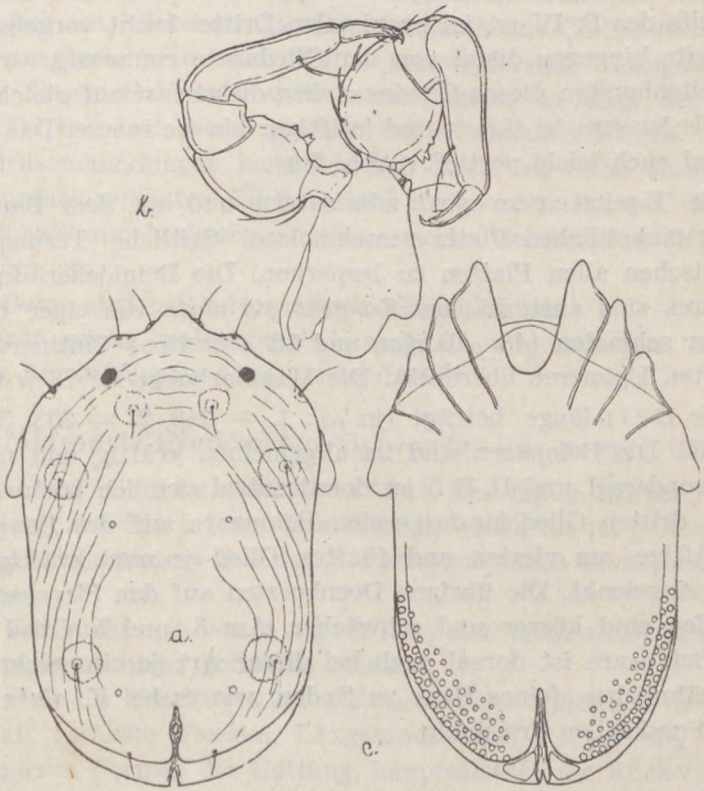


Abb. 6. *Kongsbergia bombifrons* n. sp. ♀, *a* = Rückenseite, *b* = Maxillarorgan mit Maxillarpalpen, *c* = Bauchseite.

Panzer. Rücken- und Bauchpanzer grob porös; sie reichen nicht bis an den Hinterrand des Körpers und die Hinterrandmitte der beiden Panzer ist genug tief eingekerbt, wodurch seitlich und hinten sowohl dorsal, als auch ventral ein Streifen glatter Haut unbedeckt bleibt. Eine Liniierung der Haut konnte ich nämlich hier nicht bemerken. Die Seiten des Rückenpanzers zeigen deutliche Runzeln (Abb. 6 a).

Das Maxillarorgan ist 82 μ lang.

Die Länge der Streckseiten der Maxillarpalpenglieder beträgt (in μ): I. = 24, II. = 57, III. = 32, IV. = 82, V. = 35. Dorsoventrale Höhe des P. II 49 μ. P. I trägt dorsal eine Borste. Auf der Beugeseite des vorgewölbten 2. Gliedes erhebt sich proximal ein zweispitziger Zapfen und schräg vor diesem ein kleinerer Höcker. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei *Kongsbergia Ruttneri* Walt.[4] Auf der Streckseite desselben Gliedes sitzen vier kräftige Borsten hintereinander. An der Streckseite des P. III sind zwei Haare zu finden. Die Beugeseite des P. IV ist im proximalen Drittel leicht vorgebaucht, die Streckseite hingegen distal von der Gliedmitte ein wenig vertieft. Die Beugeseitenborsten dieses Gliedes stehen distal fast auf gleicher Gliedhöhe; die äussere ist länger und kräftiger als die innere. Das Endglied ist dorsal auch leicht vertieft (Abb. 6 b).

Die Epimeren sind miteinander und mit dem Bauchpanzer zu einer einheitlichen Platte verschmolzen. Seitliche Trennungsnähte sind zwischen allen Platten zu bemerken. Die Beinlöcher des vierten Beinpaares sind auch wie bei *Kongsbergia alata* von einer flügelartigen, aber schmalen (40 μ langen und 16 μ breiten) Chitinerweiterung der vierten Epimeren überdeckt. Die Maxillarbucht ist 73 μ tief.

Die Beinlänge beträgt (in μ): 1. = 249, 2. = 253, 3. = 267, 4. = 352. Die Beinpaare sind im allgemeinen kräftig und plump gebaut, besonders I. und II. B. 5 ist dorsoventral ziemlich hoch. Am zweiten und dritten Glied der drei ersten Beinpaare auf der Beugeseite je eine kräftige, am vierten und fünften Glied je zwei kräftige Dolchborsten eingelenkt. Die übrigen Dornborsten auf den Streckseiten und Gliedenden sind kürzer und schwächer. Am 3. und 5. Glied der drei ersten Beinpaare ist dorsal auch bei dieser Art je ein solches trichobothrienähnliches, feines Haar zu finden, wie es bei *K. alata* erwähnt wurde. Fusskrallen dreizinkig.

[4] Walter, C.: Neue Hydracarinen aus dem Genus Kongsbergia und die Synonymie von Hjartdalia Thor und Kongsbergia Thor. Zool. Anz., **91**, 1930, p. 180—192 (184).

Die zum Genitalorgan gehörenden, zahlreichen Genitalnäpfe sind in mehreren Reihen gruppiert. Wie der Bauchpanzer, so ist auch der Rückenpanzer in der Hinterrandmitte eingekerbt. An der Ventralseite ist im Lefzenfeld rechts und links je eine dreieckige Platte zu bemerken. Die Genitalspalte öffnet sich ganz terminal am Körperhinterende (Abb. 6 c).

Der Exkretionsporus ist dorsal, in der Einkerbung des Dorsalparzers zu finden.

Fundort: Jádremete (Kom. Bihar), aus dem Grundwasser des Jád-Baches, 1. VIII. 1942, 1 ♀. Leg. Dr. P. A. Chappuis.

Nudomideopsis n. subgen.

Dieses Subgenus stimmt im allgemeinen in den meisten Merkmalen mit *Mideopsis* überein, weicht jedoch im Rückenschilde deutlich von den Formen dieser Gattung ab. Die meisten *Mideopsis*-Arten besitzen nämlich am Rückenschilde durch abweichende Chitinisierung und Skulptur ausgezeichnete, nach hinten konvergierende Längsstreifen, welche bei diesem Subgenus vollkommen fehlen, so dass der ganze Rückenschild mit fast gleich grossen Poren versehen ist, die nur um die Hautdrüsenmündungen herum kleiner sind. Ich reihe deshalb die einen so einfach gebauten Rückenschild besitzenden Formen der Gattung *Mideopsis* zum leichteren, systematischen Gebrauch in diese neue Untergattung ein.

Die Beine sind bei beiden Geschlechtern gleich.

Hierher gehört wahrscheinlich auch die aus Brasilien bekannt gewordene Art *Mideopsis ovum* Lundbl.[5]

Mideopsis (Nudomideopsis) longipalpis n. sp

Männchen. Grösse und Gestalt. Der flache Körper ist dorsal 415 μ lang und 344 μ breit. Das Tierchen erscheint im Seitenumriss kurzelliptisch, der hintere Teil des Körpers ist jedoch etwas breiter als der vordere.

Das Vorhandensein von Augen liess sich nicht sicher ermitteln, da Augenpigment nicht gefunden wurde.

Die Farbe des Tieres ist wahrscheinlich einheitlich hellbräunlich; lebhaft gefärbte Flecken, Längsbinden und Körperteile, wie sie bei den anderen Formen der Gattung, hauptsächlich am Rückenschilde,

[5] Lundblad, O.: Die Hydracarinenfauna Südbrasiliens und Paraguays. IV. Kungl. Svens. Vet. Akad. Handl., 20, 1943, p. 1—171, (111—113).

fast immer vorkommen, konnte ich nicht bemerken. Die inneren Organe schimmern kaum durch.

Panzerung. Der Körper ist gepanzert und porös. Der Bauchpanzer greift auf die Rückenseite über. Der Rand des Rückenschildes begleitet die Umrisslinie des Körpers in ihrer ganzen Länge. Die Rükkenbogenfurche ist überall vollständig, so dass der Rückenschild sich vom Bauchschilde abtrennen lässt. Wie schon bei der Diagnose der Untergattung erwähnt wurde, fehlen am Rückenschilde die für die meisten *Mideopsis*-Arten charakteristischen, nach hinten konvergierenden, porenlosen Längsstreifen völlig.

Die Mandibel ist (ohne Klaue) 60 μ lang und dorsoventral etwa 25 μ hoch. Die basal dicke Klaue misst 20 μ in der Länge. Das Grundglied der Mandibel ist bei Seitenlage basal breiter als distal. Das kurze Maxillarorgan ist etwas 60 μ lang und 65 μ hoch.

Die einzelnen Glieder der Maxillarpalpe betragen an der Streckseite (in μ): I. = 16, II. = 40, III. = 24, IV = 105, V. = 16. Die ganze Maxillarpalpe weist eine überaus spärliche Beborstung auf und ist im Vergleich zu der anderer Formen der Gattung verhältnismässig lang und schlank. Insbesondere ist P. IV viel länger als die übrigen Glieder. Die Streckseite dieses Gliedes ist sehr stark gebogen, also viel stärker konvex wie bei *M. ovum;* die Beugeseite ist aber ganz leicht bogig, in ihrem proximalen Drittel aber stark konkav. Basal steht ein kleiner, aber genug deutlicher Zapfen oder Haarhöcker, von welchem die beiden sehr feinen Haare entspringen (Abb. 7 a).

Das Epimeralgebiet bedeckt nur die vordere Hälfte der Bauchseite. Die Spitzen der ersten Epimeren ragen ein wenig gegen den Stirnrand vor. Die meisten Epimerennähte sind deutlich zu erkennen; die Naht zwischen den beiden ersten Epimeren und dem Hinterrand der vierten Epimere sind aber ganz verschwunden. Die 70 μ tiefe und etwa 55 μ breite Maxillarbucht endet hinten breit abgerundet (Abb. 7 b).

Die Beine sind sexuell nicht differenziert. Das erste Beinpaar, dessen Bau nach Lundblad ein gut verwendbares Trennungsmerkmal darstellt, erinnert an das von *M. venusta* und *M. violacea* (l. c., p. 113—116). Das Endglied ist viel länger als die übrigen Glieder und fast gleichbreit, also distal kaum erweitert. Über die Gestalt und Beborstung des linken ersten Beines gibt Abb. 7 *c* Aufschluss. Auch das 2. und 3. Bein trägt sehr lange Borsten, doch nur das vorletzte Glied des Hinterbeines ist mit je einem Schwimmhaar ausgerüstet. Die Fusskrallen besitzen eine Nebenzinke und ein Krallenblatt.

Das Genitalfeld ist vom Körperhinterrande 20 μ entfernt. Die 49 μ lange Genitalöffnung stellt eine Spalte im Bauchpanzer dar. Diese Spalte verbreitert sich allmählich von vorn nach hinten. Die 3 Genitalnäpfe liegen eng hintereinander auf den Lefzen der Spalte. Die Genitalwülste besitzen nur vorn je 2 feine Härchen. Am Hinterende des Genitalfeldes befindet sich eine chitinöse Querleiste (Abb. 7 b).

Der Exkretionsporus liegt am Körperhinterrande.

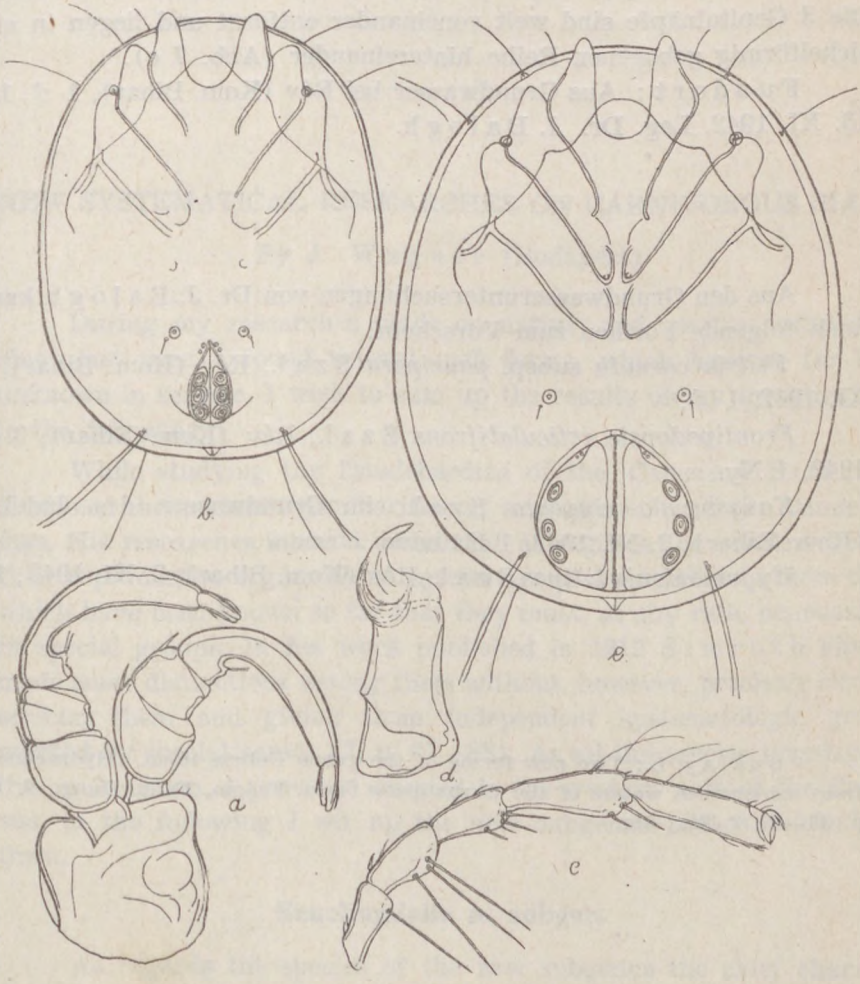


Abb. 7. *Mideopsis* (*Nudomideopsis*) *longipalpis* n. subgen., n. sp. ♂. *a* = Maxillarorgan und Maxillarpalpen, *b* = Bauchseite, *c* = linkes Vorderbein ohne Grundglied, *d* = Mandibel des ♀, *e* = Ventralansicht des ♀.

Weibchen. Das 524 μ lange und 442 μ breite Weibchen ist in Körpergestalt, Farbe und Skulptur dem Männchen ähnlich.

Maxillarorgan, Mandibel (Abb. 7 d) und Palpe sind ebenfalls wie beim Männchen gebaut. Die Ausmasse der Palpenglieder betragen (in μ): I. = 20, II. = 45, III. = 30, IV. = 110, V. = 20.

Epimeralgebiet und Beine wie beim Männchen, Maxillarbucht 85 μ tief.

Das verhältnismässig grosse, weit nach hinten gerückte Genitalfeld ist 147 μ lang und 139 μ breit, vorn etwas schmäler als hinten. Die 3 Genitalnäpfe sind weit voneinander entfernt und liegen in einer sichelförmig gebogenen Reihe hintereinander (Abb. 7 e).

Fundort: Aus Grundwasser bei Rév (Kom. Bihar), 1 ♂, 1 ♀, 13. XI. 1942. Leg. Dr. J. Balogh.

Aus den Grundwasseruntersuchungen von Dr. J. Balogh kamen noch folgende Formen zum Vorschein:

Feltria cornuta subsp. *paucipora* Szal., Rév (Kom. Bihar), 13. XI. 1942, 1 ♂.[6]

Frontipodopsis reticulatifrons Szal., Rév (Kom. Bihar), 3. XI. 1942, 1 Ny.

Kongsbergia clypeata Szal., im Grundwasser des Jád-Tales (Kom. Bihar), 2. XI. 1942, 1 Exuvium eines ♀.

Stygomomonia latipes Szal., Rév (Kom. Bihar), 3. XI. 1942, 1 ♀.

[6] Szalay, L.: Two new forms of the genus Feltria Koen. (Hydrachnellae) from subterranen waters of the Carpathians basin. Fragm. Faun. Hung., **9**, 1946, p. 35—39, 2 Text-Fig.

Felelös kiadó: Tasnádi Kubacska András.
Bethlen-nyomda Rt. — Müszaki igazgató: Lombár László.

Annales
Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici
Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 3, p. 53—57.
Redigit: V. Székessy.

NEW SYSTEMATICAL RESEARCHES ON CARNIVOROUS SLUGS.

By J. Wagner (Budapest).

During my researches made on native and exotic carnivorous slugs last year, I found several such forms, which have so far been unknown in science. I wish to sum up the results of my investigations in the following.

While studying the Daudebardias of the Caucasus Simroth examined the anatomic peculiarities of several species of the Daudebardias. His researches made it clear that as regards the construction of their reproductive organs three species are so very different from those which have been known so far that they must, at any rate, be classified in special groups. In his work published in 1912 Simroth already made some distinctions among them without, however, precisely circumscribing them and giving them independent systematologic groups marked by special names (3, p. 87—88). As all the species investigated live in Szuchum, a province situated in the western part of the Caucasus, in the following I set up the new subgenus *„Szuchumiella"* for them.

Szuchumiella n. subgen.

As regards the species of the new subgenus the chief characteristic, which distinguish them from all the other *Daudebardia*-groups, are that on their reproductive organs the continuation of the atrium genitale is not the oviduct but the highly developed stem of spermatheca which is connected with the very narrow oviduct on the sides at

M. T. AKADÉMIA KÖNYVTÁRA

about the middle. On the strong and thickly built penis several well defined parts can be distinguished.

The shell is, for the greatest part, similar to the species of the subgenus *Libania*. It is elongated, oval, eggshaped or elliptic, at the top evenly arched, fairly solidly built, reddish-yellow or brown, bright, transparent, sometimes softly, very finely, sometimes strongly or markedly striped. The number of the whorls is 2, one and a half of them increase slowly the last half rather suddenly, the suture is definitely deepened. Its aperture is quite skew and very wide. The embryonal shell is round, bright, milk-coloured. Distribution: the province of Szuchum on the west part of the Caucasus.

According to the results of my investigations the subgenus *Szuchumiella* has three species, i. e., the *Daudebardia (Szuchumiella) Jetschini* A. J. Wagner, the *Daudebardia (Szuchumiella) Kalischewskii* Simroth, and the *Daudebardia (Szuchumiella) Simrothi* n. sp. The first was called *Jetschini* and was described by A. J. Wagner in 1895, after a specimen originating from Psirsk (north from Szuchum Kalé). The type I examined is in the possession of the Senckenberg-Museum of Frankfurt am Main for the present. In one of his later works Wagner remarks that the *Daudebardia Jetschini* was only classified among the Libanias on account of the shape of its shell (5, p.15), the anatomic peculiarities of the typical representative of the *Libania* group i. e. of the *Daudebardia (Libania) Saulcyi* are so very different from those of the other species, that without precise anatomic examinations other forms cannot be ranged there. Wagner was evidently unaware of the facts that Simroth had studied the *Daudebardia Jetschini* anatomically already in 1912 (3, p. 87—88, Taf. X, Fig. 46 B.) and had found entirely different characteristics in the structure of the reproductive organs of this species from what Wagner discovered on the reproductive organs of the *Daudebardia Saulcyi* which is the typical representative of the subgenus *Libania* (5, p. 14—15, Taf. 3, Fig. 19—20). We have already referred to these peculiarities when characterising the subgenus *Szuchumiella*. They are equally typical of the three species which belong here, and of which two have only been described so far (*Daudebardia Jetschini* and *D. Kalischewskii)*, the third was not given a name by Simroth though he precisely knew and delineated its anatomic characteristics (2, p. 551—552, Taf. VIII, Fig. 51—54, and 3, p. 87—88, Taf. X, Fig. 46 C). In honour of Simroth I call this third species of the subgenus *Szuchumiella : Szuchumiella Simrothi* and give its description in the following:

Daudebardia (Szuchumiella) Simrothi n. sp.

1910. *Daudebardia* sp. — Simroth, H.: Kaukasische und asiatische Limaciden und Raublungenschnecken. — Ann. Mus. Zoolog. L'Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg. XV, p. 551—552, Taf. VIII, Fig. 51—54.

1912. *Daudebardia jetschini* — Simroth, H.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Kaukas. Nacktschneckenf. — Mitteil. Kaukas. Mus. 6. p. 87, Taf. X, Fig. 46, C (pars).

The large specimens are blackish or dark gray on their backs, the colour gradually fades further down. The sole is also grayish. The young animals are black. The length of a fully developed animal which has been preserved in a stretched state was 2.6 mm according to Simroth.

The shell is different from that of the *Daudebardia Jetschini* as it is not oval, but is angular elliptic in form and its growth lines are strong, definite and regular right along the spire. Its colour is light yellowish.

As regards its anatomy its most striking difference from the *Daudebardia Jetschini* is that the retractor muscle of the penis sticks to the end of the penis, close to the opening of the vas deferens. The middle part of the penis is long, muscular and cylinder shaped, the lower part is definitely shorter. The stem of the spermatheca is longer, and sometimes twice as long as the spermatheca itself. The lower part of the stem is swollen, the upper is much slenderer. The spermatheca is not pointed but bluntly circular or spherical in shape. The last part of the short oviduct is strongly and glandularly swollen and it has its opening in the stem of the spermatheca at about the middle. The above given anatomic differences have already been stated by Simroth, who has also given a precise drawing of the reproductive organs of the animal (3, p. 87—88, Taf. X, Fig. 46, C, and 2, Pl. VIII, Fig. 54). As, however, he has not given the animal a name, I have named it *Daudebardia Simrothi* in his honour.

Distribution: the province of Szuchum in the Caucasus. Up till now it has only been found in two places: at one of the bridges of the river Besla, at a distance of 5.3 km. from Szuchum and in Gudaut.

Of the three species of the subgenus *Szuchumiella* the following determining table can be given:

1 (2) The back of the animal is dark, its sole and its inner organs are orange-coloured. The lower section of the penis which is divided in three parts is longer than the middle one.

Kalischewskii Simr.

2 (1) The back of the animal is dark, lower down it is lighter, its sole and its inner organs are not orange-coloured. The lower section of the penis which is divided in three parts is shorter than the middle one 3

3 (4) The retractor muscle sticks to the end of the penis. The stem of the spermatheca is longer than the bluntly circular or spherical spermatheca. The end of the oviduct is strongly swollen. *Simrothi* H. Wagn.

4 (3) The retractor muscle does not stick to the end of the penis, but to the end of the middle part of the penis. The stem of the spermatheca is about as long as the spermatheca itself which is oval shaped and pointed at the end. The end of the oviduct is thin, not swollen. *Jetschini* A. J. Wagn.

Daudebardia (? Libania) aleppoica n. sp.

The back of the animal is dark gray, towards its sides its colour fades into lighter grayish brown. Its sole is unicoloured grayish brown. Its tail is short and pointed.

The length of the animal which has been preserved in alcohol is 13 mm, its width 5.5 mm, its height 6 mm. The shell is 5 mm long and 3 mm wide.

Its shell is quite light yellow with a slightly green shade, on its sides it is darker. It is very bright, the number of the whorls is 2, the embryonal whorl is white. The whorls increase very suddenly, especially the last whorl's second half, which forms the 4/5 part of the shell. This last half whorl only bulges out at the top, lower down at about the middle part it gradually is deepened and fixed on the back of the animal as a saddle. The proportion between the embryonal shell and the last whorl is still greater than it is in the case of the *Daudebardia Saulcyi*. Through this the shell becomes entirely similar to that of the *Testacella*.

On account of the colouring of its body and its saddle-shaped shell it can easily be distinguished from the *Daudebardia Saulcyi* which is nearest to it.

Up till now only one of its specimens has been known, it has been found near Aleppo (Haleb) in Syria.

Its anatomic conditions being still unknown it can only, with reservation, be ranged in the subgenus *Libania*. We must, however, here note, that of the species inserted in this group we only know the organism of the *Daudebardia Saulcyi*. The anatomic peculiarities of

this typical and largely developed animal of Asia minor were studied in detail by A. J. Wagner (5, p. 14—15, Taf. 3, Fig. 19—20) who, having made careful investigations, strongly emphasised its special position in the system of the Daudebardias. As regards the *Daudebardia Naegelei* only young specimens have been found. They were described by Boettger (1, p. 100) in 1905 and were also ranged among the Libanias. (The place where they have been found is the deposit of the river Sarus near Adana). We may classify the *Daudebardia peculiaris* Stef. of the Upper Pliocene age (Astien) among the Libanias with still greater reservation. The remnants of its shell were found near Siena in 1880. The close connection of the three recent species (of the *Daudebardia Saulcyi, Naegelei* and *aleppoica*) is made probable by the fact that they have been found fairly near each other in Asia minor.

Daudebardia (Carpathica) calophana var. pallida nov. var.

It differs from the typical form on account of its very light colouring. The animals when fully grown are still quite light, in fact almost white with a hardly perceivable grayish violet shading. Their shell is also quite light. They have only been found in the forests around Tusnádfürdő (Transylvania).

LITERATUR.

1. Boettger, O.: Die Konchylien aus den Anspülungen des Sarus-Flusses bei Adana in Cilicien. (Nachrbl. deutsch. Malakozoolog. Ges. **37**, 1905.)
2. Simroth, H.: Kaukasische und asiatische Limaciden und Raublungenschnekken. (Ann. Mus. Zoolog. L'Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, **15**, 1910.)
3. — — Neue Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Nacktschneckenfauna. (Mitteil. d. Kaukas. Mus. **6**, 1912.)
4. Wagner, A. J.: Die Arten des Genus Daudebardia Hartmann in Europa und Westasien. (Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Mathem. — Naturwiss. Cl. Wien, **62**, 1895.)
5. — — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Stylomatophoren aus dem Gebiete der Monarchie und der angrenzenden Balkanländer. (Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Mathem. — Naturwiss. Cl. Wien, **91**, 1915.)

Felelős kiadó: Tasnádi Kubacska András.
Bethlen-nyomda Rt. — Műszaki igazgató: Lombár László.

Annales
Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici
Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 4, p. 59—83.
Redigit: V. Székessy.

BEMERKUNGEN ÜBER DAS RAUBTIERSYSTEM.

Von M. Kretzoi (Budapest).

Linné teilte die ihm bereits bekannten echten Raubtiere in die Gattungen *Canis, Felis, Viverra, Mustela* und *Ursus* ein. Bald darauf kamen noch *Hyaena* und *Procyon* hinzu. Diese 7 Kategorien blieben bis auf unsere Tage das Rückgrat jeder systematischen Einteilung. Nur machte die Menge neuer Arten, die in den letzten Jahrzehnten des XVIII. und ersten des XIX. Jahrhunderts bekannt wurden, die Aufstellung einer Reihe neuer Genera nötig, um wenigstens eine gewisse Übersicht über die Artenflut zu gewinnen. Das Vermehren der Gattungen erforderte aber natürlicherweise die Errichtung (bezw. Wiederherstellung) zusammenfassender, übergeordneter taxonomischer Gruppen („Rangerhöhung" der Kategorien). So entstand der Kategorientypus „Familia" zwischen den Linné'schen Kategorien „Genus" und „Ordo" als Ersatz für die deklassierte Kategorie „Genus" nach Linné.

Die aufgestellten Familien waren aber von allem Anfang an die 5 Linné'schen Gattungen, ergänzt durch *Hyaena* und *Procyon* (Gray, Blainville, usw.) und blieben es auch. Die Einteilung in *Canidae, Ursidae, Procyonidae, Mustelidae, Viverridae, Hyaenidae* und *Felidae* befriedigte die Ansprüche der rezenten Zoologie fast 2 Jahrhunderte lang so weitgehend, dass abgesehen von den Versuchen Gray's und Gill's, die neben vielen guten Details im Grunde verfehlt waren und in Vergessenheit gerieten, nur zwei Fälle vermerkt

M. T. AKADÉMIA KÖNYVTÁRA

werden können, wo dieses System von einem Zoologen angegriffen wurde (beide Angriffe erfolgten um 1910, bezw. 1920 durch Pocock): Der erste Angriff war die seither viel umstrittene Zweiteilung der *Viverridae* in *Viverridae* und *Mungotidae* (*Herpestidae*), der zweite die ziemlich einstimmig angenommene Zersprengung der heterogenen Familie der *Procyonidae* in *Ailuropodidae, Ailuridae, Bassariscidae* und *Procyonidae;* über die Einzelheiten wird noch vielfach diskutiert.

Wie weitgehend das 7-Familien-System die zoologischen Ansprüche befriedigte, beweist auch der Umstand, dass alle Versuche Turner's, Flower's, Cope's, die Familien ihren näheren phyletischen Beziehungen entsprechend in die Superfamilien-Kategorien *Aeluroidea, Cynoidea* und *Arctoidea,* bzw. *Epimycteri* und *Hypomycteri* einzuteilen, nur bei den Paläontologen zum Gegenstand lebhafterer Diskussion werden konnten, während die Zoologen einfach über diese Versuche hinweggingen.

Die erste Bresche wurde durch die zu Beginn der zweiten Hälfte des XIX. Jahrhunderts sehr stark angewachsene Zahl primitiv gebauter Raubtiere in die Brauchbarkeit des rezent-zoologischen Raubtier-Systemes geschlagen. Diese irrten nämlich, bald zu den Marsupialiern, bald zu den Viverriden, Caniden oder Subursen-Procyoniden gestellt, jahrzehntelang durch das System, das schliesslich durch die Aufstellung einer besonderen Kategorie, der Cope'schen *Creodonta* gerettet wurde. Doch nicht für immer!

Es liess sich nämlich allmählich erkennen, dass die *Creodonta* von den *Carnivora vera* überhaupt nicht sicher getrennt werden können; bald dringen sie durch feinste Übergänge in die Primitivanfänge verschiedener Fissipedier-Gruppen ein, bald sind sie aber mit den Condylarthren hoffnungslos verwickelt, usw. Um nun diesen Übelstand zu beseitigten, stellte Matthew den *Carnivora fissipedia* anstelle der *Creodonta* die Kategorien der *Procreodi, Acreodi, Pseudocreodi* und *Eucreodi* gegenüber, wobei aber die *Eucreodi* eigentlich die altertümlichen echten Carnivoren verkörpern. Damit wurde das Problem zwar lokalisiert, jedoch nicht gelöst. Es blieb also noch immer die Tendenz aufrecht, das alte Gerüst pietätvoll zusammenzuhalten und die Lücken des Systems durch Aufstellung untergeordneter Hilfskategorien auszuflicken. Dabei kam es natürlich zu Konflikten, wie die Erfahrungen Teilhard de Chardin's mit den alttertiären Raubtieren der Phosphorite, die ihm anscheinend den Mut zu einer Auswertung seiner sehr wertvollen Ergebnisse nahmen: seine Gruppen Miacoidés, Cynodictoidés, Cynodontoidés und Sténoplésictoidés sind der beste Beweis

dafür, wie weit das alttertiäre Material davon entfernt ist, sich ins klassische System hineinstopfen zu lassen!

Um nun das System mit den paläontologischen Tatsachen einigermassen in Einklang zu bringen, schlug ich zuerst vor, die *Ferae* in drei Unterordnungen zu teilen:

1. *Creodonta* (mit *Procreodi* und *Acreodi*),

2. *Paracarnivora* nov. (*Pseudocreodi* und *Aeluroidea*) und

3. *Carnivora* (die als besondere Gruppe aufgelösten *Eucreodi, Arctoidea, Musteloidea* nov. und *Herpestoidea*).

In letzter Zeit ging ich nun weiter, indem ich die *Procreodi* als eine Condylarthren-Gruppe betrachtete und den so übrigbleibenden Raubtier-Stamm in *Paracarnivora* Kretzoi 1929 und *Caniformia* (nov.) aufteilte. Die Ordnung *Caniformia* umfasst M a t t h e w's *Eucreodi* und die Gruppe der *„Carnivora vera"* mit Ausschluss der Katzen.

Mit den hier angeschnittenen Fragen möchte ich mich nun im nachfolgenden eingehender befassen. Vor allem muss aber nachdrücklichst betont werden, dass die *Procreodi* noch bei weitem nicht so gut bekannt sind, um sie einer kritischen Revision unterwerfen zu können, und noch weniger, um ihnen einen sicheren Platz im Rahmen der *Condylarthra* anweisen zu können. Sie müssen vielmehr als Gruppe incertae sedis betrachtet werden, bei der nur gewisse Tendenzen, die auf *Condylarthra* und sogar Primaten hinweisen, und das Fehlen näherer Beziehungen zu den echten Raubtieren als mehr-weniger gesichert angenommen werden können, nicht aber ihre wirkliche natürliche Verwandtschaft mit diesen.

Die so übrigbleibenden Raubtiere lassen sich ungezwungen in drei phyletisch-morphologische Stammgruppen zerlegen, von denen aber nur zwei auch phyletisch einigermassen verbunden zu sein scheinen, die dritte aber in jeder Hinsicht isoliert dasteht. Das bedeutet aber nicht weniger, als dass die *Ferae, Carnivora,* oder wie man schon die Raubtiere nannte, keine stammesgeschichtlich einheitliche Gruppe darstellen, sondern einander ganz fremd gegenüberstehenden Stammlinien angehören. Ohne nun meine bereits publizierten Argumente dieser Polyphylie hier noch einmal bis in alle ihre Einzelheiten zu wiederholen, beschränke ich mich auf eine phyletisch-dynamische Differentialdiagnose (eine morphologisch-statische, wie sie in den Handbüchern verwendet wird, ist für unsere Zwecke nicht zu gebrauchen) der drei als getrennte Ordnungen aufgefassten Stammgruppen:

Ordo: **Creophaga** n. o. (*Pseudocreodi* mit *Hyaenodontidae* und *Oxyaenidae; Deltatheridioidea* und *Acreodi* mit *Mesonychidae, Ptolemayidae* und *Triisodontidae*) — Molaren-Evolution verzögert, Reduktion unbedeutend, dementsprechend das Reisszahn-System aus M^2/M_3 oder M^1/M_2 bestehend, bezw. nicht zur Ausbildung gekommen. P-Evolution der der *Feliformia* parallel, fast im gleichen Tempo ablaufend, daher bis zum Aussterben (Oligozän-Miozän-Grenze)[1] keine beendete Ausbildung des sekundären Basalbandes am Hinterende der P. Schwerfällige Endformen, die grössten Landraubtiere des Säugetierstammes (*Andrewsarchus, Hyaenaelurus*).

Ordo: **Feliformia** n. o. (*Nimravidae, Felidae, Megantereontidae* und *Machairodontidae*) — Molaren-Evolution, d. h. Verschwinden derselben praktisch bis auf M_1 und Ausbildung eines hochentwickelten Reisszahn-Systemes P^4/M_1 in den ältesten bekannten (Obereozänen) Formen beendet. P-Evolution sich sehr langsam abspielend, nur gegen das Ende der Spezialisation durch Reduktion beschleunigt; Nebenhöcker bilden sich aus dem Basalband; vom Miozän an ein neues Basalband hinter dem Metaconid, wodurch die P endlich *Caniformia*-ähnlich werden. Mit Ausnahme der relativ primitiven *Felinae* eine mehr abklingende Gruppe, Kulminationsformen vor dem Hochpleistozän ausgestorben. Vollkommenste Landraubtiere.

Ordo: **Caniformia.** (Die als *Eucreodi* besonders bezeichneten *Miacidae*, sowie sämtliche *„Fissipedia"* mit Ausnahme der als *Feliformia* in einer besonderen Ordnung untergebrachten Familien der Katzentiere.) — Eine sich bis auf unsere Tage ziemlich gleichmässig, langsam entwickelnde, nur selten extreme Typen aufweisende Gruppe. Molaren-Reduktion von verschiedener Höhe, meist mässig, bis Obereozän mehr-weniger eingeleitet, Reisszahn-Ausbildung überall auf P^4/M_1 lokalisiert, hintere M auf sehr verschiedene Weise reduziert, oder kompliziert, im ersten Fall z. T. aus einem ganz primitiven Zustand. P in schroffem Gegensatz zu den *Feliformia* bis ins Eozän praktisch vollkommen modernisiert, aber auf anderem Weg: Primär-Metaconid ist als Basalband in der Entwicklung stehen geblieben und ein neu entstandenes Tritoconid wurde zum praktischen Metaconid; vom Miozän an öfters Anlagen zur Molarisierung der P, selten stärkere Reduktion. Neben vielen kleinen epistatischen Typen auch viele modernisierte, aber nur selten einseitig überspezialisierte Formen. Viele generalisierte Primitivtypen: Zukunftsraubtiere.

[1] Im Miozän nur seltene Nachzügler (*Hyaenaelurus*).

I. Feliformia.

Die Katzentiere[2] werden auch jetzt noch ziemlich allgemein als Angehörige einer einzigen Familie, der *Felidae* betrachtet und meist in zwei Unterfamilien: *Felinae* und *Machairodontinae* eingeteilt. Dieser Auffassung suchte zuletzt Matthew 1910, eine phylogenetische Stütze zu geben. Meine Studien an den *Feliformia,* 1929—1941, führten zu dem Ergebnis, dass hier vier voneinander gut getrennte, selbständige Stammgruppen zu unterscheiden sind, die es verdienen, als besondere Familien betrachtet zu werden. Diese vier Familien sind: *Nimravidae, Felidae, Megantereontidae, Machairodontidae,* die ich im folgenden kurz beschreibe.

1. Zahnkanten kräftig krenelliert. I verkleinert, z. T. reduziert, C oben verlängert dolch-bis säbelförmig, mit Vorder- und Hinterschneide, untere C etwas verkürzt. P (bis Mitte Miozän sicher) auf der Spezialisationsstufe der *Pseudocreodi* stehen geblieben, vordere reduzieren sich langsam, P^4 bekommt überhaupt keinen Parastyl (was ihm ein *Canis*-artiges, altertümliches Aussehen verleiht), M_1 besonders durch das während der ganzen phyletischen Entwicklung erhalten gebliebene, ansehnliche, schneidende Talonid gekennzeichnet. Im allgemeinen eine sehr konservative Gruppe, die von den ersten bekannten Formen (im Obereozän) bis zu den letzten Spuren (Pleistozän) überhaupt in keinem wesentlichen Punkt einen phyletischen Fortschritt aufzuweisen hat. — *Nimravidae.*

Die Nimraviden erscheinen im Obereozän-Unteroligozän sowohl in der alten, als auch in der neuen Welt als in ihrer Stammesentwicklung vollendete Typen, deren Evolutionsraum und -zeit uns vollkommen unbekannt sind. Ihre letzten bekannten Funde stammen in Europa aus dem Torton (*Ictidailurus* n. g. von La Grive St-Alban), in Nord-Amerika aus dem Unterpliozän (*Pratifelis* Hibbard) und schliesslich in Madagaskar aus dem Pleistozän.

2. Zahnkanten kräftig gezähnelt, I sich parallel mit der Evolution vergrössernd, C sup. flach schwertförmig, zu ihrer Aufnahme Mentalkamm, bzw. Mentallappen am Unterkiefer, C inf. schrittweise verkürzt und inzisivenförmig werdend. P vorne (bis auf P^3/P_4) reduziert, hinten mit kräftigen Nebenhöckern. Modernisierung der P bis zum Miozän vollzogen. P^4 bekommt früh ein Parastyl, dem sich oft noch ein Vor-Parastyl vorlagert. M_1 bei Primitivformen ausser der

[2] Mit diesem im ersten Augenblick vielleicht befremdend klingenden Namen bezeichne ich die Glieder der Ordnung *Feliformia.*

Para-Protoconid-Schneide mit einem auf der Hinterkante des Protoconids hoch sitzenden, mit dem sehr stark reduzierten Talonid eine steil nach hinten ablaufende Kante bildenden Metaconid. Bei Spitzenformen verschwinden beide spurlos. M_2 verschwindet früh. In scharfem Gegensatz zu den Nimraviden in ihrer Stammesentwicklung eine sehr mobile Gruppe, die bis zur Mitte des Pleistozäns zeitlich drei aufeinander folgende Evolutionsreihen bis zur Spitzenentwicklung brachte (Oberoligozän, Torton-Sarmat, Pleistozän). Dabei finden sich in den verschiedensten Zeiten sehr primitive Formen, die (z. B. *Pontosmilus* aus dem Pliozän) von ihrer P-Modernisation abgesehen, beinahe direkt mit den primitivsten Dinictinen des Obereozäns verglichen werden können. Dieser Umstand lässt nun den Verdacht aufkommen, dass die Machairodontiden in irgendeinem Gebiet (hier kommt wieder zuerst Äthiopien in Betracht) in einer sehr reichen systematischen Gliederung lebten, von wo sie wellenartig verschiedene Typen aussandten. Sie sind vom Eozän bis tief ins Pleistozän hinein bekannt. Die Jetztzeit erreichten sie nirgends.

3. Zähne unkrenelliert. I sehr klein, obere und untere C im Gleichgewicht, seitlich nicht zusammengedrückt, nur mit mässiger Hinterkante, dagegen sowohl auf der Aussen-, als auch auf der Innenkante mit 1—2 Längsrinnen. P vom Untermiozän an modernisiert, vordere P reduziert, hintere konservativ. M_1 mit machairodonter Metaconid-Talonid-Schneide, die aber sehr früh reduziert wird (doch gibt es auch Typen, bei welchen die Schneide mehr-weniger gut erhalten bleibt, sowohl vor allem bei Kleinkatzen, als auch z. B. bei *Lynx*). M_2 verschwindet früh. — *Felidae*.

Die eigentlichen Katzen sind im allgemeinen mässig konservativ. Die ältesten sicheren Kleinkatzen stammen aus dem europäischen Helvet, Grosskatzen dagegen aus dem Pliopleistozän (Perrier, Valdarno, usw.); noch zu bestätigende Feliden sind uns aber von den Kleinkatzen seit dem Eozän-Oligozän der Quercy-Phosphorite (*Eofelis*), Grosskatzen seit dem Torton (*Miopanthera*) und Miopliozän (*Leontoceryx*) bekannt. In Amerika scheinen sie mit dem Unterpleistozän aufgetaucht zu sein.

4. Zähne wie bei den Katzen unkrenelliert. I klein, C dagegen seitlich zusammengedrückt, scharfkantig, wie bei den Machairodonten. Untere C verkürzt, obere verlängert, Mentum meist mit Mentalkamm bzw. -lappen. P vorne reduziert, hinten mit seitlich stark komprimierten, hohen Nebenhöckern, M_1 mit stark reduzierter, jedoch deutlicher

Metaconid-Talonid-Schneide, die bei machairodont hochspezialisierten Formen ganz verschwindet. — *Megantereontidae.*

Die Megantereonten sind die unsicherste Gruppe, da wir sie in der machairodonten Linie erst seit dem Mittel-Oberpliozän kennen; aber auch die feline Gruppe ist erst seit dem unteren-mittleren Miozän bekannt, so dass wir über ihre Herkunft nichts sicheres wissen. Die feline Gruppe ist in Nord-Amerika und Europa annähernd gleichaltrig, die machairodonte Linie scheint aber in der neuen Welt nicht vorgekommen zu sein. Sie sterben im Mittelpleistozän mit dem letzten Machairodonten auf europäischem und asiatischem Boden zu gleicher Zeit aus.

Im folgenden möchte ich neben einer kurzen Schilderung der Untergruppen, die ich an anderer Stelle bereits eingehender behandelt habe, noch einige problematische, oder taxonomisch einer Umwertung bedürfende Formen kurz streifen.

Nimravidae. — Unter den Nimraviden lassen sich zwei Stammlinien verfolgen. Zur ersten gehören die konservativsten Formen, klein bis mittelgross, schlank, mit wenig abgeflachten, kleineren oberen C und schlanken, hochkronigen P. Zu dieser Gruppe gehören *Nimravus, Ailurictis,* ferner die Klein-Nimraviden der Phosphorite, bezw. einige weiter unten zu besprechende Terminalformen, sowie vielleicht auch *Archaelurus* und *Dinaelurus* als etwas aberrante Nebenglieder; diese werden als *Nimravinae* zusammengefasst. Die zweite Linie besteht aus *Pogonodon* und *Dinailurictis* und wird als Unterfamilie *Pogonodontinae* (Syn.: *Dinailurictinae*) bezeichnet.

Unter den Nimraviden wird *Ailurictis* öfters mit *Nimravus* vereinigt, aber zu Unrecht: *Ailurictis* ist nämlich mit ihrer längeren Schnauze, weniger stabilisierten Reduktion der vorderen P, besonders aber mit dem weit lingual verlagerten, starken Deuterocon am P^4 sicher auf einer tieferen Entwicklungsstufe stehen geblieben. Die Arten der Gattung *Ailurictis* (ebenso wie die von *Dinailurictis*) sind noch bei weitem nicht endgültig gesondert; einer Speziesrevision muss jedoch der Nachweis der einzelnen Phosphorit-Formen aus dem stratifizierten europäischen Alttertiär vorausgehen.

Matthew beschrieb schon 1907 einen miozänen Nimravinen als *N. sectator,* der aber mit seinem sehr stark verkürzten Diastem und daher fast abgerundetem Mentum (kurzer C sup.), sowie den sehr hohen, kräftigen Nebenhöckern an den P gegenüber dem oligozänen

Nimravus eine Sonderstellung einnimmt. Ich bezeichne die Art deshalb als *Nimravinus* n. g. *sectator* (Matthew 1907).

Eine sehr wichtige, höchstwahrscheinlich ebenfalls zu den Nimravinen zu stellende Form ist *Pratifelis* aus dem kansischen Pliozän. Die putoriine Talonid-Schneide lässt an der Nimraviden-Natur nicht zweifeln, während die P-Modernisation, die am Objekt schon wahrzunehmen ist, dieser Form eine wichtige phyletische Position einräumt.

Schliesslich soll noch eine Terminalform Erwähnung finden: 1929 sonderte ich einen sehr grossen, aber typischen *Ailurictis*-C aus La Grive-St-Alban als *Ailurictis jourdani* von *A. intermedia* ab, zu der er von Filhol gestellt wurde. Jetzt erhebe ich diese Form auf M_1 gestützt zur selbständigen Gattung *Ictidailurus* n. g. mit dem Hinweis auf das ausserordentlich kräftige, im Profil auch übrigens nicht Nimravinen-artige (statt einer Halbkreislinie eine bis ganz hinten gerade ablaufende und hier steil abfallende Profillinie) Talonid am M_1; ausserdem ist an der M_1-Schneide das Paraconid für einen echten Nimravinen auffallend schwach.

Von der afrikanischen (madagassischen) Terminalform, die uns infolge ihres sehr geringen Alters (Pleistozän!) besonders interessieren würde, liegen mir keine Angaben vor.

Zuletzt seien noch die Klein-Nimravinen der Phosporite erwähnt. Eine aberrante Form „*Pseudaelurus*" *edwardsi* habe ich schon früher als *Eofelis* abgesondert und als wahrscheinlichen Felinen behandelt. Die übrigen Formen von annähernder *Felis*-Grösse, mit ziemlich wenig reduzierten vorderen P, weniger schneidendem, bis hügelförmig abgerundetem Talonid am M_1, aber vorn abgestutztem Mentum und auch mit Mentalkante, sind von *Ailurictis* am besten generisch zu trennen. Die neue Gattung *Nimraviscus* n. g. wird auf *Ailurogale minor* Filhol als Typus begründet.

Felidae. Die eigentlichen Katzen wurden von Pocock in die drei Unterfamilien *Felinae, Pantherinae* und *Acinonychinae* aufgeteilt. Diesen fügte ich dann als vierte Unterfamilie die aberrante Linie der *Neofelinae* hinzu. Diese zoologische Einteilung störte jedoch das Gleichgewicht der Familie in hohem Grade, da diese Unterfamilien natürlich nicht neben einer sämtliche machairodonte Formen in sich aufnehmenden Unterfamilie *Machairodontinae* als gleichwertig bestehen können. Mit dem Trennen sämtlicher machairodonter Formen von den *Felidae* wird natürlich auch die Pocock'sche Einteilung durchführbar.

Megantereontidae. Die Megantereonten zerfallen in zwei Stammlinien; eine Linie mit kleineren, schlanken Formen, mit kurzen oberen C, höchstens Mentalkamm, kurzem Diastema und im allgemeinen kurzem Schädel. Die mehr als ein Dutzend hierher stellbaren Gattungen gehören zum grössten Teil den *Hipparion*-Faunen an und sind noch revisionsbedürftig. Diese Linie, die *Paramachaerodontinae,* erscheint im frühen Miozän und ist in Nordamerika-Nordasien-Indien-Südwestasien-Europa verbreitet. Sie können ebenso aus nordamerikanischen, wie auch aus altweltlichen Primitivformen entstanden sein. Ob sie — gemeinsam mit den Feliden — von altertümlichen Nimraviden, oder (was weniger glaubhaft ist) von primitiven Machairodontiden abgespalten wurden, ist im Augenblick vollkommen unklar.

Die zweite, jüngere Megantereontiden-Linie ist die der *Megantereontinae,* Megantereontiden in Machairodontiden-Form; trotz megantereontin-felin kleinen I besitzen sie säbelförmig verlängerte obere C, die aber nicht so flach und im Profil schlanker sind als diejenigen der Machairodonten, vor allem aber mit den übrigen Zähnen unkrenellierte Kanten haben, Mentallappen vorhanden. Neben einer unsicheren unterpliozänen Gattung (*Promegantereon*), zwei weitere parallel laufende oberpliozän-altquartäre Gattungen (*Megantereon* und *Toscanosmilus*). Europäisch-nordasiatische Gruppe, erreichte Nordamerika nicht mehr.

Hier möchte ich noch eine Frage aufwerfen, die im Augenblick weder pro, noch contra entschieden werden kann: die eventuelle Verwandtschaft der *Acinonychinae* mit den Megantereontiden. Das Fehlen der Längsrinnen an den trotz ihrer Kürze mit erkennbaren Kanten ausgestatteten C sup., die seitlich gedrungene P-M-Reihe, die wohlentwickelten P-Nebenhöcker, das kräftige Mentum an den älteren Formen, die schlanke Rennform, usw. sprechen doch eher für gewisse nähere Beziehungen zu den Megantereontiden. Für ein Einreihen der Acinonychinen (wenn auch als besondere dritte Unterfamilie) ist aber die Zeit noch nicht gekommen.

Machairodontidae. — Mit den Unterabteilungen dieser Gruppe habe ich mich schon öfters beschäftigt. Deshalb gebe ich hier nur folgende Übersicht der 6 Stammlinien:

Dinictinae: Kurzlebige Primitivgruppe, aus Nordamerika.

Hoplophoneinae: Vom ersten bekannten obereozänen Glied an hochspezialisierte Gruppe mit nordamerikanischen und besonders europäischen (*Eusmilus, Pareusmilus*) Spitzenformen. Erlischt mit dem Ende des Oligozäns.

Pseudaelurinae[3]: Eine nur in ihren mittel-obermiozänen Endformen bekannte europäisch-asiatische Gruppe, die in letzter Zeit ausser in Indien auch in Mongolien zum Vorschein kam (Tung Gur).

Pontosmilinae: Durch einen einzigen Fund aus den persischen *Hipparion*-Faunen belegte, ausserordentlich primitive Linie mittelgrosser Seitenformen.

Machairodontinae: Aus der *Hipparion*-Fauna Eurasiens und Nordamerikas bekannt gewordene und über unbekannte nordamerikanische Formen zu den Endtypen *Smilodontopsis* und *Smilodon* (in Südamerika) gelangende, in bezug auf die Zahn-Evolution bis auf P-Reduktion und C sup.-Vergrösserung (bis ins Enorme) konservative Gruppe.

Epimachairodontinae: Hochspezialisierte Formen mit extrem durchgeführter Zahn-Evolution, sowohl in I-Vergrösserung und Einreihen des C inf. in die I-Reihe, als auch in P-Reduktion bis auf einen stiftförmigen P^3 und einen einzigen unteren P, oder Umformung von P^4 und M_1 zu flachen Zahnklingen. Im Oberpliozän nordamerikanische Parallelformen (*Ischyrosmilus*), sonst altweltliche — hier aber von England bis nach Nordchina und Java verbreitete — Gruppe mit einem altquartären Glied in Nordamerika (*Dinobastis*).

Nach diesen Bemerkungen lässt sich das System der Katzentiere folgenderweise zusammenstellen:

Ordo: *Feliformia* n. o.

Familia: *Nimravidae* Cope 1880.

Subfamilia: *Nimravinae* Steinmann & Döderlein 1890. — (*Nimraviscus* n. g., *Ailurictis* Trouessart 1886, *Nimravus* Cope 1879, *Archaelurus* Cope 1879, *Dinaelurus* Eaton 1922, *Nimravinus* n. g., *Ictidailurus* n. g., *Afrosmilus* Kretzoi 1929, sowie eine unbenannte Madagaskar-Form).

Subfamilia: *Pogonodontinae* Kretzoi 1929. — (*Dinailurictis* Helbing 1929, *Pogonodon* Cope 1880).

Familia: *Felidae* Fischer 1817.

Subfamilia: *Felinae* Gray 1825. — (Genera, besonders rezente taxonomisch ziemlich ungeklärt, fossile sehr mangelhaft belegt).

Subfamilia: *Neofelinae* Kretzoi 1929. — (*Neofelis*).

[3] Nicht mit dem als *Pseudaelurus quadridentatus* allgemein bekannten Paramachaerodontinen zu verwechseln, der diesen Namen viele Jahrzehnte lang zu Unrecht führte. Sein gültiger Name ist *Sansanailurus hyaenoides* (Lartet). Diese sehr verwickelte Nomenklaturfrage habe ich 1938 eingehend besprochen und die nötigen Änderungen durchgeführt.

Subfamilia: *Pantherinae* Pocock 1916. — (*Miopanthera* Kretzoi 1938, *Panthera* Oken 1816, ? *Puma* Jardine 1834, *Uncia* Gray 1867, *Yaguarius* Sewertzow 1858, *Leontoceryx* Kretzoi 1938, *Leo* Oken 1816, *Tigris* Frisch 1775, ? *Feliopsis* Stremme 1911, ? *Pachyailurus* Kretzoi 1929).

Subfamilia: *Acinonychinae* Pocock 1916. — (*Acinonyx* Brookes & Leach 1828, *Paracinonyx* Kretzoi 1929; es ist nicht unmöglich, dass die Unterfamilie zu den *Megantereontidae* gestellt werden muss.

Familia: *Megantereontidae* Kretzoi 1929.

Subfamilia: *Paramachaerodontinae* Kretzoi 1938. — (*Paramachaerodus* Pilgrim 1913, ? *Propontosmilus* Kretzoi 1929, *Metailurus* Zdansky 1924, *Sansanailurus* Kretzoi 1938, ? *Hyperailurictis* Kretzoi 1929; *Parapseudailurus* Kretzoi 1929, *Pikermia* Kretzoi 1938, *Abelia* Kretzoi 1938, *Sivafelis* Pilgrim 1932, *Dromopanthera* Kretzoi 1929, *Sivaelurus* Pilgrim 1913, *Vishnufelis* Pilgrim 1932, *Adelphailurus* Hibbard 1930, *Valdarnius* Kretzoi 1929, *Dinofelis* Zdansky 1924).

Subfamilia: *Megantereontinae* Kretzoi 1929. — (? *Promegantereon* Kretzoi 1938, *Megantereon* Croizet & Jobert 1828, *Toscanosmilus* Kretzoi 1938).

Familia: *Machairodontidae* Woodward 1898.

Subfamilia: *Dinictinae* Kretzoi 1929. — (*Dinictis* Leidy 1854, ? *Metadeiniktis* Kretzoi 1929).

Subfamilia: *Hoplophoneinae* Kretzoi 1929. — (*Hoplophoneus* Cope 1874, *Eusmilus* Gervais 1875, *Pareusmilus* Kretzoi 1929).

Subfamilia: *Pseudaelurinae* Kretzoi 1938. — (*Pseudaelurus* Gervais 1848/52, *Albanosmilus* Kretzoi 1929).

Subfamilia: *Pontosmilinae* Kretzoi 1938. — (*Pontosmilus* Kretzoi 1929).

Subfamilia: *Machairodontinae* Gill 1872. — (*Machairodus* Kaup 1833, ? *Protamphimachairodus* Kretzoi 1929, *Amphimachairodus* Kretzoi 1929, ? *Heterofelis* Cook 1922, *Trucifelis* Leidy 1868, *Smilodontopsis* Brown 1908, *Smilodon* Lund 1842).

Subfamilia: *Epimachairodontinae* Kretzoi 1929. — (*Ischyrosmilus* Merriam 1918, *Homotherium* Fabbrini 1890, *Epimachairodus* Kretzoi 1929, ? *Ormenalurus* Jourdan 1866, *Dinobastis* Cope 1893).

II. Caniformia.

Während die *Feliformia* ein morphologisch gut geschlossenes Bild ergeben, lassen sich die *Caniformia* in zwei sehr scharf getrennte Stammgruppen zerlegen. Der Grund für diese Trennung in zwei Unterordnungen ist folgende Tatsache.

Die oberen M der Viverriden-Herpestiden — von den Hyaeniden und Proteleiden mit M-Reduktion soll hier nicht gesprochen werden — bestehen sogar im kompliziertesten Fall immer nur aus dem reinsten Primärtrigon. Weder Para-Metaconulus, noch Hypocon (nicht einmal als Oriment!) sind an den M zu beobachten, sowohl an den fossilen, als auch an den zahlreichen rezenten Typen.

Dagegen treten im Bauplan der M bei den Miaciden, Caniden, sowie sämtlichen anderen mehr-weniger verwandten Raubtierformen Conuli und Hypocon meist kompliziert, seltener z. T. reduziert vom ersten Beginn des Eozäns an ausnahmslos und ununterbrochen, vorwiegend in charakteristisch hervortretender Form auf.

Dies bedeutet aber nichts weniger, als dass die erste Gruppe, die ich als Unterordnung *Hyaenoidea* n. so.[4] bezeichne, in ihrer M-Evolution auf einer Stufe erstarrt ist, die von sämtlichen übrigen Formen der *Caniformia,* die ich als *Canioidea* n. so. zusammenfasse, mit dem Eozän bereits überschritten war.

Hyaenoidea. Systematik und Phylogenie der *Viverridae-Hyaenidae* sind noch weitgehend ungeklärt. Dem Zoologen bereitet — in Verbindung mit der *Viverridae-Herpestinae*-Frage — auch das Einreihen der madagassischen Genera *Cryptoprocta, Fossa, Eupleres, Salonoia, Galidictis* und *Galidia* ins System zurzeit noch unüberwindliche Schwierigkeiten, ebenso wie auch *Proteles.* Für den Paläontologen ist die Lage noch schwerer: Nach Sichtung des alttertiären Materiales werden die *Viverridae* zur wurzellosen Gruppe; die ältesten, mehr-weniger sicheren Viverriden (aus dem Miozän-Pliozän) geben über die Stammesgeschichte überhaupt keine Auskunft: sie sind Durchschnittsformen einer modernen Fauna. Die als *Herpestinae* seit dem Beginn des Miozäns beschriebenen Formen lassen sich sowohl stammesgeschichtlich, als auch morphologisch ungezwungen in die obermiozän-unterpliozäne Gruppe der Ictitheriinen einreihen, weshalb ich sie an die Wurzel der Hyaeniden (*Ictitheriinae-Hyaeninae*) stellte. Ich kenne überhaupt keine Form,

[4] Es ist unmöglich, die alten Namen *Aeluroidea,* oder *Herpestoidea* zu übernehmen, da diese inhaltlich mit *Feliformia* + *Hyaenoidea* gleichbedeutend sind.

die aus dem europäisch-nordasiatischen Jungtertiär als Herpestine betrachtet werden könnte. Schliesslich besteht noch eine weitere grosse Schwierigkeit: Schwarz stellte schon 1911 fest, dass *Ictitherium* von *Viverra* generisch nur sehr schwer zu trennen ist. Weiters ist z. B. *Tungurictis* zu erwähnen, ein typischer Viverrine, der aber m. E. beinahe ebenso gut zu *Ictitherium* gestellt werden könnte, usw. Dazu kommt noch der Umstand, dass die Ictitherien mit den echten Hyänen morphologisch aufs engste verbunden sind.[5] Kurz, es werden hier die Grenzen *Viverrinae-Herpestinae, Herpestinae-Ictitheriinae, Viverrinae-Ictitheriinae* und schliesslich auch *Viverridae-Hyaenidae* scharf bedroht; wir laufen also Gefahr, durch die Ergebnisse der Paläontologie auch das mit einer Ungewissheit zu vertauschen, was wir bis jetzt als mehr-weniger gesichertes Wissensgut verbuchen konnten. Was der Paläontologie nach alldem dennoch zugute geschrieben werden muss, ist erstens die Klärung des unmittelbaren Verhältnisses *Ictitheriinae-Hyaeninae* und zweitens eine gewisse Aufklärung, die in die Stammesentwicklung der echten Hyäniden gebracht wurde.

Seit Gaudry's Pikermi-Arbeit wird nämlich die direkte Abstammung der Hyänen von den Ictitherien als gesichert angenommen. Dass inzwischen die „hyänoiden" Ictitherien (*Lycyaena, Lepthyaena*) noch geraume Zeit nach solchen obermiozänen Hyänen (*Percrocuta* der Siwaliks und von Tunggur) erscheinen, die in vieler Hinsicht (vollkommene Reduktion des Metaconids und Talonids am M_1) als die höchstspezialisierten Formen ihres Stammes gelten können, störte natürlich niemanden. Ich hoffe, diese Ictitherien-Abstammung der Hyänen durch den Nachweis tortonischer-sarmatischer echter Hyänen (*Miohyaena*) mit hoher Schneide, reduziertem Talonidabschnitt und schwachem, nach hinten gerücktem Metaconid am M_1 neben phyletisch auf noch sehr primitiver Stufe stehenden *Herpestes*-artigen Ictitheriinen-Zeitgenossen aus der Welt geschaffen zu haben.

Was nun die Stammesgeschichte der Hyänen anbelangt, so sei auf folgendes hingewiesen: Überblickt man das bereits ganz beträchtliche fossile Hyänen-Material, so gewinnt man sofort folgenden Eindruck.

1. Hochgradig spezialisierte Hyänen-Formen erscheinen vom Obermiozän an in sämtlichen späteren Zeitabschnitten, aber in immer neuen, mit den älteren in keiner Beziehung stehenden Typen.

[5] Gegenüber den Hyaeninen als Steppenformen scheinen die Ictitheriinen eine Gruppe von „Waldhyänen" zu verkörpern, wie ich dies seinerzeit hervorhob.

2. Gerade die höchstspezialisierten Formen finden wir unter den ältesten bekannten Vertretern der Gruppe (*Percrocuta, Allohyaena, Adcrocuta*), während unter den lebenden Formen neben zwei halbwegs spezialisierten Formen sich auch noch eine recht primitive befindet (*Hyaena*), die eben die am weitesten verbreitete Gruppe darstellt.

3. Unter den zahlreichen fossilen Hyänen können wir nicht zwei finden, die untereinander phyletisch in direkte Verbindung gebracht werden könnten; jede neue Fauna bringt ihre neuen, oft von den vorhergehenden sehr scharf abweichenden Hyänen-Typen.

Alle drei Beobachtungen sprechen dafür, dass wir den meist hochspezialisierten Gliedern einer weitverästelten, formenreichen Stammgruppe mit ausserhalb von Europa-Nordasien, ja sogar ausserhalb von Indo-Malayien liegenden (d. h. äthiopischen) Hauptverbreitungsgebiet gegenüberstehen, die ihr normales Verbreitungsgebiet oft bis weit nach Norden vorschieben. Unsere Kenntnisse über die Vorgeschichte der Hyäniden und überhaupt der *Hyaenoidea* wird immer in direktem Verhältnis zu unseren Kenntnissen über die afrikanische Säugetierfauna des Tertiärs, bezw. des Alttertiärs stehen.

Canioidea. Das bunte Durcheinander von Formen, die hierher gestellt werden müssen, sowie die hoffnungslose Verflochtenheit ihrer bekannten oligozänen Primitivformen können jeden Systematiker zur Verzweiflung bringen. Um eine gewisse Übersicht zu erlangen, suchte ich einige typen-statistische Schwerpunkte aus, von denen ich dann beim Feststellen der Familien-Gruppen ausging. Solche morphologisch-stammesgeschichtliche Typen-Gruppen fand ich 9 bis 10. Diese können kurz in folgendem geschildert werden:

1. In der Mittellinie ausserordentlich konservative, am eozänen Bauplan der Zähne fast überhaupt nichts ändernde Gruppe kleinerer und mittelgrosser, selten grosser Formen mit einigen kurzen, explosiven Nebenlinien. M^3 fehlt, M_3 bis auf Knopfform reduziert, M^2 und M_2 in mässiger Reduktion stehengeblieben, M^1 ausser aus dem Trigon, aus einem schwächeren Para- und stärkeren Metaconulus, sowie aus einem den Raum zwischen Protocon und Metaconulus bogenförmig ausfüllenden Hypocon bestehend. M_1, dem eozänen Muster treu geblieben, aus hohem Trigonid (mit sich immer mehr öffnender Schneide und mit an Grösse zurücktretendem Metaconid) und aus einem von Hypo-, Endo-, sowie Mesoconid umgebenen, grubigen, nur in einigen Nebenlinien zur Hypoconidschneide ausgebildeten Talonid gebildet. P weitgehend unreduziert, bei den rezenten Formen nicht von dem der eozänen zu unterscheiden. — Die Gruppe umfasst die *Canidae*. Vom Obereozän an

nordamerikanisch, abgesehen von dem verdächtigen *Haplocyon* (ich halte ihn für einen aberranten Amphicyoniden), in der alten Welt und in Südamerika erst im oberen Pliozän — unteren Quartär erschienen. Nebenlinien unabhängig voneinander öfters auftretende, plumpe hyänoide Typen mit Schädelverkürzung, Verlust der vorderen P, auffallend massiver Brechschere P^4/M_1—P_4 (*Aelurodon, Hyaenognathus*); weitere Nebenlinien durch den Verlust der hinteren, reduzierten M, die Ausbildung einer Talonidschneide am M_1 und den schlanken, leichten Bau, sowie evtl. durch die musteloide Gestalt gekennzeichnet; endlich solche Nebenlinien, die eine beginnende P-Molarisation aufweisen (viele Primitivformen und *Phlaocyon*), weitere wie *Metarctos-Araeocyon-Simocyon* mit M_2-Kauflächenverlängerung, begleitet von M_3-Verlust.

2. In der nächsten Gruppe fasse ich eigentlich zwei proportionell abweichende Gruppen zusammen. Die erste Gruppe umfasst sehr primitive, Caniden-ähnliche Formen von schlankem Bau, geringen Körpermassen und mit nicht reduzierten P. Die zweite Gruppe ist durch mittelgrosse, bis grosse, meist massiv gebaute Formen mit von hinten nach vorn an Höhe sehr rasch abnehmenden, z. T. auch hochgradig reduzierten P vertreten. Was die erste Gruppe, die *Cynodictinae,* mit der zweiten, den *Amphicyoninae,* zur stammesgeschichtlichen Einheit verbindet, ist der verzögerte, ja bei den Amphicyoninen bis zum Aussterben der Gruppe (Unterpliozän — ? Oberpliozän) nicht eingetretene Verlust des M^3, sowie öfters das Auftreten des ausser bei *Otocyon* bei keinem anderen Säugetier mit nicht destruiertem, volltrituberkulärem Gebiss zu beobachtenden M^4 neben M_4 und der sehr bezeichnende Bauplan der oberen M, an denen eine infolge eines starken, den Protocon lingual halbmondförmig umfassenden, besonders an gewissen *Cynodictis*-Formen eine ganz beträchtliche linguale Ausdehnung erlangende Querverlängerung eintritt. Untere M mit einfach-primitivem Bau. Auf Grund der oben geschilderten, gleichartigen Ausbildung der oberen und der Reduktionsverzögerung sämtlicher M, das als Gruppenmerkmal nur noch bei den Musteliden (aber verbunden mit einer sehr frühzeitigen Totalreduktion der hinteren M) erscheint, vereinige ich die Unterfamilien *Cynodictinae* und *Amphicyoninae* zu der gemeinsamen Familie *Amphicyonidae.* — Dieses Verfahren besitzt noch einen weiteren nicht zu unterschätzenden Vorteil: Da *Haplocyon* eher ein aberranter Amphicyonide als ein verschlagener Canide nordamerikanischer Herkunft sein dürfte, *Metarctos-Simocyon* aber Caniden-Seitenzweige vertreten, die mit den *Hipparion*-Faunen in die alte Welt gekommen sind, und da schliesslich alles, was an Caniden-ähnlichem nicht Amphicyonide

ist, sicher zu den Hemicyoninen, also zur abweichenden Agriotheriiden-Familie gestellt werden kann, sind uns die *Amphicyonidae* als die einzigen „Caniden der Alten Welt" zurückgeblieben. Sie scheinen mit und sogar an den meisten Stellen vor den *Hipparion*-Faunen verschwunden zu sein und so den endpliozänen Siegeszug der Caniden der neuen Welt nach Asien, Afrika und Europa nicht mehr erlebt zu haben.

Überzählige hintere M oben und unten, begleitet von einem den Amphicyoniden nicht widersprechenden Bauplan der M, indifferente P, eine Reihe Isolationsmerkmale, sowie das nach Südäthiopien verdrängte Verbreitungszentrum kennzeichnen die *Otocyon*-Gruppe, die ich auf Grund obiger Merkmale, vorerst aber auf die M-Überzahl gestützt als eigene dritte Unterfamilie *Otocyoninae* provisorisch zu den Amphicyoniden stelle.

3. In dieser Gruppe fasse ich kleinere bis sehr grosse Formen zusammen, die in der alten Welt entstanden waren, mit dem untermiozänen Faunenaustausch auch nach Nordamerika hinüberkamen (*Hemicyon*) und dann mit den *Hipparion*-Faunen eine zweite Wanderung unternahmen (*Indarctos*). Morphologisch sind sie durch die sagittale Ausdehnung der oberen M, die auf 2 reduziert sind und schrittweise einen dem Protocon an Grösse nicht nachstehenden Metaconulus entwickeln, charakterisiert. Lingual nur unter dem Metaconulus ein stärkerer Hypocon-Halbmond, der sich in den Spitzenformen am M^2 zu einem ansehnlichen Hintertalon ausbreitet. Neben diesen sind sie durch den Bauplan des M_1 ganz besonders scharf zu isolieren, besonders gegenüber den Bären, deren spätere Evolution ein auf den ersten Blick fast gleiches Endergebnis der oberen M-Entwicklung hervorbrachte. Die Endoconidwand der Primitivformen (*Cynodon*, usw.) wird nämlich zu einer vom Metaconid stufenweise bis zum hintersten Punkt des Talonidabschnittes sinkenden, in Höcker geteilten Wand umgeformt, die an Stärke auch das Hypoconid übertrifft. Während bei den übrigen *Canioidea* die Talonidgrube sich zwischen Endoconid und Metaconid öffnet, erfolgt es bei diesen Formen hinten zwischen Hypo- und Endoconid, dort wo übrigens das Mesoconid eingeschaltet wäre. Dieser Bauplan des M_1 ist unter den *Caniformia* alleinstehend und isoliert die *Agriotheriidae*, wie ich die aus der *Cynodon-Pachycynodon*-Gruppe, *Hemicyon-Dinocyon*, *Hyaenarctos-Indarctos*-Gruppe, *Cephalogale* und *Ursavus*-Gruppe zusammengefasste Familie 1929 nannte.

Die Mannigfaltigkeit in Dimensionen und Proportionen, Entwicklungsablauf und -tempo, Zeit des Auftretens, bezw. Verschiedenaltrigkeit phyletisch paralleler Gruppen, usw. zwingt uns zur Aufstellung

mehrerer Unterfamilien-Stämme innerhalb der Familie. Am schwierigsten ist es hier mit den meisten Formen der Gattungen *Cynodon, Pachycynodon, Cephalogale,* usw., die in ihrer Entwicklungstendenz sich zum grossen Teil in keine der späteren Entwicklungslinien einreihen lassen. Für diese Gruppe behalte ich provisorisch den Unterfamiliennamen *Cynodontinae* bei. Viel leichter steht es mit den späteren Formen.

Hier ergeben sich zwanglos vier Hauptgruppen, die ich als die Unterfamilien *Hemicyoninae* Frick, *Agriotheriinae* Kretzoi, *Ursavinae* n. und *Cynarctinae* bezeichnen möchte.

Die *Hemicyoninae* beschränke ich auf Frick's megalocreodonte Gruppe der Agriotheriiden, also *Hemicyon, Dinocyon*, sowie vielleicht auch *Borophagus,* die auf schlanke, sich *Cynodictis* nähernde *Cephalogale*-Formen zurückgehen könnten. Grosse, massiv gebaute Formen mit konservativem Gebiss, hohem Trigonid am unteren Reisszahn und sehr beschränkter Kauflächenvergrösserung der M. Sie bilden eine altweltliche Gruppe, die sich im Miozän nach Nordamerika ausgebreitet und dort die altweltliche Spitzenform (*Dinocyon*) überlebt haben dürfte. Mit dem Obermiozän-Unterpliozän stirbt die Gruppe mit Riesenformen aus.

Die zweite Gruppe, die *Agriotheriinae,* umfasst Formen einer nur in ihren Endformen bekannt gewordenen Entwicklungslinie. Es sind sehr grosse, bärenförmige Agriotheriiden mit kurzem Schädel, sog. meionocreodontem Gebiss, also niedrigem M_1-Trigonid, mässig, bis stark ausgebildeter Kauflächenvergrösserung an den Molaren, einfachen Prämolaren (mit Ausnahme von *Agriarctos*) und einer mit dem obersten Miozän beginnenden und mit dem Oberpliozän endenden zeitlichen Ausbreitung im ganzen Raum der *Hipparion*-Faunen.

Wahrscheinlich werden mit der Zeit die Formen der mittelgrossen *Agriarctos*-Gattung mit komplizierten Prämolaren als parallele Reihe aufgefasst werden können, doch sind sie im Augenblick noch viel zu wenig bekannt, um systematisch von den Agriotheriinen abgetrennt zu werden. Zeitlich laufen sie mit den typischen Agriotheriinen parallel, räumlich sind sie aber bis jetzt nur aus europäischen *Hipparion*-Faunen bekannt geworden.

Die dritte Gruppe zeigt grosse Kongruenz mit den Agriotheriinen, doch mit dem grossen Unterschied, dass sie bei verhältnismässig ganz geringen Körperausmassen eine viel höhere Molaren-Komplikation erreichten, als jene und, was hier noch wichtiger ist, schon im älteren Miozän. Demnach liefen sie eine parallele, aber doch ganz getrennte Entwicklung durch, was der beste Beweis für eine phyletisch-taxono-

mische Selbständigkeit ist. Zu dieser Gruppe, zu den *Ursavinae* n. sf. rechne ich ausser *Ursavus* auch noch Mayet's *Proputorius* sp. („Genre nouveau de Carnassier, voisin de *Ursavus*" Stehlin und Helbing's) von Pont-Levoy, den ich auf Grund des gegenüber *Ursavus* auffallend hohen Trigonides als *Frickodon ursavinus* n. g. n. sp. von diesem generisch getrennt beiseite stelle. Der ganze Bau des M_1 und des erhaltenen, sehr einfachen P_4 deutet auf enge Verwandtschaft mit *Ursavus* hin. Ausserdem können die meisten unter *Cephalogale* laufenden Formen am besten hier untergebracht werden.

Die Ursavinen sind die einzige Raubtiergruppe, die das Problem des praktischen „zum-Bären-Werdens" vor den Bären mit Erfolg lösen konnten. Diese verblüffende Übereinstimmung im Bauplan der Backenzähne ist Schuld daran, dass die *Ursavus*-Formen so lange als gesicherte, direkte Vorfahren der echten Bären gelten konnten. Dass inzwischen die *Ursavus*-Gruppe im Mittelmiozän auf einer höheren Stufe stand als die ältesten Bären im obersten Pliozän, ist niemandem aufgefallen, ebenso wie die nicht überbrückbare Differenz im Bauplan der unteren M.

Eine letzte, isolierte, nordamerikanische Linie vertritt *Cynarctus* mit dem das Prinzip des Agriotheriiden-M_1-Talonids trotz sonstiger Primitivität in extremer Form verwirklichenden Gebiss und komplizierten P, dagegen schlankem Bau. Ich kenne keine zweite Gattung, die ich zu diesen *Cynarctinae* stellen könnte.

4. Mittelgrosse bis grosse Formen vom Oberpliozän an bekannt, mit den Agriotheriiden, namentlich in der Oberkieferbezahnung weitgehend übereinstimmend, mit dem — falls die Beobachtung allgemeingültig ist — wesentlichen Unterschied, dass [bei den ältesten (*Protarctos* n. g., *Plionarctos*) deutlich wahrnehmbar] der Hypocon nicht der bekannte Amphicyoniden-Halbmond ist, sondern sich nur zwischen Protocon und Metaconulus ausbreitet, also auf eine Caniden-Ausgangsform hindeutet. Sagittale Verlängerung der M sup., besonders des M^2 und seines Talons übertrifft in den Endformen die *Agriotheriidae* beträchtlich. Untere M verlängert, M_1-Talonid bei den ältesten bekannten Formen (*Protarctos* n. g. *böckhi* Schlosser)[6] durch ganz nach hinten verschobenes Endoconid und zwischen diesem und dem Metaconid weit offener Talonidgrube. Mit der späteren Evolution entstehen vor dem

[6] Kleine, primitive Bären, *Plionarctos* nahestehend, aber von diesem durch sehr grossen P^4 unterschieden, mit vollständiger P-Reihe, einfachem Metaconid und zwischen dem hinten liegenden Endoconid und dem Metaconid weit offener Talonidgrube am M_1. Genoholotypus: *Ursus böckhi* Schlosser.

Endoconid und hinter dem Metaconid Höckerduplikationen, die schliesslich (*Spelaeus*) zum Schliessen der Talonidgruben-Öffnung führen. Doch ist dieser M_1 auch in diesem Zustand nicht mit einem Agriotheriiden-Reisszahn zu verwechseln. 1. Die Höckerreihe fällt nämlich nicht vom Metaconid an stufenweise nach hinten ab, 2. die Talonid-Innenwand kommt gegenüber der Aussenwand nie zur Dominanz, 3. bildet sich hier am Hinterrande des Zahnes ein normales Mesoconid, dort wo sich bei den Agriotheriiden die Talonidgrube öffnet und 4. bekommt auch die Trigonid-Innenwand bei den Spitzenformen Sekundärhöcker, was bei Agriotheriiden nie der Fall ist. Vordere P verschwinden endlich bis auf P^3 und P_4 vollständig.

Diese Gruppe, die *Ursidae,* zerfallen in zwei natürliche Gruppen: eine kurzköpfige Reihe südamerikanischen Verbreitungsgebietes, die *Arctodontinae*, und eine holarktisch-indomalayische langköpfige Reihe, die *Ursinae,* die sich im weiteren durch abweichende P-Reduktion, sehr verschiedenes Evolutionstempo der M und auch abweichende M_1-Spezialisation gut unterscheiden lassen.

Wie oben schon erwähnt, erscheinen die Ursiden erst im Oberpliozän, so dass wir nicht die geringsten Anhaltspunkte dafür besitzen, ob sie sich aus dem obereozänen Primitivbestand der *Canioidea* als vom ersten Anfang an selbständige Linie ableiten lassen, oder aber später aus einer der primären Familien als sich rasch entwickelnde Seitenlinie abspalteten. Auf Grund des Bauplanes sowohl der oberen, als auch unteren M möchte ich eher die letztere Möglichkeit annehmen, mit der konkreten Vermutung, dass sich die Ursiden aus echten Caniden auf nordamerikanischem Boden entwickelten. Für diese Annahme spricht ausser dem Umstand, dass die Bären auch in Nordamerika bis ins Oberpliozän zurückzuverfolgen sind (*Plionarctos*), auch noch das Vorhandensein einer primitiven Ursiden-Nebenlinie in Südamerika.

5. Kleine bis untermittelgrosse Raubtiere, kurzbeinig, langleibig, eine ausserordentlich polymorphe Gruppe bildend (rezente Formen in 15 Unterfamilien eingeteilt!), doch genetisch hochgradig einheitlich. Die ältesten Formen besitzen 2/2 Molaren, später kann auch noch weitere Reduktion eintreten. Bezeichnend für die Gruppe ist der äusserst einheitliche Bauplan des M^1, der anfänglich von reinem Amphicyoniden-Typus ist, später mit der Evolution seinen hinteren Protocon-Ast verliert, dagegen den Hypocon-Halbmond in voller Funktion beibehält, auch bei Formen, deren M^1 einer starken sagittalen Reduktion unterworfen wird (*Putorius*). Bei Formen, die sekundär eine Kaufläche vergrösserung erhalten, fällt der Hauptteil auf den Hypocon. Die

Spuren des anfänglichen Amphicyoniden-Bauplanes mit lingualem Hypocon-Halbmond sind also bis zu den Spitzen der Evolution erhalten geblieben. M_1 ursprünglich mit schüsselförmigem, oder bei grösserem Umfang zweihöckerigem (Hypo- Endoconid) Talonid, das später alle möglichen Umformungen durchmachen kann, von der einfachsten Talonidschneide der *Putorius*-Gruppe bis zum höckerumrahmten Riesentalonid von *Arctonyx*. P primitiv oder vereinfacht, zuweilen vorne reduziert. Am P^4 können Molarisationserscheinungen auftreten. Ein Versuch, diese Stammgruppe der Musteliden in Unterfamilien zu zerlegen, würde heute noch an der Unsicherheit der rezenten Unterkategorien und besonders am revisionsbedürftigen Zustand eines grossen Teiles des fossilen Materiales sicher scheitern. Viel systematische Kleinarbeit ist noch nötig, bis das fossile Material einer Gruppierung unterzogen werden kann.

Die aus kleinsten, schlanken Formen des cynodictinen Typus hervorgegangenen Musteliden erhielten ihre erste Entfaltung allem Anschein nach im nicht-äquatorialen Gebiete der eozänen alten Welt (Asien?). Erst mit dem grossen miozänen Faunenaustausch gelangten sie nach Nordamerika, wo sie eine ebenso reiche, wenn nicht noch reichere Entfaltung erlebte wie in der alten Welt. Zu weiterem Austausch einiger Formen kam es noch mit der Wanderung der *Hipparion*-Faunen und oberpliozän-altquartären Invasion amerikanischer Faunen-Elemente in die Holarctis.

6.—9. Hier folgen vier Gruppen, gemeinsam charakterisiert durch sicheren *Canioidea*-Ursprung, P-Komplikation, bezw. -Molarisation und beginnende, bis extreme Polybunie der M, endlich durchgehenden Verlust des M^3 und M_3. Eine dieser Familien, die miozänen *Leptarctidae*, verdanken ihre Selbständigkeit dem Umstand, dass sie nirgends zufriedenstellend untergebracht werden können. Die übrigen drei wurden wegen ihrer sehr abweichenden äusseren morphologischen Eigenschaften in letzter Zeit zu selbständigen Familien erhoben (*Ailuridae* und *Ailuropodidae* neben den ursprünglichen *Procyonidae*). Da wir aber nur bei den *Procyonidae* einen alttertiären nordamerikanischen Caniden-Ursprung vermuten können, die zwei altweltlichen Gruppen aber wurzellos dastehen,[7] lasse ich mich über diese Fragen in keine weitere Diskussion ein.

[7] Die *Ailuridae* kennen wir seit dem Oberpliozän (*Parailurus*) und die *Ailuropodidae* seit dem Pleistozän (*Ailureidopus*). Die altweltlichen „Procyoniden" (*Ailuravus-Sivanasua*) sind noch problematisch.

10. Fast ausnahmslos kleine Tiere, die eine von sämtlichen behandelten *Canioidea* abseits stehende, scharf umrissene alttertiärmiozäne Stammgruppe der alten und neuen Welt bilden, gekennzeichnet durch den Bauplan der M, besonders der oberen. Diese sind dreieckig und bestehen nur mehr aus den beiden Aussenhügeln und aus dem Protocon. Vom Hypocon ist keine Spur mehr vorhanden (an einer verwandten, abseits stehenden, primitiven Form — *Quercygale* — ist noch Paraconulus und Hypocon als Rudiment erhalten). So würde es also den Bauplan der *Hyaenoidea* ergeben; und trotzdem ist es kein *Hyaenoidea*-Molar, wofür eine ganze Reihe schwer fixierbarer Nuancen spricht. So ist bei einem Hyaenoideen sogar bei hochgradiger Reduktion der Protocon immer stark, höchstens sagittal zusammengepresst; weiters kann bei einem Hyaenoideen die Protoconspitze nie so nahe an den lingualen Zahnrand heranrücken; die hohe Spitze ist immer von einer ansehnlichen, nicht steil abfallenden Lingualwand umgeben. Endlich ist die Reduktion des ganzen Zahnes bei den Hyaenoideen entweder streng nach den ursprünglichen Proportionen, oder aber durch sagittale Zusammenpressung des Zahnes entstanden, doch nie in Form einer Protocon-Verkümmerung. Dazu kommt noch die Struktur des unteren Reisszahnes, der von entsprechenden Zähnen gleichaltriger Musteliden mit ihrem schrittweise mehr und mehr reduzierten Metaconid und ganz kleinem, schüsselförmigem, bis auf eine kurze Schneide reduziertem Talonid sozusagen nicht zu unterscheiden sind. Weiter ist die P-Reduktion dieser Formen für *Hyaenoidea* auch ziemlich fremd. Zuletzt halte ich eine kleine, europäisch-nordamerikanische, alttertiäre Hyaenoideen-Gruppe für höchst unwahrscheinlich. In dieser kleinen Gruppe glaube ich die Genera *Stenoplesictis, Palaeoprionodon, Haplogale, Bunaelurus* (Schädel!), ?*Parictis* und *Proaelurus* (eine vollkommene Feliden-Parallele), sowie *Anictis* n. g. (Holotypus: *Viverra simplicidens* Schlosser) und *Brachictis* n. g. (Holotypus: *Proaelurus medius* var. *crassa* Teilhard de Chardin), letzteren als *Proaelurus* parallelen kleinen Spitzentypus vereinigen zu können. Die *Proaeluridae* (n. f.), wie ich diese Gruppe nenne, müssen sich aus paleozänen-eozänen altweltlichen Ausgangs-*Caniformia* abgespalten haben. Einige Formen erreichten auch Nordamerika; doch starb die kleine Gruppe in beiden Gebieten an der grossen faunistischen Grenze zwischen Oligozän- und Miozän bis auf den Nachzügler *Proaelurus* restlos aus.

Mit Absicht habe ich die Miaciden bis jetzt nicht behandelt, sie sind die ältesten und in gewisser Hinsicht auch primitivsten *Caniformia* (die *Viverravinae* sind ebenso typische *Canioidea*, wie die *Miaci-*

nae), aber so stark spezialisiert, dass wir mit ihnen beim Ableiten jüngerer Typen nichts anfangen können. Eine Primitivfauna, die in sämtlichen Gliedern verschiedene Seitenspezialisationen aufweist, kann aber entweder eine Randfauna, oder eine eingewanderte Fauna älteren Ursprunges sein. In Nordamerika kann nun nur mit der zweiten Möglichkeit gerechnet werden, so dass wir feststellen müssen, dass die indifferent-primitiven Altformen der *Caniformia* altweltliche Tiere waren, die nordamerikanischen Formen aber nur Seitenlinien bedeuten. In diesem Fall ist natürlich das Problem, warum die nordamerikanischen *Canidae* nicht aus den einheimischen *Miacidae* abgeleitet werden können, leicht zu lösen: Die *Canidae* sind nämlich eine neuere eo-oligozäne Einwanderung altweltlicher Formen. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme beweist die Untersuchung der europäischen *„Miacis"*-Reste. Die in Teilhard de Chardin's Arbeit abgebideten Reste von *„Miacis" exilis* und *Cynodon miacinus* leiten in ziemlich geschlossener Kette zu den Cynodontinen über! Natürlich gibt es auch unter den europäischen „Miaciden" Formen, die isolierten Seitenlinien angehören, wie z. B. *„Viverravus" angustidens* Filhol, der mit *Viverravus* ebenso wenig zu tun hat, wie mit *Viverra,* ja überhaupt in kein bekanntes Genus passt, weshalb ich diese Form mit starkem C und an machairodonte Formen erinnerndem, kantigem, abgestutztem Kinn, nach vorne an Grösse stufenweise und sehr beträchtlich abnehmenden P, sehr hohem, „miacidem" Trigonid, sehr kleinem Talonid am M_1 und kleinem M_2, sowie in Reduktion stehenden M^1-Nebenhöckern als Vertreter einer nicht näher lokalisierbaren, neuen Gattung *Quercygale* n. g. (Holotypus: *Viverra angustidens* Filhol) betrachte. Damit ist aber den miacoiden Primitivformen noch nicht viel geholfen worden; die ganze Gruppe müsste einheitlich umgearbeitet werden; nur dann werden wir möglicherweise ein Bild bekommen, wie viele und wie weit voneinander entfernte Nebenlinien es gibt, bzw. was zum Systemgerüst jüngerer Formen überleitet. Bis dahin betrachte ich die *Miacidae* als provisorische Sammelfamilie für solche Primitivformen.

Nun ist noch eine letzte Frage geblieben, die ich hier besprechen muss. Es handelt sich um die Gruppierung der 9—10 *Canioidea*-Familien nach ihrem Zusammenhang. So viel kann sofort festgestellt werden, dass der schon bei den bekannten Primitivformen hoffnungslos uniforme M^1-Bauplan für enge genetische Zusammenhänge zwischen *Canidae-Mustelidae-Amphicyonidae-Agriotheriidae* bürgt. Ich glaube, ohne weitere Bedenken dieser Reihe die *Ursidae* und *Procyonidae* anschliessen zu können. Keinen Anhaltspunkt besitzen wir aber für

die *Leptarctidae, Ailuridae* und *Ailuropodidae,* die höchstens auf Grund ihrer M-Komplikation, bezw. -Polybunie auch eher auf Ahnen mit vollhöckerigen, oberen M zurückgehen. Ganz anders verhält es sich mit den Proaeluriden. Die ältesten bekannten Formen besitzen obere M, die bereits auf ein Trigon reduziert sind. Ihre Primitivformen müssen einen M^1-Bauplan vom *Quercygale*-Typus besessen haben, bei welchem vom Hypocon ebenso wie von den Nebenhöckern nur mehr Andeutungen zurückgeblieben sind. Wären diese Elemente nicht mehr vorhanden, so müssten wir diese Formen eventuell auf *Hyaenoidea* beziehen.

Somit ergibt sich für die *Canioidea* eine Zweiteilung in eine Stammgruppe mit mehr-weniger vollhöckerigem M^1-Bauplan, die *Ursoidae* und eine andere mit reduzierten Nebenhöckern im M^1-Bild, *Proaeluroidae* n. spf. Zur ersteren sind sicher die *Canidae, Amphicyonidae, Agriotheriidae, Ursidae, Mustelidae, Procyonidae,* mit Vorbehalt die *Leptarctidae, Ailuridae* und *Ailuropodidae* zu rechnen, zu letzteren die *Proaeluridae,* sowie *Quercygale* als Vertreter einer separaten Familie *Quercygalidae* n. f.

Nach alldem ergibt sich für die *Caniformia* folgendes System:

Ordo: *Caniformia* Kretzoi 1943.

Subordo: *Hyaenoidea* n. so.

Familia: *Viverridae* Gray 1821.

(Zahl und Umfang der Unterfamilien, sowie evtl. selbständige Familien-Existens von *Herpestidae, Cryptoproctidae* und *Proteleidae,* ausserdem Verhältnis der *Viverrinae* zur Hyaeniden-Unterfamilie *Ictitheriinae* gänzlich ungeklärt, deshalb sichere Einteilung in Unterfamilien unmöglich.)

Familia: *Hyaenidae* Gray 1821.

Subfamilia: *Ictitheriinae.*

Subfamilia: *Hyaeninae.*

Subordo: *Canioidea* n. so.

Superfamilia: *Proaeluroidae* n. spf.

Familia: *Proaeluridae* n. f.

(Umfasst die Genera *Anictis* n. g., *Stenoplesictis* Filhol 1880, *Haplogale* Schlosser 1888, *Bunaelurus* Cope 1872 — Schädel! —, *Stenogale* Schlosser 1888, *Brachictis* n. g., *Proaelurus* Filhol 1879, sowie evtl. auch weitere.)

Familia: *Quercygalidae* n. f.

(Begründet auf *Quercygale angustidens* Filhol 1876.)

Superfamilia: *Ursoidae* Hay 1930.

Familia: *Procyonidae* Bonaparte 1850.
(Fossilien-Bestand revisionsbedürftig, Versuche zur höheren Klassifikation der rezenten Formen führten noch nicht zu befriedigenden Ergebnissen.)

Familia: *Canidae* Fischer de Waldheim 1813.
(Einteilung in Unterfamilien ohne umfassende Revision des nordamerikanischen Fossilbestandes unmöglich. Klassifikationsversuche der rezenten Zoologie bringen das Problem ohne volle Berücksichtigung des fossilen Materials nicht weiter.)

Familia: *Ursidae* Gray 1825.
Subfamilia: *Arctodontinae* Kretzoi 1929.
Subfamilia: *Ursinae.*

Familia: *Agriotheriidae* Kretzoi 1929.
Subfamilia: ?*Cynodontinae* Schlosser 1911.
Subfamilia: *Hemicyoninae* Frick 1926.
Subfamilia: *Agriotheriinae* Kretzoi 1942.
Subfamilia: *Ursavinae* n. sf.
Subfamilia: *Cynarctinae.*

Familia: *Amphicyonidae.*
Subfamilia: *Cynodontinae* Schlosser 1911.
Subfamilia: *Amphicyoninae.*
Subfamilia: ?*Otocyoninae.*

Familia: *Mustelidae* Fischer de Waldheim 1817.
(Rezente Formen in 3—15 Unterfamilien zerlegt, Fossilbestand grösstenteils revisionsbedürftig; mit den Klassifikationsversuchen der Zoologie noch wenig in Einklang gebracht. Eine in Zeit und Raum ordnende Klassifikation der *Mustelidae* ist von der Zukunft zu erwarten.)

Familia: *Leptarctidae.*
(Problematisch.)

Familia: *Ailuridae* Pocock.
(Beziehungen ungeklärt.)

Familia: *Ailuropodidae* Pocock.
(In Ermangelung einer Fossilien-Verbindung mit anderen Gruppen — vom Pleistozän an bekannt — isoliert.)

Incerta:

Familia: *Miacidae* Cope.

(Unterabteilungen revisionsbedürftig, die Mehrzahl der Genera der heterogenen Familie scheint später z. T. bei verschiedenen Stammgruppen untergebracht werden zu können.)

Diese Zusammenstellung könnte nun den Eindruck erwecken, als ob dieses System eigentlich nichts anderes wäre, als das alte System:

Ordo: *Carnivora*

Subordo: *Creodonta* (= Ordo: *Creophaga*)

Subordo: *Fissipedia*

Superfamilia: *Aeluroidea* (= Ordo: *Feliformia*)

Superfamilia: *Arctoidea* (= Ordo: *Caniformia*)

mit neuen Kategorienamen und um ein-zwei Stufen erhöhten Kategorien. Deshalb möchte ich erstens darauf aufmerksam machen, dass in der Nomenklatur der ungebundenen (also über Superfamilie stehenden) Kategorien erstens darauf geachtet wird, dass der Kategoriename auch etwas inhaltlich gebundenes bedeuten soll; d. h. ändert sich der Kategorieinhalt so wesentlich, dass er einen ganz anderen Charakter bekommt, so ist auch der Kategoriename zu ändern. Sonst würden Kategorienamen letzten Endes überhaupt ihren Sinn verlieren. Dann möchte ich noch auf die stammesgeschichtliche Wichtigkeit der verschiedenartigen P-Evolution hinweisen. Das Prinzip des caniformen P finden wir ausser bei den *Caniformia* noch bei *Procreodi*, bei der ganzen *Ungulata-Subungulata*-Gruppe, bei *Primates* und den höheren *Insectivora*. Dagegen ist die feliforme Entwicklung noch bei den *Creophaga, Sparassodonta, Thylacinidae* und *Triconodonta* sicher festzustellen; wahrscheinlich gehörten aber die Archaeoceten und Pinnipedier ebenfalls hierher. Es steht mir fern, alle diese Gruppen als untereinander verwandt anzusehen, doch ist eine gewisse, noch weitaus nicht sicher umrissene Akkumulation *Thylacina-Sparassodonta-Creophaga-Feliformia* gegenüber der anderen Gruppe *Insectivora-Archonta-Ungulata-Caniformia* nicht ohne weiters von der Hand zu weisen. Und das wird vielleicht auch die um die Einheit der als *Fissipedia* zusammengefassten Kategorien der *Arctoidea-Aeluroidea* besorgten Kollegen wohl zum Nachdenken zwingen.

Felelős kiadó: Tasnádi Kubacska András.
Bethlen-nyomda Rt. — Műszaki igazgató: Lombár László.

Annales
Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici
Vol. XXXVIII. Budapest, 1945. No. 5, p. 85—97.
Redigit: V. Székessy.

PTERIDOPHYTA HERBARII KITAIBELIANI (FASC. LX).

(Specimina pro maxima parte revidit beatus J. B. Kümmerle).

Conscripsit S. Jávorka (Budapest).

Pteridophyta herbarii Kitaibeliani sunt etiam apud Kanitz: "Acrobrya protophyta Hungariae auctore Prof. Dr. Paulo Kitaibel (Manuscriptum Musei N. hung. Oct. Germ. 112. Appendix.)" in Linnaea XXXII. 1863. p. 263—282 enumerata.

[Confer Jávorka, S.: Kitaibel herbáriuma — Herbarium Kitaibelianum in Annales Musei Nat. Hungarici XXIV (1926), XXV (1929), XXVIII (1934), XXIX (1935) et XXX (1936). — Szepesfalvi: ibidem XXXVI (1943). — Continuatio et finis].

(**Acrostichum** vide *Asplenium*).

Adiantum

capillus Veneris [L.] (№ 111).

(**Aspidium** vide *Asplenium, Athyrium, Cystopteris, Dryopteris, Polystichum*).

Asplenium

acutum. Pro *A. adiantho nigro* datum [= *A. onopteris* L. var. *acutum* (Bory) Heufl.] (№ 87).

adianthum (sic!) [*nigrum* ? (L.! ssp. *nigrum* Heufl. var. *trichomanoides* (Lumn.)]. Ad thermas Herculis (№ 85); — *adianthum-nigrum* [var. *trichomanoides*]. Intermedium inter *ad. nigrum* et *acutum*, propius hic. E Slavonia (№ 86); — [*adiantum-nigrum*

M.T. AKADÉMIA KÖNYVTÁRA

var.] *trichomanoides* a Lumnitzer (№ 86a); — *adiantum-nigrum* [= var. *lancifolium* (Moench.) Heufl.] a Lumnitzer sub. nom. *A. trichomanoidis* acceptum et a me aliis in locis lectum (№ 86b); — *adiantum nigrum* ? [= var. *trichomanoides* + var. *obtusum* (Kit.) Milde]. (№ 87).

! *fissum* [Kit. apud. Willd. Spec. pl. V. 1810. p. 348] Sp. pl. Willd. (№ 88); — *fissum*. In alpe Számár. *Adianthum* foliis in oblongum scissis pedic. viridi. C. B. P. secundum Moris. hist. 3. s. 14. t. 5. f. 25. sed pag. 585 caules pedales dicunt, qui vix spithamaei sunt. . . . . D. 131. (№ 88a).

germanicum [Weis.] Donatum (№ 90).

[*fontanum* (L.) Bernh. f. *pedicularifolium* (Hoffm.)]. *Aspidium Halleri*. Locum habitationis non notavi, nec unde acceperim. Huic simile sub nne *P. fontani* habet in herb. Mygind, sed secundum descript. Smithii non est. (№ 54); — [*fontanum* var. *pedicularifolium* (Hoffm.)]. *Polypodium fontanum* M. (№ 117).

! *obtusum* (Kit. apud Willd. Spec. pl. V. 1810. p. 348) [= *adiantum nigrum* L. var. *obtusum* (Kit.) Milde] D. 130. E rupibus alp. Velebich (№ 89); — *obtusum* mihi [= *adiantum-nigrum* var. *obtusum*]. Videtur ab Adiantho nigro, pro quo primum habui, differre, pinnulis lobis obovato-cuneiformibus. In sylvis ad Sümegh in Zalad — Cottu (№ 89a).

ruta-muraria (L. var. *Brunfelsii* Heufl.). In rupibus peninsulae Tihany (№ 27); — [= *ruta-muraria* (var. *Matthioli* (Gasp.) Heufl.]. In alpibus Velebit (№ 92); — [*ruta-muraria* var. *Brunfelsii*] *Acrostichum* — ne? et quale? vel *Aspl. ruta muraria?* — a Mauksch. (№ 92a); — *ruta muraria* [var. *Brunfelsii*] ... Mauksch (№ 92b); — *ruta muraria* [var. *angustifolium* Haller fil.]. Varietas pinnulis oblongis, obovato-cuneiformibus etc. In muris arcis Erdőd in cottu Szathmár (№ 92c); — *ruta muraria* [var. *Matthioli* (Gasp.) Heufl.] a Lumnitzer (№ 93); — *ruta muraria* [var. *elatum* Láng] Frondibus subtripinnatis, pinnulis obovato-cuneatis, subintegerrimis. E rupibus calc. Banatus. Beigelegt: Budae in monte Gerhardi. tiliarum, Hundschloss, in monte arcis Huszt. In alpibus Velebich. In Scepusii rupibus. In Banatu (№ 93a); — *ruta-muraria* [lus. monstr. microphyllum Wallr.] ... In fissuris rupium calc. Scepusii (unde a Mauksch pro *Aspl. Breynii*) et Banatus ad thermas Herculis et ad cata-

ractas Motitskenses (№ 93b); — [*ruta-muraria* var. *subtenuifolium* Christ] *Breynii* in fissuris rupium. Superiori anno sub alio nomine missum. Mauksch. (№ 93c); — *ruta muraria* [var. *Brunfelsii*] ... E fissuris rupium Scepusii, unde a Mauksch pro Polypodio triangulari (№ 94); — *ruta-muraria* [var. *Brunfelsii*]. Pinnulis subrotundo-obovatis ... (№ 94a).

[*septentrionale* (L.) Hoffm.] Acrostichum septentrionale. — A Lumnitzer (№ 95); — *septentrionale*. Tokajer Berg, Ofen, Zips, Pressburg (№ 95a).

[*trichomanes* L.] E cottu Marmaros (№ 96); — [*trichomanes*] *trichomanoides* in rupium fissuris. Ante sub alio nomine missum. Mauksch (№ 97); — *trichomanes* pinnis densis, utrinque rotundatis, subintegerrimis, ad Nagy Szőllős in monte Feketehegy (№ 97b); — *trichomanes* in fissuris rupium. Mauksch (№ 97b); — [*trichomanes*] *Acrostichum* -ne et quale? in fissuris rupium ... (Mauksch) (№ 98); — *trichomanes*. In rupibus Budae, egr. in monte Gerardi aliisque in rupibus umbrosis ad Pomász in Liptovia, Scepusio, Marmatia, in m. Feketehegy ad Nagy Szőllős etc. (№ 98a); — *trichomanes*. E. sylva Pomásziensi (№ 98b).

viride [Huds., ad var. *oblongum* Christ vergens] X. 76. — In fissuris rupium Scepusii, Liptoviae, Croatiae, velut ad viam Carolinam ..., Ravnagora, in alpe Szilág. (№ 99); — *viride* var. In alpe Petrosa. Pinnulae deltoideae, seu obtusae et inaequaliter triangulares, truncatae, basi integerrimae (№ 100); — *viride?* [!] In rupibus humidis ad vias ... am Schneeberger Urgebirg [?] Austriae 16 fl. 1802. — Rochel (№ 100a); — [*viride*] Polypodium an triangulare? auf Kalkgebirgen. Mauksch (№ 100b); — [*viride*] Trichomanes minus et tenerius C. B. P. ... D. 129. versus Szilag a Jadrina Poljana (№ 101); — *viride* ex alp. Zoliensibus. (№ 102); — (*viride*) Acrostichum -ne? et quale? in fissuris rupium montis Gross Knoll [?] — Mauksch (№ 102a); — *viride* in rupibus subalpinis Marmatiae (№ 102b); — [*viride*] E Carpatho cum Pino Mugho et Larice allat. (№ 102c).

! *Zoliense* mihi [Kit. in Kanitz Acrobrya p. 278 = *ruta-muraria* var. *zoliense* (Kit.) Heufl.] An varietas germanici ? In valle ad catarractas Motitskenses, fissuris saxi calc. inhaerens. — Egy kicsi ágat elvettem, hogy V i s i a n i tanárnak Paduába küldjem. — J a n k a (№ 91).

Athyrium

[*filix-femina* (L.) Roth var. *fissidens* (Döll.) Milde] *Polypodium* seu *Aspidium filix femina* omnibus notis. Ad officinam vitrariam Károlyianam e cottu Szathmár (№ 56); — [*filix-femina* var. *-fissidens*] *Polypodium* seu *Aspidium filix femina* E Matra (№ 56a); — [*filix-femina* var. *fissidens*] *Aspid. filix fem.* E sylvis tattensibus. Sed sori rotundati aut rotundato-ovati, nec oblongi. Paleae paucissimae (№ 56b); — [*filix-femina* var. *fissidens*] *Asp. filix fem.*, sed sori subrotundi; paleae aliquot. In sylva acerosa Bartphae (№ 56c); — [*filix-femina* var. *fissidens*] *Aspid. filix femina* Stipes basi paleaceus; paleis aliquot etiam per rhachim sparsis. Pinnulae lineares, apice acutiusculae obtusae. Sori subrotundi. In Matra ad lacum udum Fekete-tó (№ 57); — [*filix-femina* var. *fissidens*] *Aspid. filix fem.* E comitatu Baranyensi. Conveniunt, quae auctores de hac specie dicunt etc. (№ 58); — [*filix-femina* var. *fissidens*] *Asp. filix femina* Fere angusti definitione ... In sylvis Börzsönyensibus (№ 59); — [*filix-femina* lus. *rhaeticum* (Moore) Christ] *Aspidium Pontederae* ? A Mauksch submissum semel sub. nom. *Polypodii pedicullariformis* ? cum nota: In alpestribus saxosis. Pinnulis revolutis, dein sub nom. *Polyp. montani.* In saxosis alpestribus, denique sub nom. *Polypodium* an *Onoclea* ? in saxosis alpium umbrosis. A Mauksch e Scepusio (№ 53); — [*filix-femina.*] A *Polypodium* ? an *Onoclea*? A Mauksch (№ 53a); — [*filix-femina* var. *multidentatum* (Döll.) Milde] in sylvis Banatus. An Aspid. angustum Willd.... (№ 60); — [*filix-femina* var. *multidentatum*] *Polypodium felix femina.* E sylvis Marmarosiensibus (№ 60a); — [*filix-femina* var. *fissidens*] *Asp. filix femina. Polypodium trifidum* Hoffm. sub quo nomine missum a Mauksch ... (№ 61); — [*filix-femina* var. *dentatum*] *Polypodium montanum* [áthúzva]. M. (№ 119); — [*filix-femina*] (LX. Beilage 124).

Blechnum

[*spicant* (L.) Sm.] *boreale* Schwartz. *Osmunda scipant.* In sylva montis Domitru (№ 108).

occidentale [!] ... Aus England (scriptura aliena) (№ 109).

Botrychium

[*lunaria* (L) Sw.] *Osmunda Lunaria* (№ 28); — [*lunaria* f. *gracile* A. et G.] An distincta species ? (№ 28a); — [*lunaria*] *Osmunda Lunaria* in excisis silvis etiam Alpibus Jun. — Mauksch (№ 28b); — [*lunaria*] *Osmunda Lunaria* In Szitnya, copiosior in aliis montibus Schemnicz (№ 28c); — [*lunaria*] *Osmunda Lunaria* nunc *Botrychium*. In alpe Számár Croatiae et alpibus Marmat. atque Scepusii (№ 28d); — *lunaria* v. Oberschall (№ 138 Beilage.)

Ceterach

[*officinarum* Dc.] *Asplenium Ceterach*. In fissuris marmoris montis Harsány. In Banatu (№ 30); — [*officinarum*] *Asplenium Ceterach* A. 52. Ad thermas Herculis et ad speluncam taumanticam in rupibus calcareis (№ 30a); — [*officinarum*] (№ 132).

Cryptogamme

[*crispa* (L.) R. Br.] *Pteris crispa*. Böhmen — v. Sieber (№ 104); — *Onoclea crispa* cfr. Hoffm. in dumetis inundatis tota aestate. — Mauksch X. 49. *Osmunda crispa* L.[= ! *Pteris lobulata* vel *recurvata* mihi v. *cristata* Kit. in Kanitz Acrobrya p. 280). Est folium *Pedicularis palustris* [!] — Janka (№ 105); — [*crispa*] *Polypodium crispum* L. (№ 118).

Cystopteris

[*filix-fragilis* (L.) Borb. var. *acutidentatum* (Döll.) Luerss. lusus monstrosa] ! *Aspidium rhaeticum* (Kit. in Kanitz Acrobrya p. 273) № X. 72. — Stipes basi paleaceus, fusco-rufus, triang. In fissuris rupium alpestrium Scepusii (unde a Mauksch) et Liptoviae (№ 62); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia* (Hoffm.) Koch] *Polypodium* quae? In alpium petiosis. Mauksch (№ 63); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Aspidium rhaeticum* β., caeterum ut α sed pinnae oppositae ... In alpium saxosis — a Mauksch (№ 63a); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Asplenium adianthum* nigrum in fissuris rupium alpestrium (Mauksch) (№ 63b); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia* (Hoffm.)] *Polypodium* ? Aus England von Rochel (№ 64); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Polypodium*, fragile in rupibus calcareis aestate. Mauksch. — Non est secundum fig. Moris (№ 64a); — [*filix-fragilis* var.

dentata (Dicks.) Hook. + var. *angustata* (Hoffm.)] (№ 64b); — [*filix-fragilis* lus. monstr. *erosa* Rossi] *Aspidium rhaeticum* ? (Kit. in Kanitz Acrobrya p. 273) X. 73. Simile, sed pinnulis, laciniis et dentibus obtusiusculis... E Croatia (№ 65); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Polypodium cristatum* — a Lumnitzer (№ 65a); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Aspidium rhaeticum* ♀. In sylvis subalpinis montium Velebich cum A. alpino (№ 66); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Aspidium fragile?* Ambigit inter fragile et rhaeticum, quae forte varietates sunt. In sylvis montium comitatum Szathm. et Marmaros quos Avasi hegyek dicunt (№ 67); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Polypodium.* In sylvis Tattensibus (№ 67a); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia* + *var. cynapifolia*] *Aspidium fragile a.* In umbrosis ad lacus Plitvicenses Croatiae (№ 68a); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Aspidium fragile.* Ex alpibus Beregh et a Mauksch pro *Polypodio alpino* ex herbidis saxosis alpium Tatrae (№ 69); — [*filix-fragilis*] *Polyp. alpinum* in alpibus locis herbidis saxosis Mauksch (№ 69a); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Aspidium fragile.* In muris arcis vetustae Zengevár inter Pétervárad et Hosszuhetény (№ 70); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Polypodium fragile* in rupibus calc. Budae Majo (№ 70a); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Aspidium fragile b.* pinnulis inferiorum pinnarum plus minus truncatis, emarginatis aut bi-tridentatis, apice truncato. In muris vetustis arcis Zengevár ad Pécsvárad. Ad Ránk et cataractas Motitsk. in rupibus (№ 70b); — [*filix-fragilis* var. *dentata*] *Asp. fragile c.* In montis Matrae (№ 71); — [*filix-fragilis* var. *dentata*] *Aspidium fragile* X. 73. In rupibus calcareis sylvae ad pagum Tolnam, oppidum Tattam (№ 71a); — [*filix-fragilis* var. *dentata*] *Aspidium fragile.* In rupibus sylvarum budensium si recte memini (№ 71b); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Aspid. fragile* A. 54. Ad thermas Herculis in sylvis supra Piatra Kupcsegului (№ 72); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Polypodium, Aspidium fragile* e Matra. Linnaeus in definitione obrotundas... (№ 73); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Polypodium* an verumque *fragile*? In rupium fissuris. Mauksch (№ 74c); — [*filix-fragilis* var. *Huteri*] *Polypodium molle* Schreb. — M. (№ 120); — [*filix-fragilis* var. *cynapifolia*] *Polyp. fragile* — M. (№ 121); — [*filix-fragilis* var. *anthriscifolia*] *Aspidium fragile* (№ 139 Beilage).

[*montana* (L.) Berhh.] *Aspidium montanum* Willd. Sp. pl. *Polypodium* Hall. 1710. (№ 77).

[*regia* (L.) Desv. var. *alpina* (Wulf. Bernoulli)] *Polypodium regium* A Mauksch. E Scepusio. Definitio convenit (№ 74); — [*regia* var. *alpina* ?] *Polypodium filix foemina* in rupibus calcareis. Mauksch (№ 74a); — [*filix-fragilis* ?] *Aspidium regium.* A Comite Waldstein (№ 74b); — [*filix fragilis* ssp. *regia* (L.) Bernoulli] *Aspidium regium.* E rupibus calcareis Scepusii (№ 74d); — [*filix-fragilis* ssp. *regia,* ad var. *alpinam* (Wulf.) Bernoulli vergens] *Aspidium alpinum* Willd. Sp. pl. Plantae majores ad *A. fragile* accendentes. In alpibus Velebich et in pinetis subalpinis (№ 75); — [*regia* (L.) Desv. var. *alpina* (Wulf.) Bernoulli]. *Aspidium alpinum.* Definitio exacte convenit. Rachis pinnarum pinnularum marginata seu angustissimo margine alata. In Hungaria, sed nescio, ubi lectum (№ 76); — [*filix-fragilis,* ad *regiam* var. *alpinam* accedens] *Aspidium alpinum* Willd. Sp. pl. In alpibus Velebich, proprie sub alpibus in pinetis (№ 76a).

Dryopteris (+ Nephrodium).

[*austriaca* (Jacq.) Woynar. var *deltoidea* (Moore)] *Aspidium montanum?* In Hungaria lectum (№ 81a); — [*austriaca* var. *oblonga* (Milde)] *Polypodium cristatum.* In pineto supra Rahó in cottu Marmaros (№ 83); — [*austriaca* var. *oblonga*] *Polypodium cristatum* (№ 83a); — [*austriaca* var. *deltoidea*] Wälder bei Szluin, Priboj und Plissivicza (№ 84); — [*austriaca* var. *deltoidea*] *Polypodium cristatum.* In umbrosis ad Szluin, Priboj, in Plissivicza — D. 132 (№ 84a); — [*austriaca* var. *deltoidea*] *Polypodium cristatum* secundum synonyma, sed folia subbipinnata dicit L., quae bipinnata sunt. — X. 67 — Pol. pinnis ramorum pinnatis, pinnulis laxis acute sectis, spinulosis Hall. (№ 84b).

[*cristata* (L.) Gray var. *serrata* (Christ)] *Aspidium cristatum* Definitio certe et nota a variis auctoribus huic stirpi tributa conveniunt; caeterum valde simile Filici mari, ante quam, nec ante *Asp. fragile* ponendum. Quo loco legerim, non notavi. (№ 46).

[*filix-mas* (L.) Schott. f. *heleopteris* (Borkh.) Hay.] Pro *Polypodio asplenioide* missum a Lumnitzer, sed hoc longe alia stirps est! (№ 47); — [*filix-mas*] *Polypodium filix mas* In monte Papod ad Rátóth. Non florentia specimina sunt e sylvis Simeghiensi-

bus (№ 48); — [*filix-mas* f. *deorso-lobata* (Moore) Hay.] *Polypodium filix mas* In saxosis alpestribus Aug. Sept. Mauksch. (№ 48a); — [*filix-mas* f. *crenata* (Milde) Hay.] *Polypodium fontanum-filix mas* (scripsit Kitaibel) Missum a Lumnitzer sub hoc nomine (№ 48b); — [*filix-mas* f. *crenata*] (№ 48c); — [*filix-mas* f. *subintegra* (Döll.) Hay.] *Aspidium filix mas:* laciniis foliorum seu pinnarum subdentatis. Ad officinam vitrariam comitis Károlyi in cottu Szathmár (№ 49); — *filix-mas junior* ? [an *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. juvenilis ?] (№ 80); — *Polypodium* ? [Planta valde memorabilis, lusus juvenilis *Dryopteridis filicis-maris* ? vel *Cystopteridis sudeticae*?] In monte Göbla. In arboribus putridis excavatis, rarius — v. Rochel (№ 81); — [*filix-mas*] In sylvis Avasiensibus (№ 81a); — [*filix-mas* f. *crenatum*] (№ 123 Beilage).

[*fragrans* (L.) Schott] *Polypodium fragrans* Saltem sub hoc nomine missum (№ 78).

[*Linnaeana* Christens.] *Polypodium Phegopteris.* In saxosis alpestribus. Mauksch (№ 38a); — [*Linnaeana*] *Polypodium Dryopteris.* E Croatia (№ 38c).

[*montana* (Vogl) O. Ktze. = *oreopteris* (Ehrh.) Maxon.] *Aspidium,* ! *Polypodium aproximatum* mihi [vel *contiguum* Kit. in Kanitz Acrobrya p. 270] Proximum Thelypteridi, sed diversum pinnis approximatis adeo, ut laciniae sese contingant, hisque obtusis; praeterea pinnis rectis, inferioribus multo minoribus, omnibus minus profunde pinnatifidis. In sylvis Marmaros, ad Akna Rahó (№ 40).

[*phegopteris* (L.) Christens.]. *Polypodium Phegopteris.* Libera specimina lecta sunt ad Nagy Bányam in altis sylvis (№ 37).

[*Robertiana* (Hoffm.) Christens var. *crenata* Krieg.] *Polypodium Phegopteris.* A. 55. ad thermas Herculis (№ 38); — [*Robertiana*] ad cataractas Motitsk. in rupibus (№ 38b); — [*Robertiana*] (№ 38d); — [*Robertiana*] An *Polypodium oreopteris* in subalpinis ad truncos arborum cfr. Hostii Synops. [Mauksch] (№ 129 Beilage); — [*Robertiana*] *Polypodium Dryopteris.* In Merszin et Velebit (№ 130 Beilage).

[*spinulosa* (Müll.) O. Ktze.] *Aspidium dilatatum.* In Hungaria lectum, sed quo loco, non memini (№ 52); — [*spinulosa*] *Aspidium dilatatum.* Ad Debreczinum in sylva (№ 52b); — [*spinulosa*] *Asplenium adianthum nigrum* In umbrosis saxosis alpium,

Mauksch. — *Aspidium spinulosum.* In umbrosis alpium Tatrae legit Mauksch, sine fructificationis partibus, idemque Asplen. ad. nigrum nominavit (№ 50); — *Aspidium spinulosum* [!] Saltem definitione et speciminibus Scepusiensibus spectatis vix diversum. Inter plantas primas, quas collegi, erat., hinc sine dubio Budae lectum (№ 51); — [*spinulosa*] *Polypodium fragile* a Lumnitzer, non est. (№ 52a).

[*thelypteris* (L.) A. Gray var. *Rogaetzianum* (Bolle)] *Polypodium Thelipteris* — III. 59. — In humidis sylvarum Simeghiensium e. g. ad Babocsam (№ 41); — [*thelypteris* var. *incisa* (Aschers.)] *Polypodium thelipteris* varietas (fructificationem non vidi). Petiolis frondis subpilosis: etiam aliquot pilos in margine laciniarum observavi. Laciniae aliae fere integerrimae, aliae crenatae, aliae serratae. Crescit ad aquam in prato inter Grottendorf et Kállász scaturientem. (№ 41a); — *thelypteris* ad Káloz, in paludosis (№ 41b); — *thelypteris* Libera specimina sunt ex udis Cottus Sümeghiensibus, ubi in umbrosis crescit. Aus dem Láp bey Etsed. (№ 41c); — [*thelypteris*] Ex it. slavon. e paludosis (№ 41d); — *thelypteris* ex herb. M. (№ 126 Beilage).

[*Villarsii* (Bell.) Woynar.] *Aspidium rigidum.* Planta adultior ex alpe Szilág Croatiae (№ 55); — [*Villarsii*] *Asp. rigidum.* Plantae juniores. In alpe Urlay Croatiae (№ 55a); — [*Villarsii*] *Aspidium rigidum* (№ 140 Beilage).

Equisetum

! *albo-marginatum* mihi [Kit. in Kanitz: Acrobrya protophyta Hungariae (1863) p. 265]. In arenosis ad Izsák sub finem Maji [= *ramosissimum* Desf. var. *pannonicum* (W. et K. in Willd. Spec. pl. V. 1810 p. 6)]. (№ 9).

[*arenarium* Kit. vide *ramosissimum*].

[*arvense* L.] (№ 1).

hiemale (L.) ad rivos alpestres. Mauksch (№ 12).

limosum (L. = *heleocharis* Ehrh.) Majo in turfosis [Mauksch] (№ 4); — *fluviatile* L. [var. *E. limosi*] ad ripas aquarum stagnantium bey der ... Mühl — a Szontag (№ 5a); — *limosum* β [*fluviatile* L.] caule nemque florifero ramoso. E Scepusio a Szontag (№ 5).

palustre [L.] von Operschall (№ 6 et sequentes innumeratae); — *palustre* in turfosis Majo [Mauksch] (№ 7); — *palustre* In pra-

tis humidis ad Fót, Parád etc. (№ 7a); — *palustre* β In pratis humidis ad Parád specimen brevius ramis floriferis longioribus est lectum (№ 8).

! [*pannonicum* vide *albo-marginatum* et *ramosissimum*]

! [*pratense* Ehrh. =] *umbrosum* [Kit. in Kanitz Acrobrya p. 266] ad limites Styriae lectum a C. Festetics (№ 2).

[*ramosissimum* Desf. var. *pannonicum* W. et K., det. Borbás] *variegatum*. Est certe E. caule sulcato subnudo, vaginis aristatis. Hall. Helv. 1678. spectatis seu notis, seu speciminibus Mygindianis, ad quae notatur, hoc C. variegatum dici a Dick. Ad Sió-fok in humidis (№ 10); — [*ramosissimum* + *Moorei* Newm.] *variegatum?* In arenosis ad Debrecinum lectum (sunt certe specimina originalia *E. arenarii* Kit. in Kanitz Acrobrya p. 265) et ! *E. pannonici* W. et K. apud Willd. Spec. pl. V. 1810. p. 6., in Kanitz Acrobrya p. 265 (№ 11); — [*ramosissimum*] In arena nuda infra Téglás [specimen originale E. *arenarii* Kit., vide supra] (№ 11a).

silvaticum (№ 3).

Lycopodium

alpinum ? [!] Ex alp. carpaticis (№ 16).

annotinum [L.] in sylvis montis Petrosa ad Borsam (№ 17); — *annotinum* ab Hedwig (№ 17a); — *annotinum* In saxosis alpestribus umbrosissimis (Mauksch) (№ 17b); — [*annotinum*] ex alpe Kunstava (№ 17c); — *annotinum* (№ 135 Beilage).

cernuum [L.] etiam secundum specimen Mygind, von Rochel. Aus England. (№ 22).

[*clavatum* L. f. *serrulatum* Hedwig] *annotinum* a Lumnitzer (№ 14); — *clavatum* [*f. serrulatum*]. In pinetis ad viam Carolinam Croatiae (№ 14a); — [*clavatum*] E Liptovia ab Operschal (№ 14b); — *clavatum* In silvis subalpinis Oct. (Mauksch) (№ 14c); — *clavatum* ab Hedwig (№ 14d).

complanatum ? [ssp. *anceps* (Wallr.) Aschers.] ex sylvis montis Gerau mihi allata (№ 15). — [*complanatum* ssp. *anceps*] E Carpatho (№ 15a); — *complanatum* ab Hedwig (№ 15b).

inundatum. Mygind (№ 18).

[*recurvum* vide *selago*]

[*selago* (L.) № 13]; — *selago*. X. 65: Krivan. Netata Slavis. Oris [?] cum pinguedine pediculos necat (№ 24); — *selago* ab Hedwig

(№ 24a); — *selago* in sylva sub ‚alpe Petrosa (№ 24b); — [*selago*] E monte Guttin ad Kapnik (№ 25); — [*selago* var.] ! *recurvum* mihi [Kit. apud Willd. Spec. pl. V. 1810. p. 50. pro spec.; in Kanitz Acrobrya p. 267] — X. 64. — In Hungaria lectum (№ 26); — *selago* In alpibus Zoliensibus (№ 137 Beilage).

Notholaena

[*Marantae* (L.) R. Br.] (№ 29).

Ophioglossum

vulgatum [Mauksch] (№ 27 bis); — *vulgatum* a Lumnitzer (№ 27a).

Pellaea

[*auriculata* (Thbg.) Fée] *Adianthum hastatum*. England (№ 110).

Phyllitis = Scolopendrium

[*scolopendrium* (L.) Newm.] (№ 103); — [*scolopendrium*] (№ 134 Beilage).

Pilularia

globulifera [L.] ex herb. M. (№ 112).

Polypodium

aureum [L.] A. C. Waldstein (№ 33).

[*lanceolatum* L.] A Rochel qui ex Anglia accepit (№ 31).

phymatodes [L.] sub nomine P. Phymatodis datum a C. Waldstein, qui a Jacquin accepit et notavit... (№ 32).

[*serratum* Willd. lus. *cambricum* (L.) Aschers.] *vulgare* E. Sp. pl. Willd. P. cambricum Sp. pl. Linn. Vienna missum (№ 35).

vulgare [L.] in cottu Scepus., Liptov., Zoly., Hont., Heves (Matra), Abaujvár (ad Ránk), Pesth (Budae, ad Visegrád) (№ 34); — [*vulgare*] in fageto montis Fekete h. ad N. Szőllős (№ 34a); — *vulgare* Engelfuss in fissuris rupium. Mauksch (№ 128 Beilage).

Polystichum

[*adiantiforme* (Forst) J. Sm.] a Rochel datum (№ 79).

[*angulare* vide *setiferum*].

[*lobatum* (Huds.) Presl] *Aspidium aculeatum* E monte Tlszta in cottu

Thurócz (№ 44a); — [*lobatum* + *setiferum* (Forsk) Moore] *Polypodium aculeatum*. — A. 56. — Ad thermas Herculis (№ 45); — [*lobatum*] *Aspidium aculeatum* (№ 125 Beilage).

[*lonchitis* (L.) Roth] *Aspidium* ante hac *Polypodium Lonchitis*. In alpe Petrosa Chocs, Plissivicza, Badány, aliisque Velebich (№ 39); — [*lonchitis*] *Aspidium lonchitis* (№ 127 Beilage).

! [*setiferum* (Forsk.) Moore] *Aspidium angulare* (Kit. apud Willd. Sp. pl. [V. 1810 p. 257; in Kanitz Acrobrya p. 270 saltem pro p.] Moris fig. ad rhaeticum citata convenit. Ad thermas Herculis. Huic certe definitio a Willd. l. c. data convenit (№ 42); — [*setiferum*] *Aspidium angulare* mihi. A. lobato Smithii Fl. brit. proximum. In sylvis Velebich et in Merszin (№ 43); — [*setiferum*] *Polypodium aculeatum* In sylvis supra Merkopail, ad viam Carolinam, in alpe Szilág et in sylvis montium Velebich (№ 44).

Pteridium

[*aquilinum* (L.) Kuhn] *Pteris aquilina*. In sylvis omnium provinciarum, copiosissima in montana Croatia. Etiam in subalpinis occurrit, ibidem fructificationem non proferens (№ 106); — [*aquilinum*] An *Pteris aquilina?* in subalpinis. Fructificationem nullo anni tempore deprehendo. 1800 — Mauksch (№ 106a); — [*aquilinum*] Filicem marem et foeminam, item Pteridem hic vocant: Weiber- Gramm [?] — Mauksch (№ 106b); — [*aquilinum* f. *umbrosum* (Borb.) Luerss.) *Pteris aquilina* junior? E sylva tattensi (№ 107); — [*aquilinum*] Pteris aquilina — A Lumnitzer (№ 133 Beilage).

[**Pteris** confer *Cryptogramme, Pteridium*)

Salvinia

[*natans* (L.) All.] In paludibus ad Danubium in Cottu Tolnensi et Albensi (№ 113); — *natans* In aquis Temesii versus Csákova (№ 113a).

Selaginella

[*denticulata* (L.) Lk.] *Lycopodium denticulatum* (№ 116).

[*helvetica* (L.) Spring.] *Lycopodium helveticum*. Sub rupibus calcareis ad thermas Herculis in itinere 2-do. Specimina Mygindi con-

veniunt (№ 23); — [*helvetica*] *Lycopodium helveticum* E Chots (Rochel) (№ 23); — [*helvetica*] (№ 115, 136 Beilage).

[*rupestris* (L.) Spring.] *Lycopodium rupestre* (№ 21, 114).

[*sanguinolenta* (L.) Spring.] *Lycopodium sanguinolentum* — M. (№ 20, 122).

[*selaginoides* (L.) Lk.] *Lycopodium selaginoides* in summis alpibus [Mauksch] (№ 19).

Woodsia

[*ilvensis* (L.) R. Br.] *Acrostichum ilvense* In rupibus montis Szitnya (№ 36); — [*ilvensis*] *Polypodium ilvense* In fageto 7-trionalis lateris m. Feketehegy ad N. Szőllős (№ 131 Beilage).

Felelös kiadó: Tasnádi Kubacska András.
Bethlen-nyomda Rt. — Müszaki igazgató: Lombár László.

BIBLIOTHECA ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE
MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA KÖNYVTÁRA
BUDAPEST