

## Versuch eines natürlichen Systemes der Mollusken.

Von

Dr. med. Hermann v. Ihering in Göttingen.

---

Die folgenden Zeilen sind bestimmt, die Aufmerksamkeit der geehrten Fachgenossen auf ein demnächst erscheinendes Werk von mir zu lenken, welches den Titel „Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken von Dr. H. v. Ihering, Leipzig bei W. Engelmann“ führen wird. Es ist die Frucht mehrjähriger angestrebter, in Neapel, Kiel und Hellebäck (an der Küste von Seeland), sowie an sehr reichem Materiale von Alkoholthieren angestellten Untersuchungen über die Anatomie der Mollusken, namentlich der Gastropoden, zu deren Systematik es einen Beitrag liefern soll.

Je genauer ich mit den Organisationsverhältnissen und der individuellen Entwicklungsgeschichte (Ontogenie) der Mollusken bekannt wurde, um so mehr drängte sich mir die Ueberzeugung auf, dass eine wirklich wissenschaftliche vergleichende Anatomie der Mollusken noch durchaus nicht existirt. Auch jetzt, wo meine Untersuchungen eine Ausdehnung gewonnen haben, in Folge deren es, namentlich unter den Gastropoden, nur noch wenige Familien gibt, deren Anatomie ich nicht an einem oder meist zahlreichen Vertretern kennen zu lernen Gelegenheit gehabt hätte, und wo man mir daher einige Berechtigung zum Urtheilen einräumen wird, muss ich jene Behauptung entschieden aufrecht erhalten. Wohin man sich auch wendet, ob Schale, Muskulatur, Darmtractus, Geschlechtsapparat oder was es auch sei, nirgends auch nur ein einziges Organsystem, das so durchgearbeitet wäre, dass wenigstens das Fundament existirte! Ein solch ungünstiger Zustand wird

denjenigen weniger überraschen, der eine Vorstellung hat von den Umwandlungen, welche die vergleichende Anatomie durch die Descendenzlehre erfahren, die ihr eigentlich erst ihren geistigen Inhalt gegeben. Der Begründer und Meister dieser wissenschaftlichen vergleichenden Anatomie ist unbestritten Carl Gegenbaur. So fruchtbar nun auch die Thätigkeit von Gegenbaur und seinen zahlreichen Schülern schon gewesen, so ist dieselbe doch bisher fast ganz auf die Vertebraten beschränkt geblieben. Zwar bieten Gegenbaur's „Grundzüge der vergleichenden Anatomie“ auch für die Mollusken sehr viel mehr als ein Lehrbuch zu geben pflegt, allein für alle jene Ansichten und geistvollen Hypothesen fehlt doch noch die empirische Grundlage. Eine solche zu schaffen habe ich mir zur Aufgabe gesetzt, und das angezogene Werk soll ein erster Beitrag in diesem Sinne sein. Doch ist der Inhalt desselben darauf nicht beschränkt, da ich in ihm zugleich die Anschauungen über das System der Mollusken darlegen werde, zu denen mich meine Studien über die gesammten Organisationsverhältnisse und die Entwicklungsgeschichte der Mollusken geführt haben.

Bildeten vergleichend anatomische Studien den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen, so bin ich fast unbeabsichtigter Weise immer mehr und mehr auch zur Berücksichtigung der Systematik getrieben worden. Die Unterstützung, die ich von vielen Seiten, in ganz hervorragender Weise aber durch die Güte des Herrn Etatsrath Steenstrup vom Kopenhagener Museum erfahren habe, setzte mich in den Stand, meine anatomischen Entdeckungen auch für die Systematik, namentlich für diejenige der „Prosobranchien“ zu verwerthen. Für die Mehrzahl derjenigen Zoologen, welche sich mit Systematik befassen, ist die vergleichende Anatomie eine Terra incognita. Und doch gibt es heutigen Tages wohl kaum noch Zoologen, die nicht bereitwilligst einräumen, dass als ein natürliches System nur dasjenige

bezeichnet werden könne, welches nicht ein oder einige besonders leicht zu untersuchende Merkmale, sondern die gesammten Organisationsverhältnisse berücksichtige. Nur die praktischen Schwierigkeiten, welche der Realisirung dieser Principien im Wege stehen, haben bisher ihre Durchführung für die Mollusken verhindert. Wenn ich mich nun dieser Arbeit unterzogen habe, so wird es einer Rechtfertigung meines Standpunktes wohl nicht bedürfen. Die Ueberzeugung, welche sich bei meinen Untersuchungen immer mehr bei mir befestigt hat, ist die, dass ein Fortschritt in der Erkenntniss der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken wie aller übrigen Metazoen (i. e. alle Thiere excl. Protozoa) nothwendiger Weise anknüpft an die Forderung der vergleichenden Anatomie. Unsere moderne Zoologie ist eine morphologische Wissenschaft und mit vollem Rechte. Weit davon entfernt, darin eine verkehrte Einseitigkeit zu sehen, sollte man eher strenger als bisher auf die Ausrottung ungehöriger physiologischer Anschauungen dringen. Sie stecken den meisten Zoologen noch viel zu sehr im Kopf, und haben uns sicher viel mehr Schaden wie Nutzen gebracht. Man verstehe mich nicht falsch. Es liegt mir gewiss fern, den Organismus ohne Rücksicht auf die Bedingungen betrachten zu wollen, unter denen er lebt, und ich glaube sogar, dass man nur da die obwaltenden morphologischen Differenzen verstanden oder bis zu einem gewissen Grade erklärt zu haben sich einbilden darf, wo man die äusseren Factoren erkannt hat, unter deren Einwirkung man sich sie entstanden zu denken hat. Allein dadurch wird die Bedeutung jener physiologischen Anschauungen auf die Erklärung der anatomischen Charaktere beschränkt. Soweit aber die Erkenntniss dieser Merkmale selbst die Aufgabe der Zoologie ist, soweit es sich darum handelt auf dem Wege der Vergleichung die homologen Gebilde zu erkennen und aus dem Grade der

Uebereinstimmung oder der Verschiedenheit den Massstab zu gewinnen für die Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse, mit einem Worte für die Ermittlung des natürlichen Systemes, kann physiologischen Gesichtspunkten durchaus keine Berechtigung eingeräumt werden. So naheliegend und einfach diese Betrachtungen erscheinen, so sind sie doch leider noch weit davon entfernt, die gebührende Berücksichtigung in der Systematik der Mollusken gefunden zu haben. Es war einer der folgenschwersten Missgriffe Cuvier's, den Athmungswerkzeugen bei der Classification eine so hohe Bedeutung beizumessen, denn kein Organsystem ist weniger geeignet der Classification zu dienen, als das der Respiration. Dennoch blieb Cuvier davor bewahrt, die Cyclostomaceen von den Pectinibranchien zu entfernen, und er billigte es keineswegs, als Ferrussac sie zu einer Ordnung der Pulmonata operculata erhob. Erst in letzterer Zeit hat sich mehr und mehr die Ueberzeugung geltend gemacht, dass diese Gruppe eine unnatürliche, dass sie mit den übrigen Pectinibranchien zu verbinden sei. Aber noch existirt sie im Systeme der „Prosobranchien“ als Unterordnung der luftathmenden Neurobranchien, ja noch haben wir eine ganze Ordnung von Luftathmern, von Pulmonaten! Und doch ist das physiologische Moment der Luftathmung das einzige gemeinsame Merkmal dieser Ordnung. Meine Untersuchungen haben mir gezeigt, dass die Lunge von *Helix* derjenigen von *Limnaeus* nicht homolog ist, dass die Heliceen durch die Peronien zu den Nudibranchien hinführen, die *Limnaen* aber von Tectibranchien abstammen. Die Lunge der *Peronia* ist der modificirte Endabschnitt der Niere, und dasselbe gilt von den meisten andern Heliceen, nur ist es da meistens durch Verbindung mit dem After zur Bildung einer Cloake gekommen; es ist die Lunge der stylommatophoren Pulmonaten eine erweiterte Cloake oder ein erweiterter Ureter,

wogegen die Lunge der basommatophoren Pulmonaten eine der Kieme verlustig gegangene Kiemenhöhle ist. Damit ist das einende Band der Ordnung der Pulmonaten zerrissen, und eine fernere Beibehaltung dieser Ordnung ist absolut unzulässig. Wie ungeeignet gerade die Athemwerkzeuge zur systematischen Verwerthung sind, zeigen namentlich auch die „Prosobranchien.“ Denn abgesehen von den schon erwähnten Neurobranchien kennen wir jetzt aus den verschiedensten Familien einzelne oder zahlreiche Formen, welche sich unter Schwund ihrer Kieme der Luftathmung angepasst haben, so die Ampullarien, so viele Littoriniden (besonders das Genus *Cremnoconchus*) und einzelne Cerithien (z. B. *Cerithidea obtusa* nach Stoliczka). Vom morphologisch-zoologischen Standpunkte aus kann daher dem Umstande, ob eine Schnecke bei der Athmung ihren Sauerstoff der Luft oder dem Wasser entnimmt, kein Gewicht beigelegt werden.

Eine andere nicht minder unberechtigte physiologische Anschauung, welcher man auch gegenwärtig noch häufig begegnet, ist die Scheidung der marinen Gattungen von den im Süßwasser lebenden. Und doch stammen letztere ebenso sicher wie die „Pulmonaten“ in letzter Instanz von marinen Schnecken oder Muscheln ab. Ja auch jetzt noch ist die Scheidung oft eine undurchführbare, da z. B. eben sowohl Neriten in den Flussmündungen, als auch gelegentlich Neritinen im Meer angetroffen werden (nach Quoy u. Gaimard). Ist aber die Anpassung eine vollständige und hat sie zu erheblichen morphologischen Differenzen geführt, nun so stützt sich darauf, nicht aber auf die Beschaffenheit des Wohnortes die Abtrennung der betreffenden Gattungen oder Familien von den nächstverwandten marinen. Der einfache Umstand aber, dass diese Gattung oder Familie marin, jene fluviatil ist, kann vom morphologischen Standpunkte aus nie gegen ihre Verwandtschaft geltend

gemacht werden. Ein anderer Standpunkt als dieser morphologische, darf aber, wie bemerkt, auch für die Mollusken nicht eingenommen werden, will man zu einer bessern Erkenntniss ihres natürlichen Systemes und ihrer Phylogenie gelangen. Bei den Würmern hat man längst die auf physiologische Merkmale gegründete Ordnung der Eingeweidewürmer fallen lassen, und ebenso steht es bei den übrigen Typen, und es entspricht daher ganz dem niederen Stande unserer Kenntnisse von der Organisation der Gastropoden, dass hier noch solche, man möchte fast sagen mittelalterliche Auffassungen floriren. Ich wiederhole es ausdrücklich, dass durch meine Untersuchungen die Athemwerkzeuge sich als ganz besonders ungeeignet für die classificatorische Verwerthung erwiesen haben.

Sehen wir uns nun nach denjenigen Merkmalen um, welche an erster Stelle Berücksichtigung verdienen, so möchte vor Allem wohl das hervorzuheben sein, dass hier derjenige Gesichtspunkt zunächst massgebend sein muss, den schon Cuvier als den der „subordination des caractères“ hinstellte, wonach die für die Aufstellung der grösseren Abtheilungen des Systemes heranzuziehenden Merkmale den wichtigsten Organsystemen zu entnehmen sind, und die Benutzung der minder bedeutungsvollen und mehr variablen Organe auf die Begrenzung der kleineren und untergeordneten systematischen Gruppen zu beschränken ist. Man wird mithin auf etwaige Aehnlichkeit im Bau der Schale oder der Beschaffenheit der Radulazähne kein Gewicht zu legen haben, wenn die anatomische Untersuchung der betreffenden Thiere lehrt, dass sie ganz verschiedenartig gebaut sind, und dass die Differenzen in den Verhältnissen der inneren Organisation so bedeutungsvolle sind, dass die Annahme einer nahen Verwandtschaft ausgeschlossen wird. In einem solchen Falle wäre also die Aehnlichkeit in der Beschaffenheit der Schale eine zufällige

und nicht auf gemeinsame Abstammung zurückführende, sie wäre eine Analogie, keine Homologie. Die Entscheidung ob eine Aehnlichkeit auf Analogie oder auf Homologie beruhe ist die schwierigste, aber auch die erste und wichtigste Aufgabe für die Zoologie, sofern die Ermittlung des natürlichen Systemes ihr Ziel bildet.

So gewiss jenes Princip der Subordination der Charaktere im Ganzen als ein richtiges angesehen werden darf, so kann doch jetzt von einer solchen Durchführung desselben, wie das zu Cuviers Zeiten statthaft war, nicht mehr die Rede sein, da jetzt für uns der Ausdruck „Verwandtschaft“ nicht mehr eine bloss figürliche sondern eine ganz positive Bedeutung hat. Es dürfen daher die grossen, bei Berücksichtigung der wichtigsten Organsysteme erhaltenen Abtheilungen nicht mehr einander ohne Weiteres gegenüber gestellt werden, es ist vielmehr die Frage zuvor zu untersuchen, ob jene Differenzen nicht möglicher Weise auf einander zu beziehen sind, ob nicht die eine Formenreihe aus der anderen hervorgegangen sein kann. Es ist einleuchtend, dass nach der Beantwortung dieser Frage die Bedeutung sich richten muss, welche man den so erhaltenen Abtheilungen im Systeme beizulegen hat. Aus diesem Grunde nun kann ich denjenigen Zoologen mich nicht anschliessen, welche die Beschaffenheit des Geschlechtsapparates als erstes Eintheilungsmoment verwerthen. Die so gebildeten Gruppen erweisen sich beim Studium der gesammten Organisationsverhältnisse als entschieden unnatürliche, ja für eine Abtheilung der Mollusken, die Lamellibranchien, lässt sich dieses Princip durchaus nicht durchführen. Man müsste, wollte man es versuchen, nicht etwa nur nahe verwandte Familien, sondern selbst die Arten einzelner Gattungen von einander trennen (z. B. in Pecten und Cardium), ja selbst innerhalb derselben Species kommt neben der Trennung der Geschlechter auch der Hermaphroditismus

vor. Es ist daher hier ganz unmöglich, der Art der Sexualität systematische Bedeutung beizumessen. Es fragt sich daher, ob man diese Verhältnisse einfach als thatsächliche hinzunehmen gezwungen ist, oder ob es gelingt, die Momente ausfindig zu machen, durch welche dieselben in einfacher Weise ihre Erklärung finden. Ich glaube, dass diess durch folgende Betrachtungen möglich ist.

Der Zustand der Trennung der Geschlechter, die Diclinie, kann, wie mir scheint, aus demjenigen des Hermaphroditismus auf zweierlei Weise entstehen, je nach der Beschaffenheit des Geschlechtsapparats. Bei den monöcischen Zwittern, bei denjenigen also, welche wie u. a. manche Lamelli-branchien, in demselben Individuum räumlich von einander getrennte männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen enthalten, kann es offenbar dadurch zur Diclinie kommen, dass sich ein Dimorphismus der Individuen in der Art ausbildet, dass bei einem Theile derselben der Hoden, beim anderen Theile der Eierstock verkümmert. Bei denjenigen Zwittern aber, welche nur eine einzige einfache Zwitterdrüse besitzen, leitet nicht die örtliche, sondern die zeitliche Trennung der männlichen und weiblichen Geschlechtsreife den Zustand der Diclinie ein. Bei den hierhin gehörenden Zitterschnecken hat man ganz allgemein constatiren können, dass die männliche Geschlechtsreife der weiblichen vorausgeht, so dass die Zwitterdrüse zuerst als Hoden, dann als Eierstock functionirt. Diese zeitliche Trennung der männlichen und weiblichen Geschlechtsreife kann man mit einem der Botanik entlehnten Ausdrücke als Dichogamie bezeichnen. Sie ist also bei den Zitterschnecken immer eine protandrische. In der Dichogamie nun, glaube ich, hat man den ersten Schritt zur Trennung der Geschlechter zu sehen, indem man sich die Ausbildung eines solchen Dimorphismus der Individuen vorzustellen hat, durch den es dazu kommt, dass bei den einen die männliche Ge-



schlechtsreife sich in ihrer Zeitdauer verlängert, bei den anderen aber so sehr verkürzt, dass sie keine praktische Bedeutung mehr behält. Nur auf diesem Wege, scheint mir, ist es verständlich, wie aus hermaphroditischen *Pteropoden* die diclinischen *Cephalopoden* sich haben entwickeln können, und wie bei den Lamellibranchien nahe verwandte Gattungen bald hermaphroditisch, bald diclinisch sind, wobei vergleichend anatomisch Hoden, Eierstock und Zwitterdrüse als völlig homologe Gebilde erscheinen. Dass die Annahme der Ausbildung eines so überaus vortheilhaften Dimorphismus an und für sich nichts unwahrscheinliches enthält, wird man zugeben, wenn man bedenkt, dass selbst an so unwichtigen Theilen, wie dem Operculum, gelegentlich ein Dimorphismus beobachtet wird, — so nach Quoy und Gaimard bei manchen Cerithien — ja dass wir sogar Arten kennen, bei denen die Radulaplatten des Weibchens anders gestaltet sind wie die des Männchens, — bei den Nassaceen nach Troschel — worin doch wohl Niemand eine Wirkung von sexueller Zuchtwahl wird erblicken wollen.

Nach dem eben Bemerkten ist es ohne Weiteres klar, dass eine Eintheilung der Mollusken nach dem Geschlechtsapparate nicht eine natürliche genannt werden kann. Fragt man mich, welches Organsystem durch meine Untersuchungen sich als das wichtigste herausgestellt habe, so muss ich unbedingt sagen das Nervensystem. Trotzdem wäre es meiner Meinung nach entschieden falsch, nun schlechthin das Nervensystem überall als das massgebende Organ hinzustellen. Denn auch bei dem Nervensystem kommt es in zahlreichen Fällen zu einer Aehnlichkeit, die nur Analogie ist. Ich habe das empfindlich genug durch einen von mir selbst begangenen Fehler erfahren müssen. Ich glaubte nämlich früher die fast vollkommene Uebereinstimmung im Nervensystem von *Helix* und *Limnaeus* im Sinne einer

nahen Verwandtschaft deuten zu müssen. Mit der zunehmenden Ausdehnung meiner Untersuchungen musste ich mich aber davon überzeugen, dass das ein, wie mir scheint, freilich sehr verzeihlicher Irrthum war, ein Fehler, den ich um so mehr bedaure, als er für Andere verhängnissvoll wurde und mir so Anerkennung — durch Simroth — verschaffte, wo ich Tadel verdient hätte. Es ist immer eine missliche Sache, Verwandtschaftsbeziehungen zu beurtheilen, wenn man nur eine ganz beschränkte Anzahl von Gattungen aus eigener Anschauung kennt. Wenn man nichts anderes untersucht hat, als die Vertreter einiger wenigen Gattungen, etwa beispielsweise nur *Helix*, *Arion*, *Limax*, *Limnaeus* und *Planorbis*, so haben die Abstractionen, auf deren Grund man die systematische Stellung beurtheilt, eine ganz ungenügende Basis. So sind beispielshalber gerade *Limnaeus* und *Planorbis* unter allen den mit ihnen direct verwandten Formen die am meisten modificirten, die am wenigsten für solche Vergleichenungen geeigneten. Lernt man nun aber auch die anderen basommatophoren Pulmonaten kennen, so tritt die vermeinte Aehnlichkeit zwischen *Limnaeus* und *Helix* immer mehr zurück, bis man durch Gattungen, welche noch die Kieme in der Kiemen- oder Lungen-Höhle besitzen, unmittelbar von *Ancylus* bis zu *Umbrella* geführt wird. Von *Umbrella* zu *Siphonaria*, von da durch *Gadinia* zu *Ancylus* ist jedesmal nur ein kleiner Schritt, der vollkommen erlaubt, die Homologieen aller einzelnen Organsysteme sicher zu verfolgen und ebenso ist die Verwandtschaft der *Limnaeiden* und der *Auriculiden* eine sehr nahe. Hätte man aber die an der Seeküste lebenden *Auriculiden*, deren Ontogenie noch ganz mit derjenigen der *Tectibranchien* übereinstimmt, zum Ausgangspunkte genommen, oder *Ancylus*, so würde man kaum darauf gekommen sein, die *Limnaeiden* für nahe Verwandte der *Heliceen* zu halten. So muss im Allgemeinen die Berücksichtigung eines einzelnen Organ-

systemes, die directe Vergleichung zweier ziemlich verschiedenartigen Gattungen leicht und häufig irre führen, während bei hinreichender Ausdehnung der Untersuchungen die Auffindung der nahe verwandten Formen mit Sicherheit gelingt. Hat man so zwei verschiedene Gruppen, von denen zu untersuchen steht, ob und in welchem Zusammenhange sie unter einander stehen, und von denen etwa die eine mit a—z, die andere mit A—Z bezeichnet werden mag, so meine ich, ist es zu gewagt, direct p mit P, t mit b zu vergleichen, während man sicher zum Ziele gelangt, wenn man von b zu c, von c zu d u. s. w., oder von P zu O, von O zu M u. s. w. geht. Dann wird man sich überzeugen können, ob eine Aehnlichkeit zwischen p und P wirklich auf Homologie beruht, oder ob etwa die betreffenden zu vergleichenden Organe in D und d so different sind, dass an eine Vergleichung nicht gedacht werden kann. Man sieht dann schliesslich ein, welches Verhalten des betreffenden Organes in jeder Gruppe das primäre, oder aus welchen anderen Organen unter Wechsel der Function durch Anpassung an besondere Lebensverhältnisse es hervorgegangen ist. Ueberzeugt man sich so, dass beispielsweise die Lunge der Heliceen aus einer Erweiterung des Ureter, diejenige von Linnaeus aber aus einer Kiemenhöhle entstand, so kann selbstverständlich nicht mehr davon die Rede sein, zwei so verschiedenartige Formen direct neben einander zu stellen, gleichviel wie weit die Aehnlichkeit in einzelnen Gattungen gehen mag. Denn diese Aehnlichkeit, selbst wenn sie zur vollen Uebereinstimmung im Baue der betreffenden Organe führen sollte, ist und bleibt eine Analogie. Das natürliche System aber muss auf Homologieen gegründet sein! Je genauer man mit allen Organsystemen der Mollusken bekannt wird, um so mehr und mehr überzeugt man sich davon, dass es verkehrt ist, in jeder Aehnlichkeit die Andeutung einer Verwandt-

schaft sehen zu wollen, dass vielmehr in den verschiedenartigsten Gruppen ähnliche oder gleiche Organe entstehen können. Allein aus der Lagerung und dem anatomischen Bau eines Organes lässt sich nicht immer seine Homologie mit ähnlichen beweisen oder widerlegen. Es gehört noch dazu die Verfolgung des betreffenden Organes auf dem Wege der vergleichenden Anatomie durch die ganze Reihe der nächststehenden Gattungen, durch welche erst sich herausstellen kann, ob die Aehnlichkeit auf eine gemeinsame Abstammung darf bezogen werden oder ob die betreffenden Organe sich aus ganz verschiedenartigen Theilen hervorgebildet haben und unabhängig von einander entstanden sind. Ja noch mehr, es ist meinen Erfahrungen nach zu gewagt, sich bei vergleichend anatomischen Untersuchungen auf ein einzelnes Organ zu beschränken, es bedarf vielmehr jede derartige Untersuchung der beständigen Controle durch die Berücksichtigung der anderen Organsysteme. Ob das einfachere Verhalten das ursprüngliche ist, oder ob es durch Rückbildung aus dem höheren entstand, ist im einzelnen Falle durchaus nicht immer bei Berücksichtigung nur eines Organsystemes zu entscheiden, während vielleicht ein anderes die unzweideutige Auskunft giebt. Durch die Forderung, dass man bei vergleichend anatomischen Untersuchungen sich nicht an ein einzelnes Organsystem halten dürfe, sondern beständig die anderen mit verfolgen müsse, wird freilich die Untersuchung sehr erschwert, allein das ist ein Gesichtspunkt, der nicht in Betracht kommen darf, wenn man zu wirklich gesicherten Resultaten kommen will.

Unter solchen Umständen ist allerdings der Begriff der Homologie, wie er bisher gefasst war, nicht mehr ausreichend. Wird man auch fernerhin Organe, die nach Bau und Lagerung mehr oder minder vollkommen übereinstimmen, als homologe zu bezeichnen haben, so ist doch eine Scheidung derselben in zwei Gruppen nöthig, je nach-

dem die Aehnlichkeit auf wahrer Verwandtschaft beruht oder nicht. Nur solche Organe, deren Aehnlichkeit in Bau und Lagerung in gemeinsamer phylogenetischer Abstammung ihren Grund hat, kann man homolog im strengen Sinne des Wortes nennen. Ich möchte für diese Homologie den Unternamen der Homogenie vorschlagen, dagegen solche Organe, deren anatomische Uebereinstimmung nicht auf gemeinsame Abstammung zurückgeführt werden kann, welche unabhängig von einander oder aus heterologen Organen sich entwickelt haben, homöogenetische nennen. Analoge Theile, deren Aehnlichkeit nur auf der Uebereinstimmung in der Function beruht, wären, um einige Beispiele anzuführen, Kiefer, Penis, Lunge einer Lungenschnecke und eines Säugthieres, homöogenetische Theile wären die Schale und der hufeisenförmige Spindelmuskel von Patella und Siphonaria, der Penis der Chiastoneuren und der Orthoneuren (cf. unten), die Kieme der Tectibranchien und vieler Pectinibranchien, die Fühler und die Mundmasse der Arthrocochliden und der Platycochliden (cf. unten). Homogenetische Theile aber wären die Kiemenhöhle der Tectibranchien und die Lunge der Limnaeiden und wenn meine Ansichten richtig sind, die verästelte Leber der Aeolidien und der Darm der dendrocölen Turbellarien, die verzweigte Niere von Tethys und das „Wassergefässsystem“ der Turbellarien.

Auf Grund dieser allgemeinen Anschauungen habe ich mir überall meine Ansicht darüber zu bilden gesucht, welche Gattungen in einer bestimmten Gruppe am meisten modificirt sind, welche das ursprüngliche Verhalten am reinsten conservirt haben und wo daher die Verbindungsglieder zu suchen sind. In dieser Weise hat sich gänzlich frei von irgend welchen vorgefassten Meinungen aus der Summe aller meiner Erfahrungen ganz allmählich das System mir herangebildet, welches ich jetzt vorzulegen in der Lage bin. Zur richtigen Würdigung desselben muss ich jedoch

noch Folgendes vorausbemerken. Als das für die systematische Beurtheilung wichtigste Organsystem hat sich mir im Allgemeinen das Nervensystem herausgestellt. Die Beschaffenheit desselben liegt einer Anzahl meiner Gruppen als Hauptmerkmal zu Grunde. Indem ich dasselbe so in den Vordergrund schiebe, bemerke ich jedoch ausdrücklich, dass damit nun nicht im Entferntesten an die Systematiker die Forderung gerichtet wird, sich in Zukunft auch mit der Anatomie des Nervensystemes zu befassen. Im Gegentheile muss das Nervensystem gerade, weil es in seiner Zusammensetzung im Allgemeinen so constant erscheint, in seiner Verwerthung für das System nothwendig auf die Verwendung bei Aufstellung der grösseren Gruppen beschränkt bleiben. Wenn man bedenkt, dass hinsichtlich des Nervensystemes, und ebenso bezüglich der übrigen inneren Organisationsverhältnisse zwischen *Fusus antiquus*, *Buccinum undatum* und *Nassa reticulata* kaum irgend ein nennenswerther Unterschied besteht, so wird man ohne Weiteres einsehen, dass die Bedeutung des Nervensystemes nur für die Aufstellung der grossen Gruppen und die Frage nach dem Zusammenhange derselben in Betracht kommen kann, innerhalb deren aber die äusseren Charaktere des Thieres, vor Allem aber Schale und Radula in vollem Umfange in ihrem Rechte bleiben. Es scheint mir im Gegentheile, als ob eine solche Absteckung der grösseren Grenzen für jene Gebiete eine werthvolle Hülfe bilden müsse, welche sie verhindert in zahlreichen Fällen Aehnlichkeiten für Verwandtschaft zu halten, wo eine solche mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann.

Sehen wir uns nach denjenigen Classificationsversuchen um, welche augenblicklich massgebend sind, so muss man einräumen, dass mein System keinen besser vorbereiteten Boden hätte wünschen können. Ganz allgemeine Geltung hat für die Eintheilung der Gastropoden augenblicklich die

Milne Edwards'sche Aufstellung der „Proso- und Opisthobranchien.“ Dieselbe ist aber, wie u. a. Troschel treffend hervorgehoben hat, eine so unnatürliche und unhaltbare, dass lediglich der Mangel an besseren Systemen sie noch aufrecht zu halten vermochte. Man weiss, dass ausser den Prosobranchien auch die Cephalopoden und die „Pulmonaten“ prosobranch sind, dass ausser den Opisthobranchien auch die Pteropoden und manche Pulmonaten — Peronia und, wie ich gefanden, auch Veronicella — opisthobranch sind, und das hätte genügen müssen zur Verwerfung eines solchen Eintheilungsversuches. Ich glaube aber, dass sich kaum noch ein Vertheidiger desselben finden wird, nachdem durch meine Untersuchungen constatirt ist, dass es auch viele prosobranche „Opisthobranchien“ gibt, wie z. B. Gasteropteron und Akera.

Was nun die weitem Eintheilungsprincipien betrifft, so steht da vor Allem die Radula im Vordergrunde, und besonders die Prosobranchien, meine Arthrocochliden werden gegenwärtig nur nach der Radulabewaffung in Untergruppen zerlegt. Es trat daher an mich die Frage heran, werden durch die anatomischen Untersuchungen jene Zungen-Abtheilungen als natürliche erkannt oder nicht? In dieser Hinsicht kann ich nun entschieden versichern, dass durch die Kenntniss der Anatomie gezeigt wird, dass die durch die Radula geschaffenen Gruppen in vielen Fällen weit von einander entfernt stehende Gattungen in unnatürlicher Weise vereint haben, und dass daher der Widerstand, den die Conchyliologen gegen eine solche ausschliessliche Radulasytematik so vielfach geleistet haben, in vieler Hinsicht ein durchaus berechtigter war. Eine ganz unnatürliche Gruppe sind Troschels Taenioglossen, und ebenso steht es mit den Rhipidoglossen. Dagegen sind andere Abtheilungen, wie die Rhachiglossen und die typischen Toxoglossen sehr gute und werthvolle Gruppen. Auch die

Ptenoglossen haben sich wenigstens hinsichtlich der von mir untersuchten Janthiniden und Solariden als eine wohlbegründete Gruppe erwiesen, während ich allerdings vermüthe, dass die Scalariden den Turritelliden nahe stehen möchten. Nur darin kann ich Troschel nicht beistimmen, dass er darnach trachtet, den einzelnen Abtheilungen eine möglichst scharfe Abgrenzung zu geben, statt umgekehrt zu untersuchen, ob oder wo und wie sie etwa in irgend einem Zusammenhange stünden, ob nicht einzelne Formen als Zwischenglieder sich erwiesen. Dass solche in der That sich finden, kann gegenwärtig nicht mehr bestritten werden. Für die Beurtheilung der Abstammung der Cyclostomaceen von Rhipidoglossen hat Troschel selbst reiches Material geliefert und ebenso hat Troschel jetzt das Vorhandensein solcher Zwischenformen für die Toxoglossen eingeräumt, welche er früher für eine besonders unvermittelt allen übrigen gegenüberstehende hielt. So charakteristisch auch das Gebiss eines *Conus* ist, so dürfen doch jetzt die Toxoglossen als eine zu den Rhachiglossen Beziehungen bietende Abtheilung bezeichnet werden, seitdem man nicht nur Rhachiglossen mit rudimentären Mittelplatten in den Columbellen, sondern durch Stimpson u. a. auch Toxoglossen mit rudimentärer Mittelplatte in den Clavatulinen kennen gelernt hat. Minder leicht erscheint die Ableitung der Rhachiglossen von Taenioglossen. Denn wenn man auch Taenioglossen ohne Seitenplatten kennt, so stehen diese doch, wie Troschel mit vollem Recht hervorgehoben, den Taenioglossen noch sehr viel näher. Aber andererseits ist auch die Behauptung, das Taenioglossengebiss sei campylodont, das der Rhachiglossen orthodont in dieser allgemeinen Fassung entschieden ungenau, da auch bei zahlreichen Rhachiglossen die Zähne nicht vom hinteren Rande, sondern von der freien Fläche der Platte entspringen. Muss man daher auch zugeben, dass die



ächten Uebergangsformen zwischen Taeniglossen und Rhachiglossen noch nicht bekannt sind, so scheint mir doch das nicht zweifelhaft, dass sie bei Ausdehnung der Untersuchungen sich ebenso sicher noch finden werden, wie sie sich für die Toxoglossen schon gefunden haben.

Wenn ich durch meine anatomischen Untersuchungen gezwungen bin, die Auflösung einiger auf die Radula hingegründeter Abtheilungen zu fordern, wie namentlich diejenige der Taenioglossen und der Rhipidoglossen, so bin ich doch weit davon entfernt, die hohe Bedeutung zu verkennen, welche ganz unzweifelhaft den aus der Radulabewaffnung entnommenen Merkmalen zukommt. Nach wie vor bleibt die Radula einer der allerwichtigsten systematischen Charaktere, welchen in seiner vollen Bedeutung richtig gewürdigt und für die Systematik verwerthet zu haben Troschels grosses Verdienst für immer bleiben wird. Nur das kann ich nicht zugeben, dass die Radula in erster Linie zu berücksichtigen sei. Doch hat auch Troschel mehrfach die gleiche Ansicht ausgesprochen, und nur in Ermangelung eingehender Untersuchungen über die innere Anatomie bis auf Weiteres der Radula jene bevorzugte Stellung eingeräumt. Ich gebe mich daher der Hoffnung hin, dass der verdienstvolle Forscher in diesen Angriffen gegen sein System keine Unterschätzung des Werthes seiner Untersuchung erblicken werde, sondern meine Untersuchungen als eine willkommene Ergänzung betrachten und daher die Modificationen seiner Eintheilung, welche durch die Kenntniss der innern Organisationsverhältnisse nöthig werden, nicht von der Hand weisen werde.

Jede Eintheilung, die vorzugsweise auf ein einziges Organ basirt ist, ist erfahrungsgemäss eine mehr oder minder künstliche, mögen nun Schale, Radula, Operculum, Athmungswerkzeuge oder Nervensystem zu Grunde liegen.

Nur bei Berücksichtigung aller Organsysteme kann man zur Erkenntniss der wirklichen Verwandtschaftsverhältnisse gelangen. Wenn ich nun auch entschieden behaupten muss, dass das Nervensystem Charaktere liefert, die für die Aufstellung der grösseren Gruppen ungleich bedeutungsvoller sind als Schale oder Radula, so bin ich doch weit davon entfernt, eine Classification auf das Nervensystem hin aufbauen zu wollen. Es scheint mir, als ob ein gutes System überhaupt nicht gemacht, sondern aufgefunden sein will. Denn wenn überhaupt die Organismen nicht erschaffen sind, wenn die Annahme einer Descendenz die einzige natürliche und mögliche Erklärung ist, so kann es auch nur ein natürliches System geben, das nämlich, welches der Ausdruck der historischen Entwicklung der Geschöpfe oder ihrer Phylogenie ist. Nur wo man für diese aus der Berücksichtigung aller Organsysteme in übereinstimmender Weise sichere Anhaltspunkte gewonnen, darf man glauben, natürliche Gruppen schaffen zu können. Diess wird nun dadurch so sehr erschwert, dass da, wo zwei Familien etwa auf einander bezogen werden können, und durch zahlreiche Zwischenformen verbunden sind, die Entscheidung sehr schwer sein kann, welche den Ausgangs-, welche den Endpunkt darstellt, oder mit anderen Worten, ob eine regressive oder eine progressive Metamorphose vorliegt. Dennoch lässt sich bei ausreichenden Erfahrungen wohl überall die Frage beantworten. Ich nehme als ein Beispiel meine *Arthrocochli*den. Bei ihnen enthält die Kiemenhöhle entweder zwei oder eine oder keine Kieme. Ueberall aber, auch bei denjenigen Formen, welche wie *Cyclostoma* ganz der Luftathmung angepasst sind, finden sich noch die Rudimente der Kiemen. Bei denjenigen Formen, welche nur eine Kieme besitzen, ist neben ihr überall noch die rudimentäre andere Kieme nachzuweisen. Das erlaubt uns die Verkümmernng der Kiemen als den späteren Zu-

stand, und diejenigen Formen als die älteren anzusehen, bei denen beide Kiemen noch in voller, gleichmässiger Ausbildung vorhanden sind. Bei letzteren liegt in jeder Seite der Kiemenhöhle eine Kieme, bei den modificirten Formen liegen beide links und ist die primäre linke Kieme verkümmert. Bei den symmetrischen Formen ist auch die Innervation eine symmetrische, bei den modificirten aber entspringt der Nerv der grossen links liegenden Kieme aus dem rechten (Commissural-) Ganglion, während sonst die rechte Körperhälfte von den rechten, die linke von den linken Ganglien innervirt wird. Diese Verhältnisse lassen nur die eine Erklärung zu, dass die gleichmässige symmetrische Bildung die ursprüngliche war und erst secundär die Wanderung der primären rechten Kieme nach der linken Seite und die Verkümmernng der primären linken Kieme erfolgte. Diese Darstellung ruht, da auch die einzelnen Stadien durch Zwischenstufen verbunden sind, auf so breiter Beobachtungsbasis, und wird durch so viele weitere, dem Gefässsysteme und dem Baue der Kiemen entnommene Momente gestützt, dass sie schwer anzugreifen sein dürfte. Mit dem so gewonnenen Resultate stimmen nun zahlreiche andere Systeme überein. So haben alle diejenigen Formen, die ich als Proboscidifera zusammenfasse, einen langen von der Basis vorstülpbaren Rüssel, während die älteren Formen nur eine Schnauze haben, aus welcher sich durch alle nur wünschenswerthen Zwischenstufen mit voller Sicherheit die Proboscis ableiten lässt. Dazu kommt, dass dieselben Proboscidiferen einen langen Mantelfortsatz, den Siphon, besitzen, der jenen noch fehlt, aber in einer Falte des Mantelrandes (bei *Marsenia*) schon im ersten Anfangsstadium nachweisbar ist. Der Penis ist bei den meisten Proboscidiferen ein seitlicher Körperanhang, der von einem Canale, der Fortsetzung des *vas deferens* durchbohrt wird. Nur einige wenige Formen haben

auf dem soliden Penis eine Rinne, die sich aber bei einigen innerhalb derselben Art (*Harpa* nach Quoy und Gaimard) zuweilen durch Verwachsung der Ränder zum Canale schliesst, oder aber zeitlebens als Rinne persistirt. Letzterer Zustand ist nun der allein vorhandene bei der Mehrzahl der Asiphoniden, abgesehen nur von denjenigen Formen, welche die symmetrische Duplicität der Kiemen noch conservirt haben, so wie bei einer Zahl dieser noch sehr nahe stehender Gattungen, wo der Penis fehlt. Auf diese Weise gewinnen wir eine ganze Reihe von Anhaltspunkten für die Entscheidung der Frage, welche Formen als höher stehende, welche als tieferstehende anzusehen sind, und es fällt damit auch auf diejenigen Organsysteme Licht, für welche sich minder sicher der Beweis hätte liefern lassen, welche Stadien die primären seien. Indem aber so alle Organsysteme mit herangezogen werden, gewinnen die Resultate eine viel solidere Basis als das bei Berücksichtigung nur eines Systemes möglich gewesen wäre. Man wird nun wohl auch eher verstehen, wesshalb mir der Nachweis der Uebereinstimmung zweier Organe verschiedener Thiere in Lagerung und Bau noch nicht genügend erscheint, um in allen Fällen ihre Homologie zu erweisen.

Wenn das Material der Untersuchungen hinreichend ist und die verschiedenen Organsysteme gleichmässig zu demselben Ergebnisse führen oder wenigstens wo noch Lücken bleiben, kein Organsystem oder keine Gattung direct widerspricht, dann wird man die so gewonnenen Reihen oder Stammbäume für solche halten dürfen, welche den Gang der Phylogenie in annähernd richtiger Weise wiedergeben. Diess bedarf jedoch noch einiger Modificationen. Zur Erkenntniss der Phylogenie führen zwei Wege, einerseits die Morphologie, andererseits die Paläontologie. Nur wo beide übereinstimmen, oder wenigstens einander nicht widersprechen darf man, wie mir scheint, die phylogenetischen Folgerungen

für gesichert ansehen. Es bedarf jedoch, will man das Verhältniss beider richtig auffassen, noch einiger Zusätze über die Leistungsfähigkeit eines jeden dieser beiden Wege. Wenn Phylogenie und natürliches System nächst verwandte Begriffe sind, so ist es klar, dass für die Feststellung der Phylogenie die genaue Kenntniss der lebenden Formen erste Bedingung ist. Die Paläontologie hat es nun, um bei unserem Beispiele zu bleiben, nur mit den Schalen zu thun. Aus Schalen allein aber baut man nie und nimmer ein natürliches System der Mollusken zurecht, und so muss denn ehe man die fossilen Schalen verwerthen kann, zunächst eine genaue Kenntniss der Thiere vorausgehen, welche jene Schalen erbauten. Die morphologische Kenntniss der Thiere ist daher die Vorbedingung und die Grundlage aller phylogenetischen Ermittlungen. Von morphologischer Seite stehen uns nun zwei Wege zu Gebote. Der eine allseitig anerkannte ist die vergleichende Anatomie. Der andere leicht in die Irre führende ist die Ontogenie (individuelle Entwicklungsgeschichte). Dass letztere nur mit grösster Vorsicht zu verwerthen ist, hat jetzt selbst Haeckel eingeräumt, indem er die Ontogenie theilt in eine für die Phylogenie wichtige Auszugsgeschichte oder Palingenie, und eine für dieselbe gleichgültige oder störende Fälschungsgeschichte oder Cenogenie. So richtig und logisch das nun erscheint, so sicher ist es auch, dass es im einzelnen Falle der Willkür des Forschers überlassen bleibt, was er an einer Ontogenie für cenogenetisch, was für palingenetisch halten will. Ich kann daher nur da die Ontogenie als Hilfsmittel anerkennen, wo sie die von der Anatomie und der Paläontologie gelieferten Resultate bestätigt und ergänzt.

Was nun die auf morphologischem Wege gewonnenen Resultate anbetrifft, so darf man sich über ihre Tragweite keinen Illusionen hingeben. Wir vermögen, wenn wir

Alles, was wir erreichen können besitzen, doch nicht mehr, als einfach sagen: diese Form ist höher organisirt wie jene, oder doch in einer Weise gebaut, welche nöthigt, sie für eine spätere zu halten und jene für eine ältere anzusehen, oder welche die Annahme aufdrängt, dass die eine von der anderen, oder doch ihr nahe verwandten Formen abstammt. Wollen wir aber weiter gehen, so werden wir in zahlreichen Fällen stark irren. So würde ich z. B., wenn ein Paläontologe mir die Frage vorgelegt hätte, wann wird den morphologischen Verhältnissen nach *Haliotis* aufgetreten sein, ganz unbedingt gesagt haben im Silur, und doch sind ältere als tertiäre Arten nicht bekannt. Dennoch klingt das viel schlimmer als es ist, denn andere Haliotiden sind in der That viel älter, und dem Thiere nach unmittelbar hierhin gehörende andere Gattungen sind im Silur zahlreich vertreten, namentlich *Pleurotomaria*. Dem Conchyliologen erscheinen es wichtige Differenzen, ob eine Schale einen Schlitz mit Schlitzband hat, oder ob der Schlitz sich ein- oder mehrmals zur Bildung von Löchern schliesst, oder ob der Schlitz bei anderen Formen zurücktritt, oder endlich fehlt, während dem Anatomen das ziemlich gleichgültige Unterschiede zu sein scheinen, die alle ihren Grund doch nur in dem einen zoologisch wichtigen Merkmale des Vorhandenseins eines Schlitzes im Mantelrande haben. Diejenigen, denen von den Mollusken zur Untersuchung nur die Schalen vorliegen, wie die Paläontologen, werden begreiflicher Weise diesen eine weit grössere Beweiskraft beizumessen geneigt sein, als der Zoologe ihnen einräumen kann. Ich darf daher in diesem Punkte auf Widerstand gefasst sein, kann aber hier nicht weiter auf eine Begründung meiner Ansicht eingehen. Ich führte das Beispiel nur an, um zu zeigen, welcher Art die durch die Morphologie gelieferten Daten sind, und wie sie durch die Paläontologie der Correction bedürfen. Denn so gut wie von

einer bestimmten vom Silur bis in die Lebewelt reichenden Gattung eine andere im Silur sich abzweigen kann, ist der gleiche Fall auch in der Miocenzeit noch möglich. Ob aber jenes ob dieses wirklich statthatte, ist aus der Anatomie durchaus nicht herauszulesen. Wir haben eben nur die Anhaltspunkte für die Bestimmung der relativen Altersverhältnisse, wir können nur sagen, die Siphoniden können nicht vor den Asiphoniden, die Proboscidiferen nicht gleichzeitig oder vor den Rostriferen auftreten, Paludina nicht vor Turbo u. s. w.

Unter solchen Umständen müssen sich beide Richtungen, der Weg der Paläontologie und derjenige der Morphologie, unterstützen. Dass die so gewonnenen Resultate aber wirklich als gesicherte angesehen werden dürfen, zeigt die auffällige Uebereinstimmung zwischen meinen Reihen und den paläontologischen. Ich kenne keine einzige Thatsache durch welche irgend eine entschiedene Collision zwischen beiden Gebieten gegeben wäre und darf auf die bedeutende Uebereinstimmung um so mehr Gewicht legen, als meine Untersuchungen schon nahezu ihren Abschluss erreicht hatten, als ich begann mich mit der Paläontologie der Mollusken bekannt zu machen. In antidarwinistischen Werken, so namentlich in demjenigen von L. Agassiz findet man als eines der Hauptargumente gegen den Darwinismus den Satz ausgeführt, dass oft ja die höheren Formen vor den niederen auftreten. Das ist für die Mollusken jedenfalls falsch. Freilich muss man, ehe man solche Behauptungen durchführen oder widerlegen kann, erst wissen, welche Formen denn hohe, welche tiefstehende sind. Das war für die Gastropoden bisher nicht bekannt. Jetzt aber liegt morphologisch wie paläontologisch für die Beurtheilung der Phylogenie der Mollusken ein Material vor, wie es meines Wissens von keinem anderen Typus gesagt werden kann. Ich möchte ihn, und namentlich die Arthrocochlidien

daher den Gegnern der Descendenzlehre ganz besonders zur Beachtung empfehlen. Ich gebe in meinem Buche ausser der Phylogenie des Nervensystemes, diejenige des Penis, der Kiemen, des Rüssels, der Otocysten u. a. Organe. Da sind doch eine ganze Reihe von Systemen, die leicht zu verschiedenartigen Ergebnissen führen könnten. Ich gebe nun gerne zu, dass meine Untersuchungen noch überall weiterer Ergänzungen bedürfen, ich bekenne, dass alle diese phylogenetischen Reihen erst ganz roh skizzirt sind, dass von einem detaillirten Stammbaume noch nicht und wahrscheinlich niemals die Rede sein kann, aber ich darf das eine mit grösster Bestimmtheit hervorheben, dass bis jetzt auch nicht eine einzige Thatsache bekannt ist, welche gegen die Richtigkeit der Descendenzlehre spräche. Es zeige mir nun einer jener Antidarwinianer, dass irgend eine Gattung paläontologisch in Formen von wirklich charakteristischer und entscheidender Beschaffenheit früher auftrete, als diejenigen, von welchen man sie phylogenetisch ableiten muss, kurz nur einen einzigen Fall, der mit der Annahme der Descendenz sich nicht vereinen liesse, und ich will die Descendenzlehre für falsch erklären. Man wird mir aber sicher das eine einräumen müssen, dass ich ein offener Gegner bin und mit positiven Angaben, nicht mit allgemeinen Redensarten vortrete. Meine Proboscidiferen vereinen ca. 4000 lebende Arten, fast die Hälfte aller Arthrocochliden. Dazu kommen ungefähr 2000 fossile, also ca. 30 oder mehr Procent aller bekannten fossilen Arthrocochliden. Es handelt sich also doch um grosse Auswahlgruppen! Und doch kommen alle diese Formen erst vom Jura, ja die meisten erst von der Kreide an vor, keine einzige aber in der ganzen langen paläozoischen Zeit. Man zeige mir eine einzige Proboscidifere, eine einzige Helix, Bithynia oder Limnaeus aus dem Silur und ich streiche die Segel. Allein das kann man nicht und wird nie Jemand können! Denn



die Descendenzlehre ist, wie auch meine Untersuchungen wieder bestätigen, denn doch mehr, wie eine geistvolle Hypothese, sie ist eine grossartige Wahrheit, die uns überall entgegentritt, wo wir auf Grund wirklich hinreichender Beobachtungen an ihre Prüfung unbefangenen herantreten!

Gelingt es auf solche Weise zahlreiche wichtige Anhaltspunkte für die Phylogenie der Mollusken zu gewinnen, so bemerke ich doch ausdrücklich, dass diejenigen in meinem Buche das Gesuchte nicht finden werden, welche detaillirte Stammbäume der einzelnen Ordnungen erwarten. Je mehr ich mich davon überzeugen konnte, dass die allgemeinen Züge der Phylogenie sich wirklich aus den Organisationsverhältnissen ermitteln lassen, um so mehr musste ich auch anerkennen, wie wenig Anhaltspunkte noch für die Durchführung der Stammbäume im Einzelnen vorliegen. Man kann eben sehr wohl erkennen, dass zwischen zwei Gruppen verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, ohne die verbindenden Zwischenglieder schon nachweisen zu können. Diese Lücken unumwunden einzugestehen, und die Richtung anzudeuten, in welcher man vermuthen darf, durch weitere Untersuchungen entscheidende Auskunft zu erhalten, scheint mir für die Wissenschaft viel erspriesslicher zu sein, als das Vertuschen derselben durch das Construiren von ungenügend begründeten Stammbäumen. Stammbäume zu entwerfen, wo das thatsächliche Material noch zu gering ist, das heisst nicht Hypothesen machen, sondern blindlings rathen.

Was nun im Einzelnen die Resultate meiner Untersuchungen betrifft, so haben sie mir vor Allem gezeigt, dass den Ausgangspunkt für das Verständniss aller Mollusken die Gastropoden bilden müssen. In den Gastropoden aber liegt keine einheitliche, keine natürlich begründete Ordnung vor, sondern zwei verschiedene Gruppen die unter einander gar keine Beziehung haben. Es sind nämlich die „Prosobranchien“, meine Arthrocochliden

total von allen andern Gastropoden verschieden, es bieten sich nirgends Uebergänge zwischen beiden dar, weder in der Lebewelt noch paläontologisch; und so ist eine Verbindung derselben mit den übrigen „Gastropoden“ eine unnatürliche, und die ganze Ordnung der Gastropoden aufzulösen. Ich glaube, dass die Heteropoden von den Arthrocochliden abstammen, kann diese Ansicht aber nicht mit voller Sicherheit erweisen. Dagegen bilden die übrigen Gastropoden, mit Ausschluss nur der den Acephalen nahe stehenden Solenoconchen (Dentalien), eine natürliche Abtheilung, mit der die Cephalopoden innig verbunden sind. Ich nenne diese Gruppe, weil sie phylogenetisch auf Plattwürmer und zwar auf dendrocöle Turbellarien zu beziehen ist, Platycochliden. Dagegen sind die Arthrocochliden, welche die „Prosobranchien“ mit Ausschluss der Chitoniden umfassen, auf Würmer zurückzuführen, welche den Gliederwürmern näher stehen. Daher ihre Bezeichnung als Arthrocochliden. Während nun meine Ansichten über die Phylogenie der Mollusken natürlich mancherlei Hypothetisches enthalten, ist die Auflösung der Ordnung der Gastropoden durch Entfernung der „Prosobranchien“ von den übrigen einfach der Ausdruck der vermehrten und vertieften Kenntnisse der inneren Anatomie der Gastropoden, so dass ich auch nicht den geringsten Zweifel darüber besitze, dass früher oder später diese meine Ansicht allgemeine Annahme wird finden müssen. Wer auf den äussern Eindruck hin, den ihm die Vergleichung von Paludina und Limnaeus, von Helix und Helicina erweckt, sich nicht vorstellen kann, dass so ähnliche Thiere durch Anpassung an gleiche Lebensbedingungen unabhängig von einander entstanden und nicht mit einander verwandt sein sollen, dem gebe ich zu erwägen, dass eine solche Vorstellung, die auch ich früher getheilt, denn doch gründlicherer Prüfung bedarf, und dass mein

Urtheil sich auf die ununterbrochene Arbeit von reichlich zwei Jahren und auf die ausgedehntesten eigenen Anschauungen stützt, so dass meine Bitte um sorgfältige Prüfung meiner Untersuchungen und Angaben wohl als eine berechtigte erscheinen dürfte.

Die Lamellibranchien, die Solenoconchen und die Arthrocochliden zeigen so viele auffallende gemeinsame Züge der Organisation, dagegen keine Beziehungen zu den andern Mollusken, dass dieser Umstand nur in der Annahme gemeinsamer Abstammung eine Erklärung finden kann. Als solche Formen, in welchen die genannten drei Gruppen sich berühren, erscheinen die Chitoniden und die mit ihnen zu verbindenden ähnlich organisirten Würmer. Für diese Würmer, zu denen ausser den Chitoniden noch die von Tullberg untersuchte und beschriebene Gattung *Neomenia*, und die durch Graaf neuerdings genauer untersuchte Gattung *Chaetoderma* zu stellen, schlage ich wegen der auffallenden und charakteristischen Beschaffenheit ihres Nervensystemes den Namen der *Amphineura* vor. Dass auch von den Chitoniden viele schon äusserlich mehr an Gliederwürmer erinnern, mag auch die beistehende Skizze



Fig. 1. *Chiton zelandicus*.

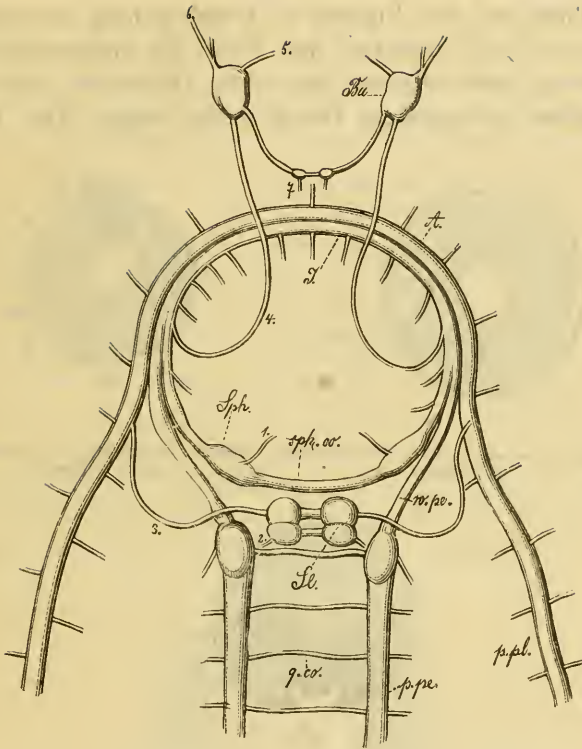
des Chiton (*Acanthochites*) *zelandicus* von Quoy und Gaimard zeigen, wobei ich jedoch bemerke, dass mir es, gegenwärtig wenigstens, zu gewagt erscheint, die 10 jederseits gerade bei den niederstehenden Formen der Chitoniden vorhandenen Borstenbündel zu den entsprechenden Theilen der Anneliden in directe Beziehung zu bringen,

*Neomenia carinata* hat Tycho Tullberg\*) ein merkwürdiges an der schwedischen Westküste gedraktes Thier von zweifelhafter systematischer Stellung genannt, das 20 Mm. lang ist, in der dicken Haut zahlreiche kleine Stacheln enthält und an der Ventralseite eine rinnenförmig eingezogene schmale Fusssohle besitzt. Unsere Figur 4 zeigt einen Querschnitt des Thieres und zur Vergleichung noch einen durch *Chitonellus* (Fig. 5), sowie einen durch *Chaetoderma* (Fig. 3). Bei ihnen allen tritt die Leibeshöhle sehr zurück und zahlreiche die Eingeweide suspendirt erhaltende Bindegewebszüge können den Anschein erwecken, als habe man es mit parenchymatösen Thieren zu thun. Gerade *Chaetoderma* kann als ein instructives Beispiel dafür dienen dass eine scharfe Grenze zwischen parenchymatösen und cölomatösen Thieren nicht in der Natur existirt, eine Ansicht, die auch das Studium der Molluskenanatomie vielfach aufdrängt.

Für die Begründung meiner Amphineuren muss ich zunächst Einiges über das Nervensystem von *Chiton* bemerken, das bisher nur sehr ungenau oder falsch beschrieben war, und hinsichtlich dessen ich auf die nebenstehende Skizze verweise. Es besteht im Wesentlichen in einem Schlundringe, von dem jederseits unten ein in der Fusssohle nach hinten laufender starker „primärer Pedalnerv“ und höher oben ein in der seitlichen Körperwand nach hinten ziehender „primärer Pallialnerv“ entspringt. Zwischen den beiden Pedalnerven habe ich bei *Chiton cinereus* Quercommissuren nachgewiesen, die aber nicht mit der äusseren Segmentirung zusammenfallen, wesshalb ich schon vor der Entdeckung der *Neomenia* die Platten der *Chitoniden* für eine gleichgültige

---

\*) *Neomenia*, a new genus of invertebrate animals. K. Svenska Vet. akad. Handlingar Bd. 3, No. 1 3 p. 3—12, Taf. I. und II. Stockholm 1875.

Fig. 2. Nervensystem von *Chiton cinereus*.

Zuhat, für eine sekundäre Erwerbung halten musste. Die Entdeckung der *Neomenia*, die eben meiner Ansicht nach nichts anderes ist, als ein der Platten und der Radula entbehrender Chitonellus, war daher für mich ein freudig begrüßtes Ereigniss, die Vorstellung eines Thieres, mit dem ich, ohne seine Existenz in der Lebewelt zu ahnen, schon lange in meinen phylogenetischen Constructionen gerechnet hatte. Das Nervensystem derselben stimmt fast ganz mit dem des *Chiton* überein, ja selbst die Quercommissuren sollen nicht fehlen. Ebenso stimmen auch die übrigen Organsysteme auffallend nach Bau und Lagerung überein.

Ein Blick auf die Figuren 3, 4 und 5 mag das zeigen, wobei ich noch bemerke, dass durch die anatomische Untersuchung sich ergeben hat, dass Chitonellus jedenfalls ein ächtes selbständiges Genus bilden muss. Der Darm

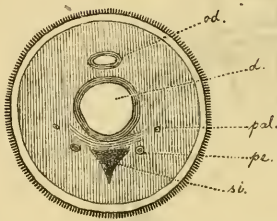


Fig. 3. Querschnitt durch Chaetoderma (nach Graaf).

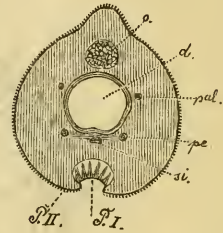


Fig. 4. Querschnitt durch Neomenia (nach Tullberg).

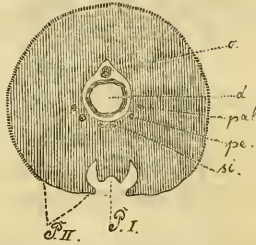


Fig. 5. Querschnitt durch Chitonellus.

ist bei Chitonellus viel weiter und kürzer als bei Chiton und hat keine deutlich gesonderte Leber. Bei Chitonellus wie bei Neomenia liegt der Mund am vorderen, der After am hinteren Körperpole. Ueber dem Darne liegt die Geschlechtsdrüse, unter ihm ein grosser Blutsinus, der von dem oberen grösseren Theile der Leibeshöhle durch ein horizontales auch bei Chaetoderma vorhandenes Septum getrennt ist. Die Leibeswand ist dick und sehr muskulös, die Cutis enthält zahlreiche Stacheln. Beide haben eine schmale Fusssohle. Letztere, bei Neomenia sehr unbe-

deutend, fehlt bei Chaetoderma ganz. Im übrigen stimmt Chaetoderma mit Neomenia sehr überein, unterscheidet sich wesentlich nur durch die am hinteren Körperende vorhandene Verschmelzung der primären Pedal- und Pallialnerven und den angeblichen Mangel der unteren Schlundcommissur, eine Angabe, die ich nicht ohne einen leisen Zweifel aufzunehmen vermag. Die am hinteren Körperende von Neomenia vorhandenen retractilen pilzförmigen Organe sind offenbar mit den retractilen Kiemen des Chaetoderma identisch. Alle diese Thiere sind blind, und äusserer Anhänge und Tentakeln baar. Das Charakteristische ist ausser der relativen Lagerung der Organe vor Allem das Vorhandensein des starken oberen seitlichen Nervenstammes, meines primären Pallialnerven. Dadurch ist eine scharfe Begrenzung der Amphineuren gegen die Gephyreen gegeben, bei denen sich nur das Homologon der primären Pedalnerven in der Bauchganglienkette wiederfindet. Grade

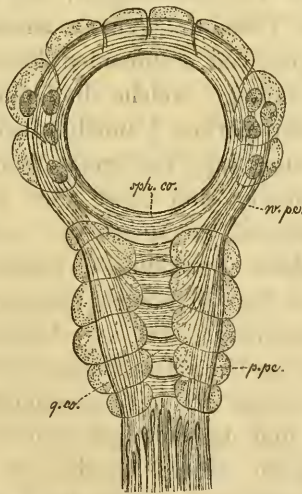


Fig. 6. Nervensystem des Blutegel (nach Leydig).

die Gephyreen zeichnen sich durch eine so hochgradige Verschmelzung derselben in einen einzigen Strang aus, dass eine Einreihung von Chaetoderma unter die Gephyreen schon aus diesem Grunde durchaus unthunlich erscheint. Nicht unmöglich wäre es dagegen, dass Chaetoderma denjenigen Würmern ziemlich nahe stünde, aus denen sich die Gephyreen und Anneliden entwickelt haben. Bei Vergleichung der vorstehenden Skizze des Nervensystemes des Blutegels wird man sich leicht von der Uebereinstimmung der wesentlichsten Theile mit denen von Chiton überzeugen, dessen Nervensystem sich eben wesentlich nur durch den Besitz der primären Pallialnerven unterscheidet. Es erhebt sich in dieser Hinsicht die Frage, ob Anneliden und Gephyreen unter Verkümmern des primären Pallialnerven aus Amphineuren hervorgegangen oder ob nicht eher beide auf gemeinsame Stammformen zurückzuführen sind. Bis jetzt fehlt es jedoch noch viel zu sehr an Material von einschlägigen Untersuchungen, als dass man wagen dürfte, auch nur Vermuthungen zu äussern auf diesem so interessante Perspektiven eröffnenden Felde, durch welches wohl auch die Anklänge, welche die Ontogenie von Chiton, Dentalium und den marinen Lamellibranchien zu der Annelidenontogenie bieten, ihre Erklärung finden werden.

Diese Amphineuren sind unter allen Metazoen, die wir kennen, die einzigen, zu denen die Arthrocochlideen und die Lamellibranchien Beziehungen darbieten, wobei man natürlich nicht an die Chitoniden, sondern an die Plattenlosen oder Aplaxiphoren sich zu halten hat. Für die Lamellibranchien werden solche Formen den Ausgangspunkt gebildet haben, welche keine Quercommissuren der Pedalnerven besaßen und dasselbe gilt von den Solenoconchen und vielleicht auch einem Theile der Arthrocochliden. Die einzige Veränderung, welche dabei das Nervensystem erlitten hat, ist die Ausbildung einer Quercommissur, meiner



Visceralcommissur zwischen den beiden primären Pallialnerven. Ein Theil der Arthrocochliden stammt dagegen sicher von solchen Formen ab, welche wie Chiton und Neomenia Quercommissuren zwischen den primären Pedalnerven besaßen, denn dieselben sind noch vorhanden bei Haliotis, wo sie Lacaze-Duthiers schon fand, und bei einer von mir untersuchten Fissurella, welche durch die Verkürzung der primären Pedalnerven den Uebergang zu den anderen Formen bildet, bei denen durch weitere Zusammenziehung daraus die Pedalganglien hervorgegangen sind. Die Fissurelliden und Haliotiden gehören zu meiner grossen Untergruppe der Chiastoneuren. Diese bieten in dem Verhalten des Visceralnervensystemes eine so eigenthümliche und charakteristische Anordnung, dass sich ihr aus dem ganzen Thierreiche nichts Analoges zur Seite setzen lässt. Die umstehende Figur des Nervensystemes von *Paludina vivipara* mag zur Erläuterung dienen. Die Cerebralganglien (Ce) sind unter einander durch eine kurze Cerebralcommissur, die Pedalganglien (Pe) unter einander durch eine Pedalcommissur verbunden. Eine Cerebropedalcommissur verbindet jederseits das Cerebral- mit dem Pedalganglion. Hinter dem Cerebralganglion, mit ihm durch eine Commissur in Verbindung, die links länger wie rechts ist, liegt jederseits das „Commissuralganglion“, das durch eine andere Commissur mit dem Pedalganglion verbunden ist. Von jedem Commissuralganglion läuft nach hinten eine Visceralcommissur, welche beide in dem unpaaren „Abdominalganglion“ zusammenstossen, und dabei einen hinteren Ring um den Darm bilden. Dabei läuft nun die vom rechten Commissuralganglion kommende Commissur über den Darm hin nach links und bildet da das „Suprainestinalganglion“ (Spr.) von dem ein Nerv nach links in den Mantel geht, während die vom linken Commissuralganglion ausgehende Commissur unter dem Darm hin nach rechts

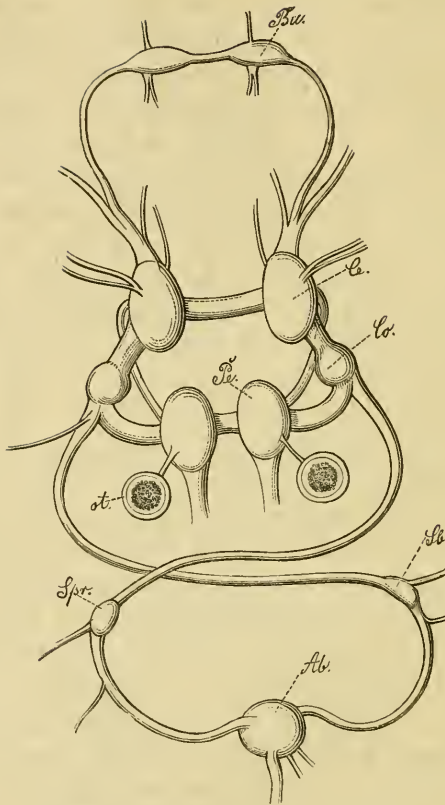


Fig. 7. Nervensystem von *Palud. vivipara*.

läuft und da ein „Subintestinalganglion“ (Sb.) bildet, von dem ein Nerv in den rechten Theil des Mantels tritt. Vom Supraintestinalganglion wendet sich die Visceralcommissur wieder nach rechts und hinten zum Abdominalganglion, von dem die Eingeweide mit Ausschluss des Darmtractus innervirt werden, welcher sein besonderes von den Buccalganglien (Bu.) ausgehendes Nervensystem besitzt. Das Subintestinalganglion mit seinen Nerven ist bisher von allen

Beobachtern übersehen worden. Durch den Nachweis desselben, und es findet sich bei allen Chiastoneuren, wird die Erklärung dieser merkwürdigen Anordnung sehr erschwert. Denn, wenn man auch allenfalls mit der Annahme einer einfachen Verschiebung oder Wanderung der Theile für das Supraintestinalganglion durchkäme, so geht das doch keinesfalls bei dem Subintestinalganglion und seinem Nerven. An dieser Stelle führt ein Eingehen darauf zu weit, ich wollte hier nur mittheilen, dass ich diese Form des Nervensystemes bei einer grossen Anzahl von Gattungen wieder gefunden habe, welche zu den unten aufzuführenden Familien gehören, von denen ich hier die Fissurelliden, Patelliden, Haliotiden, Turbiniden, Littoriniden, Paludiniden und Cyclostomaceen nenne. Für diese durch die Kreuzung der Visceralcommissuren charakterisirte Abtheilung schlage ich den Namen der Chiastoneuren vor. Ihr gegenüber stehen diejenigen Arthrocochliden, deren Visceralnervensystem eine einfache Schlinge um den Darmtractus bildet und welche ich als *Orhoneura* zusammenfasse. Zu ihnen gehören die Neritiden, die Ptenoglossen, der Rest der Taenioglossen und die sämtlichen Proboscidiferen. Die Beschaffenheit des Rüssels hat auch schon früheren Classificationsversuchen zu Grunde gelegen, doch sind die betreffenden Gruppen nach Auffassung des Begriffs „Rüssel“ und nach ihrem Umfange mit den meinen nicht vergleichbar. Bezüglich aller weiteren Einzelheiten muss ich auf mein Buch verweisen.

Was nun die übrigen Mollusken anbetrifft, die ich als *Platycochliden* ihrer Verwandtschaft mit Plattwürmern wegen bezeichne, so hat auch ihre Systematik aus der genaueren Kenntniss der Anatomie nicht wenig Nutzen erfahren. Es sind vor Allem meine Untersuchungen über das Nervensystem der Nudibranchien gewesen, welche wichtige Aufschlüsse gegeben und für bisher unverständliche

Bildungen das Verständniss erschlossen haben. Das gilt namentlich von den Schlundcommissuren. Bei *Tethys* ist nur eine einfache „Protoganglienmasse“ mit einer einfachen „Protocommissur“ (Schlundcommissur) vorhanden. Die Protoganglienmasse gliedert sich nun jederseits in drei noch eng verbundene Lappen, welche sich immer mehr und mehr so von einander entfernen, dass sie nur noch durch Commissuren zusammenhängen. Die so entstehenden drei Ganglienpaare sind die Cerebral-, Pedal- und Protovisceralganglien. Entsprechend nun dieser Gliederung zerfällt auch die Protocommissur in drei entsprechende Commissuren, die Pedal-, Visceral- und die vor mir überschene „Subcerebralcommissur“, welche Anfangs noch dicht neben einander liegen, wie bei *Tritonia* und vielen *Doriden*, dann aber in der Weise auseinander rücken, dass die Visceralcommissur sich von den anderen trennt, wohl bedingt durch das Herabrücken der Visceralnerven vom Protovisceralganglion auf die Commissur (so z. B. bei den *Aeoliden*). Bei ihnen findet man denn schon in einzelnen Arten an der Abgangsstelle des Genitalnerven von der Commissur eine einzelne Ganglienzelle eingelagert und durch Vermehrung derselben und Auftreten derselben auch an der Ursprungsstelle der anderen Nerven kommt es zur Bildung der Visceralganglien der Pulmonaten und der Tectibranchien. Dabei wird das Protovisceralganglion zum Commissuralganglion, die Subcerebralcommissur verschmilzt mit der Pedalcommissur.

Wer nur das Nervensystem der Pulmonaten studirt hat, könnte leicht in Versuchung kommen, die Aehnlichkeit desselben mit dem mancher *Orthoneuren* im Sinne der Existenz einer Ordnung der Gastropoden zu deuten, was bei umfassenderen Kenntnissen nicht mehr möglich ist. Den Schlüssel für das Verständniss des Nervensystemes der *Platycochlid*en gibt dasjenige der *Nudibranchien*. Was letzteren

Ausdruck betrifft, so bezeichnet derselbe keine natürliche Ordnung. Die Förderung, welche die anatomischen Kenntnisse dieser Thiere durch zahlreiche Arbeiten, in ganz hervorragendem Maasse aber durch die vielen ausgezeichneten Untersuchungen von Rud. Bergh erfahren, haben gezeigt, dass die Begrenzung der Nudibranchien und Tectibranchien Cuviers, wie man sie bisher noch aufrecht erhalten, eine unhaltbare ist, und das haben auch meine Untersuchungen bestätigt. Es erwuchs daher für mich die Nothwendigkeit, neue Namen für die anders begrenzten Gruppen zu schaffen. Denn wenn auch meine Phanerobranchien zum grossen Theile mit den Nudibranchien zusammenfallen, so enthalten sie einerseits noch die Inferobranchien Cuv., andererseits aber manche bisher dazu gestellte Formen nicht, wie die Limapontiaden, Elysiaden und einige bisher mit den Aeolidien vereinten Gattungen. Es zeigt sich eben auch hier wieder, wie die alleinige Kenntniss der äusseren Formen des Thieres nicht genügt, und die so begründeten Gruppen bei genauer Untersuchung der Anatomie hinfällig werden.

Zu den Platycochliden gehören auch die Pteropoden und die von ihnen abstammenden Cephalopoden. Die Flossen oder „Pteropodien“ der ersteren sind wahrscheinlich eine Neubildung; das Homologon des Fusses oder Protopodium (Grenacher) der anderen Gastropoden ist der Halskragen der tiefer stehenden Gymnosomen, und der hintere unpaare Lappen der Thecosomen. Der Trichter der Cephalopoden ist das Homologon der Pteropodien, die bei Nautilus zeitlebens als solche persistiren; die Trichterklappe ist das Homologon des Protopodium. Die Arme der Cephalopoden sind eine den „Cephaloconen“ (Kopfkegeln) der Clioniden zu vergleichende besondere Bildung. Zur Erläuterung des Gesagten mögen die nachfolgenden Schemata

eines dibranchiaten Cephalopoden (Fig. 8) und eines Pteropoden (Fig. 9) dienen. Dass man bisher zu keiner ge-

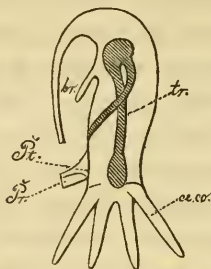


Fig. 8.

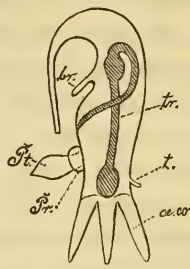


Fig. 9.

sicherten Deutung des Cephalopodenkörpers kommen konnte, liegt an dem, wie mir scheint, hier verkehrten Wege, den man allgemein eingeschlagen, indem man die Ontogenie zum Ausgangspunkte nahm, die hier wie in so vielen Fällen irre leitet, während die vergleichende Anatomie, namentlich des Nervensystemes, in diesem Falle sicher zum Ziele führt. Die Arme von Nautilus können mit denen der Dibranchiaten nicht verglichen werden und die Dibranchiaten können nicht von Tetrabranchiaten abgeleitet werden, daher mir die Uebertragung der Anatomie des einen Nautilus auf alle s. g. „Tetrabranchiaten“ als eine ungerechtfertigte erscheint, und ich annehmen muss, dass die Orthoceratiten, sei es sämmtlich, sei es nur zum Theil dibranchiat gewesen sein müssen.

Wenn meine Untersuchungen und Ansichten richtig sind, so bilden sie einen schweren Schlag gegen die ohnehin wackelige Typenlehre. Dass dieselbe im Princip verfehlt und falsch ist, mit der Descendenzlehre in schroffstem Widerspruche steht und vom allgemeinen Standpunkte aus absolut nicht zu retten ist, geben selbst diejenigen Zoologen zu, die sie noch weiterhin beibehalten sehen möchten. Auch hier wieder ist Haeckel es gewesen, dem das Verdienst gebührt, den Fortschritt angebahnt, klar und entschieden

die Veränderungen erkannt und bezeichnet zu haben, welche die Erkenntniss der Descendenz zur Folge haben muss. Dass Haeckels Phylen die alten Typen verdrängen werden, dürfte kaum zu bezweifeln und wohl nur eine Frage der Zeit sein. Wenn sie es bisher nicht vermocht haben, so mag daran wesentlich der Umstand Schuld tragen, dass die vorläufig aufgestellten Phylen ihrer Begrenzung nach mit den Typen zusammenfallen. Gewiss wird man es aber Haeckel nur zum Verdienst anrechnen müssen, dass er in richtigem Takte von der Aufstellung eigener Phylen absah, da dies der Natur der Sache nach nicht von einem Einzelnen ausgeführt werden kann, da solche Phylen, welche überhaupt irgend welchen Werth haben sollen, die Frucht eingehender Detailforschung, nicht allgemeiner Spekulationen sein müssen. Allein jetzt, wo der „Typus“ der Mollusken als ein schlechter nachgewiesen, wo sein polyphyletischer Ursprung gezeigt wird, darf ein „Typus“ der Mollusken nicht mehr aufrecht erhalten werden. Eine richtige Gruppierung der einzelnen Abtheilungen der Mollusken kann freilich erst dann vorgenommen werden, wenn auch die Würmer ebenso genau durchgearbeitet sind wie die Mollusken. Erst dann, wenn für sie der Stammbaum feststeht, wird sich zeigen, wie sich die Mollusken anreihen und in welchem Umfange man die einzelnen Phylen zu begrenzen hat. Bis dahin scheint mir es durchaus geboten, die Formen, welche man bisher als Mollusken zusammenfasste, auch fernerhin nicht direct den Würmern einzureihen, sondern die einzelnen unabhängig von einander aus Würmern hervorgegangenen Stämme als Phylen zu bezeichnen. Deren würden es also vier sein: die *Platycochliden*, die *Arthrocochliden*, die *Acephalen* und die *Solenocochnen*. Schon daraus geht hervor, dass die Zahl der Phylen diejenige der Typen bedeutend übersteigen wird. In praktischer Hinsicht sei mit Rücksicht auf das im Folgenden gegebene

System bemerkt, dass wenn man aus Zweckmässigkeitsgründen noch an der Typenlehre festhalten will, meine Phylen als Classen, meine Classen als Unterclassen einzureihen wären. Wo sich über die Begrenzung der von mir acceptirten Familien Schwierigkeit erheben sollte, dürfte im Allgemeinen das anzunehmen sein, was Carus in seinem vortrefflichen Handbuche annimmt, dem ich mich vielfach, namentlich hinsichtlich der „Prosobranchia“ angeschlossen. Ich habe aber manche jener Familien nur deshalb acceptirt, weil ich doch mich an irgend welche Classification anschliessen musste, möchte daher nicht durch Annahme mancher von ihnen, die mir nicht glücklich gewählt zu sein scheinen, meine Billigung ausgesprochen haben.

---

### Vermes.

#### *Phylum: Amphineura mihi.*

Seitlich symmetrische cöломatöse Würmer von kurzer gedrungener Gestalt, cylindrisch oder mit ventraler Fusssohle. Leibeswand dick, sehr muskulös. Cutis mit zerstreut stehenden zahlreichen kurzen Stacheln. Augen und Fühler fehlen. Gehörorgane noch nicht bekannt. After endständig. Nervensystem aus einem (bei Chaetoderma wirklich unvollständigen?) Schlundringe und vier davon abtretenden, den Körper der Länge nach durchsetzenden starken Nervenstämmen bestehend, von denen die beiden ventralen durch Quercommissuren strickleiterförmig unter einander verbunden sein können. Cölom gänzlich von der Eingeweidemasse ausgefüllt, bei manchen von Bindegewebszügen vielfach durchsetzt. Der Geschlechtsapparat unmittelbar über dem Darne gelegen.

#### *1. Classe. Aplacophora mihi.*

Keine Kalkplatten im Rücken, keine Radula und Mundmasse. Fusssohle sehr schmal oder fehlend. Gefässsystem



nur sehr wenig entwickelt. Kein Herz. Am hinteren Körperende retractile Kiemen.

1. Fam. Chaetodermata mihi.

Die seitlichen Längsnervenstämme vereinen sich jederseits zu einem Ganglion, das mit dem der anderen Seite durch eine breite kurze Quercommissur verbunden ist. Zwischen den ventralen Längsnervenstämmen keine Quercommissuren. Keine Fusssohle vorhanden.

1. Gen. Chaetoderma Lov.

2. Fam. Neomeniadae mihi.

Schmale rinnenförmige Fusssohle und Quercommissuren zwischen den unteren Längsnervenstämmen vorhanden.

1. Gen. Neomenia Tullberg.

2. Classe. Placophora mihi.

Im Rücken acht Kalkplatten. Am oberen Rande des Fusses, namentlich hinten, zahlreiche kleine Kiemenblättchen. Die Mundmasse wohl entwickelt. Die Radula mit Mittel-, Zwischen- und Seitenplatten. Fusssohle wohl entwickelt. Herz vorhanden. Zwischen den ventralen Längsnervenstämmen finden sich Quercommissuren. Buccalganglien vorhanden, aber keine Visceralganglien. Ontogenie ohne Velum und Larvenschale, aber mit Wimpergürtel, vorderem apicalem Wimperschopf und Larvenaugen.

1. Fam. Chitonidae (Fér) Guild.

---

Molluska. Cuv.

I. Phylum. Acephala. Cuv.

(Lamellibranchiata Blv.)

II. Phylum. Solenoconchae Lac. Duth.

(Scaphopoda Bronn.)

**III. Phylum. *Arthrocochlides mihi*.**

(Gastropoda prosobranchia M. Edw. p.)

Thier von seitlichen Hautduplicaturen, dem Mantel, umgeben, der eine napfförmige oder spiralige Schale absondert, an welche das Thier durch den Spindelmuskel befestigt ist. Ein deutlicher Kopf vorhanden, an dem nur in wenigen Fällen die Fühler und Augen fehlen. Gehörorgane vorhanden. Hinter dem Kopfe, zwischen Nacken und Vordertheil des Mantels die Kiemenhöhle, in der nur selten die Kiemen fehlen, und in welche Enddarm, Niere und Uterus sich öffnen. Es finden sich in der Regel zwei Kiemen, von denen häufig aber eine, seltener beide, rudimentär. Die Kiemenvenen münden von vorne in's Herz ein. Der Mund an der Spitze einer Schnauze oder eines vorstülpbaren Rüssels. Die wohl entwickelte Mundmasse fast immer mit Radula. Kriechfuss breit, oft mit Operculum. Am Centralnervensysteme sind Cerebral-, Pedal-, Commissural- und Visceralganglien vorhanden, welche mit ihren Commissuren einen vorderen und hinteren Schlundring bilden. Die Arteria pedalis tritt nie zwischen letzteren beiden hindurch. Geschlechter meistens, jedenfalls bei allen höher stehenden Formen getrennt. Penis, wenn vorhanden, ein solider Fortsatz, auf oder in den sich das Vas deferens als Rinne oder als geschlossenes Gefäss fortsetzt. Larven, soweit bis jetzt bekannt, überall mit Velum und Embryonalschale.

**I. Classe. *Chiastoneura, mihi*.**

Das Visceralnervensystem ist in der Weise asymmetrisch, dass die vom rechten Commissuralganglion ausgehende Visceralcommissur über den Darmtractus hin nach links läuft, da ein Supraintestinalganglion bildend, und dann sich wieder nach rechts und hinten wendet, um in dem Abdominalganglion mit derjenigen der anderen Seite sich zu

vereinen, welche unter dem Darne hin von links nach rechts läuft, dann ein Subintestinalganglion bildet und von da zum Abdominalganglion läuft. Das Supraintestinalganglion innerviert die linke, das Subintestinalganglion die rechte Körperseite. Gebiss rhipidogloss oder täniogloss. Niemals eine Proboscis oder ein Siphon.

1. Ordnung. *Zeugobranchia mihi*.

In der Kiemenhöhle symmetrisch gelegen jederseits eine zweifiederige Kieme, deren Spitze frei ist. Herz, vom Mastdarm durchbohrt, hat zwei seitlich ansitzende Vorhöfe. Kein Penis vorhanden. Otocysten mit zahlreichen Otoconien. Mantelrand vorne tief gespalten, daher die Schale mit Löchern oder mit einem Schlitz an der Aussenlippe. Gebiss rhipidogloss. Ontogenie unbekannt.

1. Fam. Fissurellidae Risso.
2. Fam. Haliotidae Flem.
3. Fam. Pleurotomaridae D'Orb.

2. Ordnung. *Anisobranchia mihi*.

Primäre linke Kieme rudimentär, primäre rechte stark entwickelt, meist schon links gelegen. Bei einigen (nur den Trochiden) ist noch das Herz vom Mastdarm durchbohrt.

1. Unterordnung Patelloidea (*Docoglossa* Trosch. p.)  
mihi.

Schale napfförmig, ohne Deckel. Zähne balkenförmig. Kiemenhöhle mit einer zweifiedrigen Cervicalkieme oder ohne solche. Ausserdem bei vielen noch eine kranzförmige Epipodialkieme, die mit den Cervicalkiemen der anderen Arthrochochlidien nicht zu verwechseln ist. Kein Penis. Otocysten mit Otoconien.

1. Fam. Tecturidae Gray.
2. Fam. Patellidae Gray.
3. Fam. Lepetidae Gray.

2. Unterordnung Rhipidoglossa. (Trosch. p.) mihi.  
Schale spiralig. Gebiss rhipidogloss. Kein Penis. Otcysten mit Otoconien.

1. Fam. Trochidae D'Orb.

3. Unterordnung. Taenioglossa (Trosch. p.) mihi.  
Schale spiralig oder röhrenförmig, mit Operculum. Gebiss täniogloss. Penis meist vorhanden. Otcysten mit Otoconien oder einem grossen Otolithen.

1. Fam. Littorinidae Gray.

2. Fam. Rissoellidae Ad.

3. Fam. Rissoidae (Gray) Trosch.

4. Fam. Cyclostomacea (Pfr.) Trosch.

5. Fam. Cyclotacea Trosch.

6. Fam. Pomatiacea Trosch.

7. Fam. Aciculidae (Gray) Kfst.

8. Fam. Paludinidae Gray.

9. Fam. Melaniidae Gray.

10. Fam. Tubulibranchia Cuv.

11. Fam. Turritellidae (Clark) Ad.

? 12. Fam. Pyramidellidae Gray.

## II. Classe. Orthoneura mihi.

Das Visceralnervensystem bildet eine einfache Schlinge um den Darm, wobei die links entspringenden Nerven an die linke, die rechts entspringenden an die rechte Körperseite sich vertheilen, abgesehen nur von dem Kiemennerven. Das Herz ausser bei den Neritaceen nicht vom Mastdarm durchbohrt und nur mit einem Vorhofe versehen. Schale, ausser bei den Capuloideen, immer spiralig, meist mit Deckel.

### 1. Ordnung. Rostrifera mihi.

Der Mund an der Spitze einer einfachen oder von der freien Spitze nach innen einstülpbaren Schnauze. Ausser bei einigen Tänioglossen kein Siphon vorhanden.

1. Unterordnung. Rhipidoglossa (Trosch. p.) mihi.

Nur eine bloss am Grunde angewachsene zweifledrige Kieme vorhanden, die rechte oder beide verkümmert. Herz, vom Mastdarm durchbohrt, mit zwei seitlichen Vorhöfen. Zahlreiche Otoconien in den Otocysten. Meistens kein Penis vorhanden. Gebiss rhipidogloss.

1. Fam. Neritacea Lam.
2. Fam. Helicinacea Pfr.
3. Fam. Proserpinacea Pfr.

2. Unterordnung. Ptenoglossa Trosch.

Nur eine links gelegene einfledrige Kieme (die translocirte primaere rechte). Gebiss ptenogloss. Kein Penis. Otocysten mit Otoconien. Alle marin.

1. Fam. Janthinidae Ad.
2. Fam. Solariidae Kfst.
- ? 3. Fam. Scalariidae (Brod.) Kfst.

3. Unterordnung. Taenioglossa (Trosch. p.) mihi.

Meist die linke Kieme rudimentär, die rechte nach links verlegt. Nur bei den beiden ersten Familien erhält sich noch die ursprüngliche symmetrische Lage beider Kiemen, von denen aber immer eine verkümmert ist. Ausser bei den fünf letzten Familien kein Siphon vorhanden und die Schale daher ganzrandig. Otocysten mit Otoconien oder einem Otolithen. Penis bei den meisten vorhanden, meist mit Rinne. Die Valvaten Zwitter mit Penis.

1. Fam. Ampullariacea Guild.
2. Fam. Valvatidae Gray.
3. Fam. Capuloidea Cuv.
- ? 4. Fam. Phoridae Gray.
5. Fam. Sigaretina Trosch.
6. Fam. Marseniadae Bgh.
7. Fam. Cypraeidae Gray.

8. Fam. Cerithiacea (Fér.) Mke.
9. Fam. Alata Lam.
10. Fam. Aporrhaidae Gray.

2. Ordnung. *Proboscidifera mihi*.

Ein langer von der Basis aus einziehbarer ächter Rüssel (Proboscis) vorhanden, in dem vorne an der Spitze die Mundmasse und der Mund liegt. Die primäre linke Kieme stets rudimentär, die primäre rechte immer links gelegen. Penis immer vorhanden. Otocysten mit einem einzigen Otolithen. Ein langer Siphon und entsprechend ein vorderer Canal der Schale vorhanden (ausser bei den Velutiniden). Alle marin.

1. Unterordnung. *Taenioglossa* (Trosch. p.) mihi.

Taenioglossengebiss. Penis ausser bei den Velutiniden mit Rinne.

1. Fam. Velutinidae Ad.
2. Fam. Sycotypidae Ad.
3. Fam. Doliidae Ad.
4. Fam. Cassidea (D'orb.) Gray.
5. Fam. Tritoniidae Ad.
6. Fam. Ranellacea Trosch.

2. Unterordnung. *Toxoglossa* Trosch.

Toxoglossengebiss mit oder ohne Giftdrüse. Penis mit innerem Canal.

1. Fam. Pleurotomacea (Hinds) Lov.
2. Fam. Cancellariidae Ad.
3. Fam. Terebridae Ad.
4. Fam. Conoidea Latr.

3. Unterordnung. *Rhachiglossa* (Gray) Trosch.

Rhachiglossengebiss. Penis fast immer mit innerem Canale, nur bei den zwei ersten Familien noch häufig mit Rinne.

1. Fam. Volutidae Gray.
2. Fam. Harpidae (Ad.) Trosch.
3. Fam. Olividae (D'Orb.) Trosch.
4. Fam. Mitridae Ad.
5. Fam. Strigatellacea Trosch.
6. Fam. Fascioliidae Ad.
7. Fam. Columbellidae (Ad.) Trosch.
8. Fam. Buccinidae (Ad. p.) Carus.
9. Fam. Nassacea Trosch.
10. Fam. Purpuracea Trosch.
11. Fam. Muricidae Trosch.

3. Ordnung. *Heteropoda* Lam.

IV. Phylum. *Platycochlides mihi*.

Weiche ungegliederte meist mit einem Fusse kriechende oder schwimmende Thiere, oft mit Schale, stets mit After, und entwickeltem Gefässsysteme. Mundmasse, ausser bei den Protocochliden, fast immer mit Radula und Kiefern. Ein die Tentakel und die Augen tragender Kopf fast immer deutlich differenzirt. Gehörorgane vorhanden. Das Centralnervensystem besteht nur bei den Protocochliden aus einer einfachen Ganglienmasse mit einfacher Schlundcommissur, bei den andern aus Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien. Wo das Visceralnervensystem völlig gesondert ist und unter dem Schlunde liegt, tritt die Arteria pedalis zwischen ihm und den Pedalganglien hindurch. Buccalganglien und damit zusammenhängendes Darmnervensystem ohne Ausnahme vorhanden. Mit Ausnahme der Cephalopoden sind alle Zwitter, an deren Geschlechtsapparat Zwitterdrüse, Eiweissdrüse und Receptaculum seminis überall vorhanden. Der Penis ist nie ein solider Körperanhang, sondern ein im Innern des Körpers gelegener ausstülpbarer Schlauch, der entweder das Ende des Vas deferens ist, oder ein mit diesem durch eine Flimmerrinne verbundener

Blindsack. Larven meist mit gedeckelter Schale und mit Velum.

I. Classe. *Ichnopoda mihi*.

Besitzen eine breite nur bei den Phyllirroiden fehlende Fusssohle (daher der Name Sohlenfüsser). An dem wohlentwickelten Kopfe sind Augen und Tentakel vorhanden. Athmen durch die ganze Körperoberfläche, durch Kiemen oder durch Lungen. Kiemenhöhle, wenn vorhanden, dorsal gelegen mit dem Eingange am Nacken, und nie mehr als eine einzige Kieme enthaltend. Aeussere Genitalöffnungen an der Seite des Körpers.

1. Ordnung. *Protocochlides mihi*.

Centralnervensystem aus einer einfachen dorsalen Ganglienmasse bestehend, mit oder ohne einfache Schlundcommissur. Augen und Ohren liegen der oberen Fläche der Protoganglienmasse auf. Keine wohlentwickelte Mundmasse mit Radula vorhanden. Kiemen, wenn vorhanden, baumförmige Anhänge auf der Rückenfläche. Keine Schale. Sämmtlich marin.

1. Fam. *Rhodopidae mihi*.

Die Schlundcommissur und das Gefässsystem (?) sollen fehlen. Keine Kiemen. Aeussere Haut flimmernd. Tentakel fehlen. Genitalöffnungen an der rechten Körperseite, die männliche mit Penis, wie bei *Tethys*.

1. Gen. *Rhodope* Köll.

2. Fam. *Tethyidae* (A. u. H.) *mihi*.

Eine einfache Schlundcommissur vorhanden. Keine Mundmasse. Zwischen den jederseits in einer Reihe stehenden Kiemen befinden sich leicht sich ablösende Rückenanhänge (*Vertumnus* oder *Phoenicuri*). Kopf mit grossem Segel.

1. Gen. *Tethys* L.



## 3. Fam. Melibidae mihi.

Im Habitus und dem Besitz von Rückenanhängen mit den Tethyden übereinstimmend. Kiemen verkümmert. Fuss schmal. Mundmasse vorhanden, mit Kiefern, aber ohne Radula. Nervensystem schon deutlich in Cerebrovisceral- und Pedalganglien differenzirt. Schlundcommissur einfach.

## 1. Gen. Melibe Rang.

2. Ordnung. *Phanerobranchia mihi*.

Marine nackte Schnecken, deren Kiemen frei auf der Rückenfläche oder zur Seite des Körpers stehen als kegel- oder faltenförmige oder verästelte Fortsätze, in welche häufig die Verästelungen der Leber hineinragen. Die Kiemen fehlen nur den Phyllirroiden. Die Mundmasse wohl entwickelt, fast immer mit Kiefern und Radula, selten in einen Saugapparat umgebildet. Am Centralnervensysteme sind Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien gesondert, und entsprechend drei Schlundcommissuren vorhanden. Die Augen stehen meist hinter oder an der Basis der oft in Scheiden retractilen Tentakel. Sämmtlich marin.

1. Fam. Tritoniadae A. und H.
2. Fam. Scyllacidae A. und H.
3. Fam. Dendronotidae A. und H.
4. Fam. Bornellidae Bgh.
5. Fam. Heroidae (Gray) Ad.
6. Fam. Dotonidae Ad.
7. Fam. Aeolidiadae Bgh. (incl. Proctonotidae).
8. Fam. Phyllirroidae Ad.
9. Fam. Dorididae Bgh.
10. Fam. Onchidorididae Ad.
11. Fam. Triopidae Ad.
12. Fam. Corambidae Bgh.
13. Fam. Doriopsidae Bgh.

14. Fam. Phyllidiadae A. und H.
15. Fam. Pleurophyllidiadae A. und H.
16. Fam. Pleuroleuridae Bgh.

3. Ordnung. *Sacoglossa mihi*.

Kiemen fehlen oder sind einfache unverästelte keulen- oder blattförmige Anhänge der Rückenhaut. Die Radula mit einer einzigen Reihe einfacher gezählter oder nicht gezählter Zahnplatten, von denen die vorderen, wenn sie abgenutzt sind, in eine am vorderen Ende der Radula am Boden der Mundhöhle gelegene Tasche fallen, in der sie zeit- lebens liegen bleiben. Das Centralnervensystem aus sieben dicht aneinander gelegenen Ganglien, von denen drei visce- rale, zusammengesetzt. Subcerebralcommissur mit der Pedal- commissur verschmolzen. Keine Schale, ausser bei den Lophocerciden. Sämmtlich marin.

1. Fam. Limapontiadae Bgh.
2. Fam. Elysiadae Bgh.
3. Fam. Phyllobranchidae Bgh.
4. Fam. Plakobanchidae Bgh.
5. Fam. Hermaeadae Bgh.
6. Fam. Lophocercidae Ad.

4. Ordnung. *Steganobranchia mihi*.

(Tectibranchia Cuv. p.)

Nur eine an der rechten (ausser in Posterobranchaea) Seite gelegenen Kieme, die entweder vom Mantelrande theil- weise überragt wird, oder in einer dorsalen Kiemenhöhle liegt. Subcerebralcommissur nur ausnahmsweise (Umbrella) noch selbständig erhalten. Schale meist vorhanden. Penis meist durch eine Flimmerrinne mit dem Vas deferens ver- bunden. Sämmtlich marin.

1. Fam. Runcinidae Ad.
2. Fam. Siphonariidae Ad.

3. Fam. Pleurobranchidae (Fér.) Ad.
4. Fam. Aplysiidae (D'Orb.) Ad.
5. Fam. Philinidae Ad.
6. Fam. Bullidae Ad.
7. Fam. Cylichnidae Ad.
8. Fam. Aplustridae Ad.
9. Fam. Actaeonidae Ad.

5. Ordnung. *Branchiopneusta mihi.*

(Pulmonata basommatophora A. Schmidt.)

Meist luftathmende Schnecken des Süß- oder Brackwassers, deren Lunge eine der Kieme entbehrende Kiemenhöhle ist. Immer eine napfförmige oder spiralige Schale vorhanden. Die Augen sitzen an der Innenseite der Basis der nicht retractilen Fühler. Männliche Geschlechtsöffnung oft von der weiblichen entfernt. Subcerebralcommissur mit der Pedalcommissur verschmolzen.

1. Fam. Amphibolidae Ad.
2. Fam. Gadiniidae Ad.
3. Fam. Limnaeidae Ad.
4. Fam. Auriculacea Blv.

6. Ordnung. *Nephropneusta mihi.*

(Pulmonata stylommatophora A. Schmidt, Helicidae Gray.)

Luftathmende Schnecken, deren Lunge der erweiterte Endabschnitt der Niere oder der Cloake ist. Subcerebralcommissur fast immer mit der Pedalcommissur verschmolzen. Es sind in der Regel vier retractile, von der Spitze aus einstülpbare Fühler vorhanden, von denen die kleineren vorderen bei einigen wenigen fehlen, die hinteren auf der Spitze die Augen tragen. Nur ein einziger oberer Kiefer vorhanden, der nur den Agnathen fehlt. Männliche und weibliche Geschlechtsöffnungen liegen dicht bei einander, bilden meist eine Geschlechtscloake. Nackte und beschalte Formen.

Die sämtlichen stylommatophoren Pulmonaten.

2. Classe. Pteropoda Cuv.

3. Classe. Cephalopoda Cuv.

---

N a c h s c h r i f t.

Von dem vorstehenden systematischen Entwurfe sandte ich nach Absendung des Manuscriptes dieser Abhandlung eine Abschrift an meinen hochverehrten Freund, Herrn Dr. Rud. Bergh in Copenhagen. Ich hatte die Freude denselben meinen Ansichten im Allgemeinen beistimmen zu sehen, soweit überhaupt davon vor Veröffentlichung meiner Untersuchungen die Rede sein kann. Eine der grössten Schwierigkeiten schien mir in der richtigeren Gruppierung der bisher als Opisthobranchien zusammengefassten Gattungen und Familien zu bestehen, eine Schwierigkeit, welche ich durch die Aufstellung meiner Sacoglossen beseitigt zu haben glaube. Es war mir daher eine grosse Beruhigung, als Bergh mir mittheilte, dass er „curios genug“, eine, meinen Sacoglossen genau entsprechende Ordnung unter dem Namen der Ascoglossen bereits in seinen Manuscripten aufgestellt, fertig liegen habe. Vermuthlich dürften in den letzten Jahren wenige Forscher sich so eingehend mit der Anatomie der Opisthobranchien befasst haben, wie Bergh und ich. Dass wir Beide, unabhängig von einander, zur Aufstellung der gleichen Ordnung gekommen, dürfte wohl einigermaßen dafür sprechen, dass dieselbe eine wohlbegründete und natürliche ist.

Göttingen, den 2. März 1876.

Dr. H. v. Ihering.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: [Versuch eines natürlichen Systemes der Mollusken. 97-148](#)