

die Erschlaffung, ohne daß neues Wasser zugeführt wurde, zurück und die Spitze des Blattes stand nächsten Morgen zirka 5 cm über dem Boden; die vertikale Stellung des Stieles wurde nicht mehr erreicht und seit 8. August, an welchem Tage schon bei 25°, trotz genügender Bodenfeuchtigkeit, Erschlaffung eingetreten war, richtete sich der Stiel überhaupt nicht mehr auf, sondern blieb horizontal; die Spreite zeigte an den Spitzen schon deutliche Absterbeerscheinungen. — Es sei noch bemerkt, daß die Pflanze bloß tagsüber im Freien stand, bei Nacht aber in einem großen kühlen Zimmer auf dem Fenster.

System und Verbreitung der Heliciden.

Von

Hermann v. Ihering.

Mit einer Karte.

(Eingelaufen am 20. Dezember 1908.)

Wie bei der riesigen und schwierigen Gattung *Unio*, so ist es mir auch bei der Gattung *Helix* vergönnt gewesen, die natürliche Unterabteilung des ungeheuren Materiales auf Grund morphologischer Untersuchungen eingeleitet zu haben. Pfeiffer zählte in seiner Monographie (1877) 3435 Arten von *Helix* auf und Westerlunds Katalog von 1890 enthält 1254 europäische Arten. Noch 1887 schrieb P. Fischer in seinem trefflichen Manual, daß die Modifikationen des Genitalapparates bei *Helix* zu mannigfaltig seien, um für die Systematik Verwendung finden zu können. Ich meinerseits, durch langjährige Studien vom Gegenteil überzeugt, veröffentlichte 1892¹⁾ eine Arbeit, in welcher ich den Genitalapparat der Heliciden zur Grundlage für die Systematik derselben machte. Meine Darstellung ist in der Hauptsache angenommen und zur Basis weiterer Klassifikationsversuche gemacht worden. Dies gilt ganz besonders von dem ausgezeichneten Handbuch von Pilsbry, welches im Gegensatz zu der einseitig konchyologischen Behandlung der Land-

¹⁾ Ihering, H. v., Morphologie und Systematik des Genitalapparates von *Helix*. (Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie, Bd. LIV, 1892, S. 386—520, Taf. XVIII u. XIX.)

schnecken in den anderen größeren Monographien auch die Organisation des Tieres in vollem Umfange berücksichtigt. Pilsbry ist in dieser Hinsicht der Genosse von W. H. Dall. Beide bemühen sich, durch umfassendes Studium, welches auch die Morphologie und Paläontologie der studierten Gruppen in seinen Bereich zieht, die Systematik zu vertiefen und auf wahrhaft wissenschaftliche Grundlage zu stützen. Forscher wie Dall und Pilsbry hat in bezug auf die Bearbeitung der Mollusken Europa zur Zeit nicht aufzuweisen. Es ist daher begreiflich, daß ich auf die Zustimmung Pilsbrys zu meinem Klassifikationsversuche den höchsten Wert lege. Pilsbry bemerkt in seinem Manual¹⁾: „Iherings Arbeit hat einen weitgehenden Einfluß ausgeübt auf die Ansichten über die Klassifikationen von *Helix* und in der Hauptsache die europäischen Genera auf eine feste Basis gestellt . . . Ich habe auf den folgenden Seiten alle diese Gruppen als Genera adoptiert, wenn auch bei den meisten von ihnen die Namen ändernd, und mit Ausnahme von *Campylaea* und *Dorcasia* wurden sie beibehalten mit den von Ihering gegebenen Grenzen. Ich könnte der Hochachtung, die ich vor Iherings Werk habe, keinen besseren Ausdruck geben, als indem ich es in dieser Weise annehme.“ Weiterhin bemerkt aber Pilsbry, daß er durch seine Studien veranlaßt werde, Iherings phylogenetisches System zurückzuweisen und durch ein anderes zu ersetzen. Hierbei werden die echten oder belogonen Heliciden, d. h. die mit Liebespfeil, Pfeilsack und glandulae mucosae ausgestatteten Formen, in zwei Untergruppen geteilt, die *Belogona euadentia* und die *Belogona siphonadentia*. Erstere haben nur eine, am Pfeilsack oder an seiner Basis sich inserierende glandula mucosa, welche einfach oder geteilt ist, drüsig, sackförmig oder kugelig, wogegen bei letzteren gewöhnlich zwei oder mehr glandulae mucosae vorhanden sind, welche sich an die vagina inserieren und schlauchförmig sind, einfach oder verästelt. Die Folge dieser Einteilung ist es, daß Pilsbry zu der Meinung kommt, daß die europäischen *Helices* alle näher untereinander verwandt sind als mit den sogenannten amerikanischen *Arionta*. Im Gegen-

¹⁾ Pilsbry, H. A., Manual of Conchyology, II. ser., *Pulmonata*, Vol. IX, 1894, p. 174.

sätze dazu war und bin ich der Meinung, daß die amerikanischen Arten vom Aussehen von *Arionta* und *Campylaea* genetisch zusammenhängen mit den ähnlichen Formen Europas, daß unter den europäischen *Helices* eine Reihe verschiedener Typen zu unterscheiden sind, die nur teilweise direkte Verwandtschaft zu amerikanischen Formen besitzen, und daß die gekünstelte Einteilung Pilsbry's durchaus nicht gebilligt werden kann.

Kürzlich habe ich nebeneinander die Genitalapparate der europäischen *Helicigona (Arionta) arbustorum* und der argentinischen *Helicigona (Epiphragmophora) tucumanensis* untersucht und ich muß bei meiner Meinung bleiben, daß kein nennenswerter anatomischer Unterschied zwischen den beiden zwar geographisch, aber nicht systematisch weit voneinander abstehenden Arten nachzuweisen ist. Ich gebe in folgendem die Beschreibung des Genitalapparates der genannten argentinischen Art. Von *Epiphragmophora tucumanensis* konnte ich zwei Tiere untersuchen, welche ich der Güte des Herrn Prof. C. Bruch in La Plata, verdanke, der dieselben bei Taft in der Nähe von Tucuman gesammelt hatte. Die Schalen dieser Tiere sind etwas größer als das von Kobelt abgebildete, von A. Doering stammende typische Exemplar; der größere Durchmesser beträgt 36—37 mm, der kleinere 33, die Höhe 21 mm. Der Kiefer des zuerst untersuchten Tieres war bis auf einen mittleren verdickten zweizähligen Teil glatt und 3 mm lang. Eine Reduktion der Rippen des Kiefers bis auf die zwei zentralen war bisher in dieser Gattung nicht bekannt geworden und mir war es daher sehr erwünscht, noch ein zweites Exemplar untersuchen zu können. An letzterem hatte der Kiefer fünf Rippen, eine schmale mediane und je zwei breitere zu deren Seiten. Es wird daher das zuerst beschriebene Verhalten als ein abnormes zu gelten haben. Der Genitalapparat des zweiten Exemplares bot nichts Besonderes dar. Ein capreolus, resp. Spermatophor wurde nicht angetroffen, ebenso wenig ein Pfeil. Es scheint daher, daß bei dieser Art der Pfeilsack in der Regel leer ist oder daß es also nicht zur Ausbildung eines Pfeiles kommt.

Von besonderem Interesse war für mich die Untersuchung des Genitalapparates. Uterus und die nicht sonderlich große Eiweißdrüse boten nichts Bemerkenswertes. Das lange vas deferens

tritt an den epiphallus da heran, wo sich an ihn ein 22 mm langes zylindrisches flagellum ansetzt. Am vorderen Ende des epiphallus, d. h. da, wo er in den penis übergeht, inseriert sich der Retractor-muskel. Das receptaculum seminis ist ein sehr weiter, nach hinten leicht angeschwollener Sack, in welchem ein langer, mehrfach umgebogener und zum Teil in Stücke zerbrochener capreolus sich vorfand, dessen beide Enden 1—1.5 mm dick, zylindrisch und stark chitinisiert waren, während der Mittelteil von hellerer Farbe und bis zu 3 mm erweitert war. An der vagina setzt sich, etwa in der Mitte, zwischen der Einmündung der Samentasche und der äußeren Mündung ein muskulöser zylindrischer Sack an, in dessen distales Ende der Pfeilsack und die glandulae mucosae einmünden. Der Pfeilsack war kurz, dick, fast zylindrisch, sein lumen leer. Von den beiden glandulae mucosae war die eine nierenförmig, die andere sackförmig. Letztere ist also nahezu zylindrisch, die andere aber quer verbreitert. In beiden Fällen ist die Drüse nichts als ein weiter Sack, an dem man eine Anzahl ringförmiger Falten bemerkt, welche senkrecht zur Richtung des Ausführungsganges gestellt sind.

Kommen wir nun auf den Vergleich der Genitalapparate von *Helicigona arbustorum* und *Epiphragmophora tucumanensis* zurück. Besonderheiten der letzteren Art sind das Zwischenstück zwischen vagina und Pfeilsack und die Rückbildung des Pfeiles. Letzterer Umstand bedarf aber noch der Bestätigung durch weitere Untersuchungen. Von den glandulae mucosae ist die eine sackförmig, die andere quergestellt nierenförmig. Die zwei entsprechenden Drüsen von *Helicigona arbustorum* sind nicht schlauchförmig, sondern in der Mitte angeschwollen, nach den freien Enden zugespitzt. Im einen wie im anderen Falle handelt es sich um sackförmige Ausstülpungen der vagina, deren Innenseite mit drüsigem, in Streifen oder unregelmäßigen, ringförmigen Zonen angeordnetem Epithel besetzt ist. Es liegt somit kein Unterschied anatomischer Art vor, sondern nur ein solcher in der äußeren Form der Schläuche. Ähnliche Variationen in der Form, Zahl, Gabelung, Insertion etc. finden sich bei vielen Gattungen der Heliciden und oftmals innerhalb derselben Gattung. Daß dies nicht bloß für europäische, sondern auch für amerikanische Heliciden zutrifft, zeigt auch das

Beispiel der Gattung *Cepolis*, in welcher *C. bonplandi* lange zylindrische glandulae mucosae besitzt, während andere Arten keulenförmige oder kurze und abgeflachte glandulae besitzen. Ich glaube, auf diesen Punkt nicht weiter eingehen zu müssen, denn Pilsbrys Vorgehen ist ohne Analogie in der anatomischen Literatur, wo wesentliche Strukturverhältnisse stets zur Charakterisierung verschiedenartiger systematischer Gruppen Verwendung finden, niemals aber untergeordnete Eigentümlichkeiten, wie Größe, Form usw. der Organe. Und gerade bei den Heliciden haben wir in der Zahl und Ausbildung der Pfeilsäcke, der Gestalt des Liebespfeiles, den Anhangsgebilden von Samentasche und penis anatomische Charaktere, die sich für die systematische Einteilung als wichtig erwiesen haben, und kann daher umsoweniger davon die Rede sein, die sekundären Formverhältnisse der glandulae mucosae für Klassifikationsversuche zu verwenden.

Unter diesen Umständen kann man nicht umhin, sich zu fragen, wie nur ein so hervorragender Forscher wie Pilsbry dazu hat kommen können, ein so verfehltes Einteilungsprinzip für die Klassifikation der Heliciden auszuwählen, und diese Frage führt uns zu der Diskussion eines der interessantesten Probleme der Systematik. Tatsächlich ist es eine auffallende Erscheinung, daß unter den europäischen Vertretern der Heliciden die schlauchförmige, unter den ostasiatischen und amerikanischen die sack- oder keulenförmige Gestalt der glandulae mucosae fast ausnahmslos vorherrscht. Wenn wir annehmen, daß die amerikanischen Heliciden von Ostasien her nach Amerika gelangt sind, so ist das oben angegebene Verhältnis allerdings hinsichtlich der amerikanischen Formen ohne weiteres erklärt. Es bleibt dann aber noch der Gegensatz zwischen den ostasiatischen Heliciden und jenen von Europa und Westasien bestehen. Die europäische *Eulota fruticum* hat allerdings eine verdickte, lappige Form der glandulae mucosae, aber diese, in der europäischen Fauna isoliert stehende Art erscheint fossil erst zu Ende der Tertiärperiode und mag daher ein späterer Zuwanderer sein. Offenbar ist die Erklärung dadurch gegeben, daß innerhalb einer zu Beginn der Tertiärzeit über Europa und Asien weit verbreiteten Fauna von Heliciden eine Scheidung erfolgte, nach welcher in jedem der beiden großen geographischen Gebiete die nunmehr

isolierten Formen in bezug auf die Ausbildung der glandulae mucosae besondere Wege einschlugen. Es ist daher, und das spricht für die Richtigkeit unserer Auffassung, nur natürlich, daß die erst im Laufe der Tertiärzeit in Europa entstandenen Gattungen, wie *Helix*, zylindrische glandulae mucosae besitzen, und es ist ferner selbstverständlich, daß diese in Europa entstandenen Landschnecken keine Vertretung in Amerika besitzen.

So natürlich und leicht verständlich alle diese Verhältnisse auch sind, so bleibt dabei ein Punkt doch rätselhaft, der nämlich, warum die Gesamtheit der europäischen Arten einen Weg einschlug, diejenige Ostasiens einen anderen. Dabei mag die eine Gruppe das ursprüngliche Verhalten beibehalten haben, und zwar wahrscheinlich die europäische, aber in der anderen Gruppe ist dann die eigenartige Ausbildung der glandulae mucosae bei der Gesamtheit der Formen erfolgt, und das eben ist das Unverständliche. Unserem etwas einseitig geschulten Begriffsvermögen leuchtet es ein, daß die Deszendenten einer bestimmten Untergattung oder Gattung irgend welche morphologische Besonderheiten aufweisen, welche dann auf die ganze Deszendenz übertragen werden, aber es ist uns unfaßbar, wie dieselbe eigenartige Entwicklungstendenz zur gleichen Zeit und unabhängig in allen Gliedern derselben Familie zum Ausdruck gelangen kann. Wir verstehen, um bei dem üblichen Stammbaumvergleiche zu bleiben, die aufeinanderfolgenden, nicht aber die nebeneinander in gleichem Sinne sich vollziehenden Entwicklungsvorgänge, und doch handelt es sich hierbei nicht etwa um Absonderlichkeiten und Ausnahmen, sondern um Äußerungen wichtigster Gesetze.

Nehmen wir die von mir vertretene Archhelenistheorie als erwiesen an, so ist klar, daß die Fauna und Flora des tropischen Südamerika und Afrika zu Beginn der Tertiärepoche eine große Übereinstimmung besessen haben müssen. Diese läßt sich ja noch in vielen Zügen erkennen, namentlich dann, wenn man die mutmaßlich alten Formen in Betracht zieht und die sämtlichen, vielfach prädominierenden tertiären Zuwanderer von der Betrachtung ausschließt. Allein selbst in diesem Falle finden wir viele Gattungen und selbst Familien in jedem der beiden jetzt gesonderten Gebiete eigenartig entwickelt und dies kann nur daher kommen, weil

nicht einzelne Gruppen, sondern die Gesamtheit aller Glieder einer bestimmten Familie eine besondere Richtung in der Entwicklung eingeschlagen hat. Die Systematik pflegt die Erkenntnis solcher wichtigen Verhältnisse zu verschleiern, indem sie auf geringfügige Differenzen hin Unterfamilien oder Familien schafft, welche mehr die Differenzen als die gemeinsamen Züge zum Ausdruck bringen.

Wir werden daher erwarten dürfen, daß die alten Elemente der Archhelenis sich in Südamerika und Afrika teils unverändert oder wenig modifiziert erhalten haben, teils durch einseitige Entwicklung sich soweit voneinander entfernt haben, daß sie besonderen Gattungen oder Familien zugewiesen werden. Die Bewertung dieser Unterschiede kann erst dann eine richtige werden, wenn man dem Entwicklungsgange Rechnung zu tragen lernt, und sie ist gegenwärtig ganz von der jeweiligen Auffassung der Monographen abhängig.

Es ist hier nicht der Platz, um diesen Gegenstand weiter zu entwickeln, aber ein auffallendes Beispiel möge noch besprochen werden. Die *Ampullaria*-Arten von Südamerika haben hornigen, jene von Afrika und Indien kalkigen Deckel. Da die Lebensweise beider Sumpfschnecken die gleiche ist, kann dieser Unterschied nicht auf Rechnung der Selektion gesetzt werden. Suchen wir das Verhältnis zu begreifen. Die Ampullarien treten zu Beginn des Tertiärs oder kurz zuvor plötzlich auf. Sie haben sich wahrscheinlich aus Naticiden entwickelt. Unter letzteren gibt es Formen mit kalkigem und solche mit hornigem Deckel. Entweder nun haben die Vorfahren der Ampullarien ein einheitliches Verhalten hinsichtlich des Deckels aufgewiesen oder die altweltlichen stammen von anderen Naticiden ab als die neuweltlichen. Das Merkwürdigste bei der Anpassung, durch welche die Ampullarien entstanden sind, ist die an der Decke der Kiemenhöhle entstandene Lunge. Da nun aber die Archhelenis schon im älteren Tertiär eingebrochen ist und wir marine Vertreter der Gattung nicht kennen, es sei denn, daß sie unter die fossilen Naticiden eingereiht wurden, so muß die Entstehung der Gattung *Ampullaria* nicht nur eine sehr plötzliche gewesen sein, sondern sie muß auch in den verschiedensten Teilen des immensen Wohngebietes von Südamerika bis zu den Molukken in den verschiedenen Flußmündungen sich unab-

hängig vollzogen haben. Dabei aber haben die neotropischen Vertreter eine andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen als die indoafrikanischen.

Kommen wir nunmehr auf die Frage der Klassifikation der Heliciden zurück, so kann es durchaus nichts Befremdliches haben, wenn innerhalb der Familie von dem Zeitpunkte der geographischen Trennung ab die europäisch-westasiatischen Formen ein anderes Verhalten der glandulae mucosae gewonnen haben als diejenigen von Ostasien und Amerika. Es ist daher auch die Pilsbry'sche Einteilung der Heliciden eine verfehlte und bleibt die ältere Auffassung von mir zu Recht bestehen.

Ehe wir nun in der Diskussion der Geschichte und Verbreitung der Heliciden weitergehen, müssen zunächst einige Worte gesagt werden über die amerikanischen Vertreter der Familie. Diese gehören drei ganz verschiedenen Gruppen an:

1. Die Arten der *Cepolis*-Gruppe mit glattem Kiefer, für welche ich den Gattungsnamen *Parahelix* in Vorschlag gebracht habe und zu welcher außer *Cepolis*, dem typischen Subgenus, auch *Polymita* gehört. Diese Gattung ist eine sehr natürliche und anatomisch durch die Erhaltung des ductus receptaculo-uterinus ausgezeichnet, welcher aber in diesem Falle nicht von der vagina oder der Samentasche ausgeht, sondern von dem Pfeilsack. Es ist eines der vielen Verdienste von Pilsbry, den Genitalapparat dieser Gattung bekannt gemacht zu haben. Diejenigen, welche *Cepolis* und *Polymita* für hinreichend verschieden halten, um generisch getrennt zu werden, mögen Pilsbry's Darstellung folgen. Ich meinerseits bin der Ansicht, daß beide Gattungen am besten in eine zu verschmelzen sind, für welche ich früher mit nicht hinreichender Begründung den Namen *Parahelix* vorgeschlagen habe. Dieser Name würde jedoch mit *Cepolis* zusammenfallen und ist somit überflüssig, resp. synonym mit *Cepolis*.

2. *Lysinoe* H. u. A. Ad. mit *Helix ghiesbreghti* als Typus. Die Gattung umfaßt nur wenige große Arten mit geripptem Kiefer, zwei zylindrischen, am Ende leicht keulenförmig angeschwollenen glandulae mucosae und zwei Pfeilsäcken. Der letztere Umstand weist klar auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung hin, welche dieselbe neben *Hygromia (Fruticicola)* stellen. Die Gattung

ist auf Zentralamerika und Mexiko beschränkt und hat keine weiteren Verwandten in Amerika, wohin sie offenbar von Ostasien aus gelangt ist.

3. *Helicigona* Fer. Zu dieser in Amerika und Europa gut vertretenen Gattung gehören als amerikanische Untergattungen *Epiphragmophora* und *Glyptostoma*. Letztere Untergattung dürfte wohl überflüssig sein. Die heutige diskontinuierliche Verbreitung der Gattung dürfte wohl nur durch Aussterben der ostasiatischen Vertreter zu verstehen sein. Auch Pilsbry stimmt hierin mit mir überein. Zweifelhafte fossile Vertreter der Gattung wurden aus dem Eozän von Nordamerika beschrieben, gehören aber offenbar nicht hierher.

Es wird, bevor wir die Geschichte und Verbreitung der amerikanischen Heliciden weiterhin diskutieren, nötig, die allgemeine Klassifikation der Familie der Heliciden klar zu legen. Es stehen sich in dieser Hinsicht die beiden von Pilsbry und mir vertretenen Auffassungen gegenüber, und nachdem sich im vorausgehenden die Unhaltbarkeit der Pilsbry'schen Einteilung ergeben hat, sehe ich mich genötigt, die früher von mir gegebene Darstellung weiter auszuführen. Ich gebe in folgendem die Unterabteilung der von mir begründeten Familie in Unterfamilien und setze dabei die Darstellung Pilsbry's als bekannt voraus, mit der ich in der Auffassung der meisten Gattungen übereinstimme.

Fam. Helicidae Ih.

1. Unterfam. *Hygromiinae* nov. subfam.

Erdschnecken, die oft in Wald und Gebüsch angetroffen werden. Schale ziemlich dünn, meist düster braun, oft behaart, zuweilen mit peripherer heller Binde, mit scharfrandiger Mündung, deren Peristom basal umgeschlagen ist. Der Kiefer ist gerippt. Am Genitalapparat ist bemerkenswert der Mangel eines Divertikel am Gang des receptaculum seminis und die Existenz von zwei oft von Nebensäcken begleiteten Pfeilsäcken, die jedoch vielfach in geringerem oder größerem Grade degeneriert sind. Der Pfeil ist klein, bald zylindrisch, bald abgeflacht und mit zwei oder vier feinen Kanten besetzt. Die glandulae mucosae sind paarig, oft

gegabelt, schlauchförmig oder sackförmig, in einzelnen Gruppen mehr oder minder verkümmert. Die Verbreitung ist eine sehr weite, über Europa, Asien und Amerika sich erstreckende. Hierher gehören folgende Gattungen, denen sich vermutlich noch die anatomisch bisher unbekannte Gattung *Geomitra* anschließen wird:

Hygromia Risso (*Fruticicola* Held).

Eulota Hartm.

Helicodonta Fer. (*Gonostoma* Held).

Lysinoe H. u. A. Ad.

Acanthinula Beck.

Vallonia Risso.¹⁾

2. Unterfam. *Helicellinae* nov. subfam.

Xerophile Schnecken der felsigen, dürren Gelände Europas und ganz besonders der mediterranen Provinz mit Einschluß von Westasien und Nordafrika. Die Schale kalkweiß, zuweilen gebändert. Der Kiefer ist schwach gerippt oder glatt. Der rechte Ommatophor und sein Retraktor liegen nach links vom Genitalapparat, während sie bei allen anderen Heliciden sich zwischen den männlichen und weiblichen Teil des Genitalapparates hineinschieben. Der Genitalapparat, an welchem ein Divertikel des Ganges des receptaculum seminis bald vorhanden ist, bald nicht, gleicht jenem der Hygromiinen in der doppelten Anlage der Pfeilsäcke und deren teilweiser Reduktion vollkommen. Die glandulae mucosae sind zylindrisch, doppelt und meist gegabelt.

Helicella Fer. (*Xerophila* Held).

Leucochroa Beck.

3. Unterfam. *Cepolinae* nov. subfam.

Mäßig große Grund- oder Baumschnecken. Schale solid, bei den baumbewohnenden meist lebhaft gefärbt und gebändert. Der Kiefer ist glatt. Am Genitalapparat ist die Existenz eines vom Pfeilsack ausgehenden ductus receptaculo-uterinus bemerkenswert.

¹⁾ Die echten Heliciden besitzen, wie ich zuerst nachwies, einen sekundären Ureter, der aber bei *Vallonia* fehlt, was wiederum auf die Notwendigkeit eines sorgfältigen Studiums der Anatomie dieser Gattung hinweist, deren systematische Stellung noch nicht sichergestellt ist.

In dem einfachen Pfeilsack wird der Pfeil vermißt. Die zwei glandulae mucosae sind bald schlauchförmig, bald breit und flach. Diese Unterfamilie ist in ihrer Verbreitung auf die Antillen, Florida und die Bahamas beschränkt.

Cepolis Montf.

Polymita Beck.

4. Unterfam. *Helicostylinae* nov. subfam.

Große, meist glänzende, schön gefärbte und oft gebänderte Baumschnecken. Der Kiefer ist gerippt. Am Genitalapparat fehlt ein Divertikel am Gange des receptaculum seminis und ein flagellum am penis. Der einfache Pfeilsack enthält einen konischen, zuweilen verlängerten Pfeil. Die glandulae mucosae sind ersetzt durch eine einzige kugelige Drüse von kompliziertem zusammengesetzten Bau. Diese Schnecken sind in ihrer Verbreitung auf das südöstliche Asien beschränkt, von den Philippinen und Molukken bis Neuguinea und den Salomonsinseln.

Helicostyla Fer. (*Cochlostyla* Fer.).

Chloraea Alb.

5. Unterfam. *Helicinae* nov. subfam.

Schnecken mit relativ großer, oft kugelig und meist gebänderter Schale. Der Kiefer ist mit kräftigen Rippen besetzt. Am Genitalapparat ist die Existenz eines flagellum am penis zu erwähnen, sowie diejenige eines Divertikel am Gange des receptaculum seminis, welches nur bei *Leptaxis* fehlt. Der Pfeilsack ist einfach und groß, der Pfeil mit zwei oder vier Kanten am Körper versehen, welcher durch einen abgesetzten Hals von der Basis gesondert ist. Es finden sich zwei oder mehrere bis zahlreiche glandulae mucosae vor, von zylindrischer oder keulenförmiger Gestalt. Diese artenreiche Gruppe ist dem europäischen Faunengebiet eigen, hat aber auch in Amerika Vertreter.

Helix (L.) Ih.

Helicigona Fer. (*Campylaea*, *Arianta*, *Epiphragmophora* etc. aut.).

Leptaxis Lowe.

Der vorstehend mitgeteilte Klassifikationsversuch ist zwar im wesentlichen auf anatomische Tatsachen gegründet, nimmt aber auch auf die Schale Rücksicht und scheint mir auch vom konchyologischen Standpunkte aus wohl annehmbar. In einigen Punkten sind noch erläuternde Bemerkungen nötig und dieselben werden zugleich den Anlaß bieten, die gegenseitige Stellung der einzelnen Ordnungen zueinander zu diskutieren.

Eine eigenartige kleine Gruppe sind die Helicellinen. Man hat oft hervorgehoben, daß bei ihnen der Ommatophor, d. h. der obere augentragende Tentakel und sein Muskel, nach innen vom Genitalapparat liegt, während er bei den anderen Heliciden zwischen der männlichen und weiblichen Schlinge des Genitalapparates hindurch zieht. Das ist richtig, aber insofern ganz bedeutungslos, als es sich nur um eine leichte Verschiebung der Lage handelt. Ginge der betreffende Retraktor zwischen männlicher und weiblicher Schlinge hindurch, so würde er sich bei der Präparation ohne Durchschneidung nicht aus der geschlossenen Genitalschlinge entfernen lassen. Dem ist aber nicht so, denn bei allen Heliciden liegt der rechte Ommatophor und sein Muskel medial, d. h. nach innen vom Genitalapparat, bald neben ihm, bald teilweise über ihn hinziehend. Es ist bemerkenswert, daß *Leucochroa* sich in dieser Hinsicht so verhält wie *Helicella*. Erstere Gattung hat einen durch Rückbildung der feinen Rippen glatt gewordenen Kiefer und am Genitalapparat Pfeilsack und glandulae mucosae stark degeneriert. Die anatomische Untersuchung wird wohl für unsere Auffassung Belege erbringen; es ist jedenfalls schon hier zu erwähnen, daß die nordafrikanischen Helicellen der Sektion *Xeroleuca* im Habitus so an *Leucochroa* erinnern, daß sie früher zu dieser Gattung gestellt wurden. Während *Leucochroa* eine einseitig entwickelte oder aberrante Gattung darstellt, schließt sich *Helicella* direkt an *Hygromia* an. Hier wie dort bilden doppelte, mit Nebensäcken versehene Pfeilsäcke und paarige, meist geteilte glandulae mucosae den Ausgangspunkt, und auch die verschiedenen Degenerationsvorgänge, welche zum Verluste des einen Pfeilsackes und der Nebensäcke führen, verlaufen in beiden Unterfamilien in der gleichen Weise. Wir können daher nicht daran zweifeln, daß beide gleichen Ursprunges sind, müssen aber die Helicellinen als

eine den besonderen Bedingungen der trockenen Regionen der mediterranen Provinz angepaßte natürliche Gruppe ansehen, welche somit von den Urformen der Heliciden sich weiter entfernt hat, als das bei den Hygromiinen der Fall ist.

Die Cepolinen bilden eine andere natürliche, in ihrer Verbreitung auf Westindien beschränkte Unterfamilie. Zwei anatomische Eigentümlichkeiten sind bei ihnen hervorzuheben, der glatte Kiefer und der am Pfeilsack entspringende ductus receptaculo-uterinus. Letzterer repräsentiert einen archaischen Charakter, der sonst bei Heliciden nicht angetroffen wird, außer im Laufe der individuellen Entwicklung. Ich habe in meiner früher erwähnten Abhandlung diese Verhältnisse und die phylogenetische Bedeutung des triaulen Geschlechtsapparates erörtert (l. c., S. 390—511) und komme daher hier nicht darauf zurück. Eigentümlich ist hier auch die Degenerierung des Pfeiles. Was endlich den Kiefer anbetrifft, so gibt es offenbar zwei Wege, auf denen aus einem gerippten Kiefer ein glatter hervorgehen kann; entweder werden die ziemlich zahlreichen Rippen immer feiner, linear und schließlich verschwindend fein oder es sind in mäßiger Zahl kräftige Rippen vorhanden, welche allmählich in ihrer Zahl bis auf zwei oder Null reduziert werden. In die erstere Gruppe ist vermutlich der Kiefer von *Leucochroa* zu stellen, in letztere jener der Cepolinen. In dieser Hinsicht erinnere ich an die von mir bei *Helicigona* (*Epiphragmophora*) *tucumanensis* gemachte Beobachtung, wonach der mit fünf Rippen gezielte Kiefer bei einem Exemplar nur zwei Rippen besaß. Es lag da also ein glatter Kiefer vor, der nur in der Mitte ein am Rande vorspringendes, seitlich je von einer Rippe begrenztes, schmales Mittelfeld besaß. Würden an einem solchen Kiefer die beiden noch übrig gebliebenen Rippen undeutlich, so entstünden Kieferformen, wie wir sie durch Pilsbry (l. c., Pl. 57, Fig. 41—46) kennen gelernt haben. Alle diese Beobachtungen zwingen uns zu der Annahme, daß bei den Heliciden der gerippte Kiefer die Regel und den Ausgangspunkt bildet. Im Gegensatze zu der vorausgehenden Unterfamilie ist es bei der vorliegenden nicht möglich, sie an irgend eine andere anzuschließen, doch wird man erwarten dürfen, daß das vergleichende Studium der Schalen, und besonders der fossilen, unsere Erkenntnis noch fördern wird.

Die Helicostylinen sind in ihrer Verbreitung auf die tropischen Inseln des östlichen Asiens beschränkt und im Bau ihres Genitalapparates von allen übrigen Heliciden durch die kompliziert gebaute einzelne glandula mucosa unterschieden. Dieses Verhältnis ist nur zu verstehen durch den Vergleich mit den ostasiatischen *Eulota*-Arten, bei denen ramifizierte, mehr oder minder azinöse glandulae mucosae vorkommen. So erweisen sich uns denn die artenreichen Gattungen *Chloraea* und *Helicostyla* als hervorgegangen aus Hygromiinen und speziell aus Arten von *Eulota* oder verwandten Formen.

Die *Helicinae* sind eine andere, wohl charakterisierte Unterfamilie, die zusammen mit den Helicostylinen die Mehrzahl aller auffallenden, schönen und großen Heliciden umschließt. Auch spielt bei ihnen die Zeichnung mit Spiralbändern, meist drei bis fünf, eine größere Rolle als in den meisten anderen Familien. — In keiner anderen Unterfamilie hat der Liebespfeil eine so vollkommene Ausbildung und Größe erlangt als bei ihr. Am Liebespfeil setzen sich Kopf, Hals und Körper gegeneinander ab und letzterer zeigt eine mannigfaltige und fein ausgebildete Skulptur, infolgederen der Körper des Pfeiles im Querschnitte bald zwei-, bald vierkantig erscheint. Hierdurch erweist sich auch diese Unterfamilie als eine der höchst modifizierten. Hervorgegangen sein kann auch diese Unterfamilie nur aus jener der Hygromiinen, welche sowohl hinsichtlich der Schale als auch in bezug auf den Genitalapparat die größte Mannigfaltigkeit aufweist.

Die Hygromiinen stellen somit die ursprünglichste Unterfamilie der Heliciden dar, von welcher wir die übrigen ohne Schwierigkeit ableiten können. Hervorzuheben ist noch, daß der Liebespfeil bei den Hygromiinen bald konisch, bald abgeflacht, zweikantig oder selbst vierkantig ist. Im einzelnen wird diese Familie mit Rücksicht auf die ihr zugewiesenen Gattungen und deren Begrenzung noch sehr der Revision bedürfen. Ich habe hier mit bezug auf die ostasiatischen Arten mich an Pilsbrys Darstellung gehalten, bin aber überzeugt, daß viele der von ihm zu *Eulota* gestellten Arten in Wahrheit nicht von *Hygromia* getrennt werden dürfen. Nicht einmal von Pilsbrys Standpunkte aus, also bei einseitiger Berücksichtigung der glandulae mucosae; ist

dies möglich, denn manche der ostasiatischen Arten von *Eulota*, wie *E. quaesita* Desh., *luhuana* Sow. und *fasciola* Drap., haben zylindrische glandulae mucosae.

Ich vermute, daß noch einige in anatomischer Hinsicht nicht oder ungenügend bekannte Gattungen, wie namentlich *Geomitra* Swains., hierher gehören.

Die morphologischen Differenzen, wie sie aus den vorangehenden Erörterungen sich für die verschiedenen Gruppen der Heliciden ergeben, gewähren uns auch Einblick in die Phylogenie dieser artenreichen Gruppe von Landschnecken. Zunächst wird es dadurch möglich, die einseitig entwickelten und hochgradig modifizierten Formen zu trennen und wenigstens in großen Zügen die Entwicklungsverhältnisse innerhalb der Familie zu erfassen. Weiterhin aber wird es auch möglich, auf vergleichend morphologischem Wege Schlüsse zu ziehen mit bezug auf die Organisation der Vorläufer der heute lebenden Heliciden. Zwei Momente sind es namentlich, welche in dieser Hinsicht bedeutungsvoll sind, der ductus receptaculo-uterinus und die Ausbildung der glandulae mucosae und der Pfeilsäcke. In meiner zitierten Arbeit von 1892 habe ich S. 511 die Morphologie des zuerst genannten Verbindungskanals zwischen uterus und vagina erörtert. Der betreffende Gang hat offenbar den Zweck, die bei der Begattung eingeführten Spermatozoen an die Stelle des Eileiters zu bringen, an welcher sich die Befruchtung vollzieht. Ähnliche Verhältnisse kennt man auch vom Genitalapparate der Plattwürmer, wo der Laurersche Kanal die Samenelemente zur Befruchtungskammer führt, aus welcher ein anderer Gang die reifenden, resp. befruchteten Eier nach außen leitet. Bei einem Zwitterapparate ist eine solche Dreiteilung der Leitungswege in solche zur Ausführung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte und zur Einführung des bei der Begattung aufgenommenen Samens sehr verständlich. Ich habe zuerst die vergleichende Anatomie des Geschlechtsapparates der Zwitter-schnecken vom genetischen Standpunkte aus behandelt und dargetan, daß bei den niederen Landpulmonaten vielfach ein dreigespaltenener oder triauler Geschlechtsapparat vorkommt und daß aus demselben sekundär durch Verlust des ductus receptaculo-uterinus ein diauler Geschlechtsapparat hervorgeht. Nachdem nun Brock

gezeigt, daß in der Ontogenie von *Helix* das triale Stadium noch regelmäßig wiederholt wird, sind wir gezwungen, den Vorläufern der Heliciden einen trialen Genitalapparat zuzuschreiben. Die Entstehung von Pfeilsack und glandulae mucosae knüpft nun unmittelbar an die Existenz des erwähnten ductus an. Um die folgende Darstellung leichter verständlich zu machen, müssen zunächst einige Worte vorausgeschickt werden über die Begattung der Heliciden. Dieselbe stellt jedenfalls das Großartigste und Wundervollste dar, was das Liebeswesen der Tiere aufzuweisen hat. Während bei den meisten Wassertieren die Geschlechtsprodukte einfach in das Wasser entleert werden und bei den höheren Wirbeltieren die Begattung lediglich in der Einführung des männlichen Gliedes in die Scheide des weiblichen besteht, nehmen bei den Heliciden beide am Begattungsakte beteiligten Tiere gleichermaßen an dem Akte teil. Es läßt sich sogar sagen, daß die weiblichen Begattungsorgane viel komplizierter sind als die männlichen. Letztere beschränken sich auf den penis und die Einführung einer Samenpatrone in die vagina, resp. die Samentasche des Weibchens. Bei letzteren dagegen wird die ganze vagina ausgestülpt und auch noch der Pfeilsack, dessen scharfes Kalkstilet dem Partner zu größerer Aufreizung in den Leib gestoßen wird, wobei gleichzeitig von den glandulae mucosae reichlich schlüpfriges Sekret ausgeschieden wird. Hierbei ist zu beachten, daß die Heliciden Zwitter sind; es kann daher nur in funktionellem Sinne von männlichen und weiblichen Tieren die Rede sein, indem bei der jeweiligen Begattung immer ein Tier als Männchen, das andere als Weibchen funktioniert. Nur wenn man diese Verhältnisse sich vor Augen hält, die Tatsache also, daß das Weibchen nicht wie bei den anderen Tieren sich rein passiv verhält, sondern sehr aktiven Anteil an der Begattung nimmt, kann man nicht nur die Funktion, sondern auch die Entstehungsgeschichte des Pfeilsackes sich erklären. Als Ausgangspunkt der ganzen von uns besprochenen Variationen von Pfeilsack und glandulae mucosae ist die typische Ausbildung dieses Apparates in der Gattung *Hygromia* anzusehen. Wir finden da an der vagina jederseits mehrere sackförmige Anhänge, von denen die vorderen kürzer und muskulöser sind, die oberen kleine Drüsenschläuche darstellen, die nahe dem Ursprunge

des Ganges der Samentasche stehen. Von den vorderen Säckchen ist das eine jederseits mit einem kleinen, meist zylindrischen Pfeil ausgestattet, das andere, der sogenannte Nebensack, leer. Offenbar waren alle diese Anhangsschläuche ursprünglich gleichartig und es trat erst später die erwähnte Differenzierung ein, die weiterhin zunächst zum Schwund des Nebensackes führt und immer mehr Pfeilsack und Drüenschläuche differenziert. Das nächst zurückliegende Stadium der Phylogenie muß die Gleichheit der Pfeil- und Nebensäcke aufgewiesen haben, wobei es zur Ausbildung eines Pfeiles noch nicht gekommen war. Auf noch früherem Stadium bestand überhaupt kein Gegensatz zwischen glandulae mucosa und Pfeilsäcken. Es lagen eben lediglich einfach Drüenschläuche vor, deren Ausbildung an der für die weibliche Begattung so wichtigen Stelle der Einmündung des Ganges der Samentasche in die vagina leicht begreiflich ist.

Es ist ja ohne weiteres klar, daß ein so eigenartiges Gebilde, wie der kalkige Liebespfeil der Heliciden, der nirgends bei anderen Landschnecken vorkommt, innerhalb der Familie, resp. von den Vorläufern der Hygromiinen erworben sein muß, und wie dies geschah, können wir mit ziemlicher Sicherheit aus den uns vergleichend-anatomisch bekannt gewordenen Tatsachen erschließen. Hier aber hört dann der Boden der positiven Beobachtungen auf und wir sind vorläufig in bezug auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Heliciden ganz auf mehr oder minder willkürliche Vermutungen angewiesen. Um dies zu verstehen, muß man sich erinnern, daß bei vielen Heliciden ein weitgehender Degenerationsvorgang beobachtet wird, infolgedessen Pfeilsack und glandulae mucosae bis auf Reste verschwinden. Ich habe den typischen, mit Pfeilsack ausgerüsteten Genitalapparat belogon genannt und als haplogon den einfachen, der Pfeilsäcke und glandulae mucosae entbehrenden Genitalapparat der übrigen Heliceen bezeichnet. Es gibt also *Helix*-artige Schnecken mit einfachem haplogonen Genitalapparat, welche niemals Pfeilsäcke besessen haben, und andere, welche durch Degeneration des Pfeilapparates haplogon geworden sind. Wir vermögen nur bis jetzt nicht zu entscheiden, ob der Genitalapparat einer *Helix*-artigen Schnecke primär oder sekundär haplogon ist. Ich bin überzeugt, daß noch manche *Helix*-artige Schneckengattung,

welche bis jetzt nicht zu den Heliciden gestellt wird, in Wahrheit zu dieser Familie gehört. Bei eingehender Untersuchung dieser Formen wird wohl gelegentlich noch atavistischerweise der Pfeilsack mit seinen Drüsen zum Vorschein kommen oder doch embryologisch noch nachweisbar sein. Vielleicht auch, daß andere Organe zu einer tieferen Einsicht in die Verwandtschaftsbeziehungen der Heliceen führen werden. Von der konchyologischen Seite her kann man in dieser Richtung wenig erwarten und ebenso steht es mit der Mehrzahl der fossilen *Helix*-artigen Schnecken.

Bevor wir in unseren Erörterungen weitergehen, ist es nötig, die fossilen Vertreter der Heliciden zu betrachten. Die Familie der Heliciden, so wie ich sie auffasse, ist erst im Laufe der Tertiärepoche zur Entwicklung gelangt und das erklärt ihre eigenartigen Verbreitungsverhältnisse. Die *Helix*-artigen Schalen, welche man im europäischen Tertiär findet, sind größtenteils nicht sicher ihrer systematischen Stellung nach zu beurteilen. Es finden sich da Arten von *Strobilus* und *Vallonia*, aber die letzteren dürften schwerlich dem entsprechen, was wir heute, zumal auch in anatomischer Hinsicht, unter diesem Namen verstehen. Sandberger vergleicht einige eozäne Schneckenschalen des europäischen Eozäns mit den südafrikanischen Gattungen *Pella* und *Dorcasia*. Im hohen Grade bemerkenswert sind eigenartige dickschalige *Helices* mit breitem umgeschlagenen Mundsaum, welche Sandberger den westindischen *Pleurodonte* und den asiatischen *Obba* vergleicht. Oppenheim hat für dieselbe die Gattung *Dentellocaracolus* aufgestellt, deren systematische Verwandtschaftsbeziehungen Gegenstand der Kontroverse wurden. Pilsbry vergleicht sie mit kanarischen *Hemicycla* und mit *Obba*, bestreitet aber die Ähnlichkeit mit *Pleurodonte*. Boettger hat hiergegen lebhaft Einspruch erhoben und ich meinerseits schließe mich den europäischen Kollegen an. Soviel ist sicher, daß relativ große und echte, schwere und wohl skulpturierte Helicinen aus der Verwandtschaft von *Hemicycla* und *Leptaxis* im Eozän noch nicht können existiert haben. Die Tiere von *Dentellocaracolus* können daher nicht die Anatomie der Heliciden besessen haben, und so ist es nur natürlich, wenn man bei ihnen eine ähnliche Organisation voraussetzt, wie sie den der Schale nach nächstverwandten Gattungen *Pleurodonte* und *Obba* zukommt.

Ähnlich wie mit dem europäischen Eozän steht es mit jenem von Nordamerika, in welchem Ch. A. White zufolge die Gattungen *Strobilus*, *Patula* und *Polygyra* vorkommen. *Patula* ist in Europa erst seit dem Oligozän bekannt, dürfte wohl aber auch noch in eozänen Ablagerungen nachgewiesen werden. *Polygyra* dagegen ist eine Charakterform Nordamerikas, welche wohl dort entstanden ist und vermutlich auch stets auf das jetzige Wohngebiet beschränkt blieb. Daneben kommen im nordamerikanischen Eozän zwei *Helix*-artige mittelgroße Schalen vor, welche als *Helix peripharia* und *riparia* beschrieben wurden und von welchen White die erstere mit *Lysinoe*, die zweite mit *Arianta* Leach vergleicht, wenn auch nicht ohne Bedenken. In der Tat sind diese Vergleiche nichts weniger als zutreffend, und so ergibt sich auch wieder in Nordamerika für das Eozän der Mangel von Heliciden. Im Oligozän von Nordamerika erscheinen dann Vertreter der westindischen Gattung *Cepolis* in Florida, welches zu jener Zeit noch vom amerikanischen Festlande getrennt und an den Archipel der Antillen angegliedert war. Daneben treten in Florida noch *Polygyra*-Arten auf und in Jamaika Vertreter der Gattung *Pleurodonte*, welche in ihrer gegenwärtigen Verbreitung auf Westindien, Zentralamerika und den Norden von Südamerika beschränkt ist.

Im europäischen Oligozän sind von den fünf Unterfamilien der Heliciden bereits zwei gut vertreten. Vorherrschend sind die *Hygromiinae* mit den Gattungen *Hygromia* und *Helicodonta*. Daneben finden sich Arten der jetzt auf die Kanaren und Azoren und umliegenden Inseln beschränkten Gattung *Leptaxis*. Es gab eine Zeit, in welcher man die Heliceen dieser atlantischen Inseln für europäische Einwanderer hielt, resp. sie als durch den Menschen eingeschleppt betrachtete. Es finden sich aber nicht nur eigenartige Formen in Menge, sondern auch subfossile Vertreter derselben. Es ist daher hochinteressant, daß diese jetzt in ihrer Verbreitung so beschränkten Landschnecken zur Tertiärzeit auf dem europäischen Festlande gut vertreten waren. Daraus geht klar hervor, daß die im Nordwesten von Afrika gelegenen atlantischen Inseln einst mit Spanien und Nordafrika zusammenhingen. Eine Verwandtschaft dieser Landschnecken mit jenen der Antillen existiert aber nicht, und würde schon aus diesem Grunde die Atlantistheorie von Heer zurückzuweisen sein:

Im Miozän von Europa treten dann alle diejenigen Gruppen der Heliciden auf, denen wir bisher nicht begegnet sind, so zumal die Helicellinen und von den Helicinen die Gattungen *Helicigona* und *Helix*. Damit ist im wesentlichen die Entwicklung der Familie zum Abschluß gebracht, abgesehen natürlich davon, daß verschiedene Sektionen erst im Pliozän oder Pleistozän auftreten.

Der Umstand, daß gleichzeitig im Oligozän von Europa und Nordamerika echte Heliciden auftreten, die sich schon auf drei Unterfamilien verteilen, weist darauf hin, daß uns die geologische Geschichte der Familie zur Zeit nur unvollkommen bekannt ist. Das geht ohne weiteres auch daraus hervor, daß wir aus ganz Asien so gut wie nichts von der Geschichte der Heliciden wissen, und doch liegt aller Wahrscheinlichkeit nach gerade hier das hauptsächlichste Entwicklungszentrum der Heliciden, von welchem aus einerseits die Vorläufer der Cepolinen nach Zentralamerika und Westindien gelangten, andererseits die Hygromiinen sich nach Europa verbreiteten. Wir werden daher annehmen müssen, daß während der Eozänzeit Europa und Asien ein zusammenhängendes großes Faunengebiet von tropischem und subtropischem Charakter bildeten, in welchem schon während des Oligozäns eine geographische Scheidung sich vorbereitete, als deren Ergebnis es anzusehen ist, daß vom Miozän an die beiden nunmehrigen großen Entwicklungszentren, Ostasien mit der angrenzenden Inselwelt einerseits, Europa mit Westasien und Nordafrika andererseits, gesonderte Wege in der Ausbildung ihrer Fauna einschlugen. Unter diesen Umständen kann es uns nicht wundernehmen, wenn die Hygromiinen, welche so früh erscheinen, noch heute ebenso in Europa wie in ganz Asien die weiteste Verbreitung aufweisen, während andererseits die Helicellinen und Helicinen, die offenbar europäischen Ursprungs sind und im wesentlichen erst miozän auftreten, in Asien keine oder nur wenige Vertreter haben. Daß auch die *Helicinae* in Asien zur Tertiärzeit Vertreter gehabt haben müssen, geht daraus hervor, daß im pazifischen Nordamerika Gattungen dieser Unterfamilie leben, welche lediglich von Asien aus dahin gelangt sein können. Andererseits hat Amerika in der Gattung *Lysinoe* eigenartige Vertreter der Hygromiinen, welche ebenfalls nur aus Asien gekommen sein können, dort aber sich nicht bis auf

unsere Tage erhalten haben. Sodann aber wurde das tropische Ostasien und namentlich das Inselgebiet von den Philippinen bis nach Neuguinea und den Salomonsinseln das Entwicklungszentrum der eigentümlichen Gattungen *Chloraea* und *Helicostyla* (*Cochlostyla*). Man hat geglaubt, Vertreter dieser Gattungen, und namentlich der ersteren, schon im europäischen Eozän nachweisen zu können, doch liegt dem ein Irrtum zugrunde. In bezug auf ihre glandulae mucosae stellen diese Gattungen einen so eigenartigen Typus dar, daß sie nur an dem Ende, nicht an dem Anfang des Stammbaumes der Heliciden ihren natürlichen Platz finden können.

Wir müssen hier, bevor wir weiter gehen, noch auf die verschiedenen Meinungen der Fachgenossen über die Bestimmung der alttertiären Heliciden näher eingehen. Über *Helix lepidotricha* z. B. gehen die Ansichten weit auseinander. Sandberger stellt die Art zu *Hygromia*, Pilsbry zu *Helicigona* und Boettger erklärt den für einen Stümper, welcher darin nicht eine *Chloritis* erkenne. Am wenigsten dürfte sich wohl zugunsten von Pilsbrys Meinung sagen lassen, da dieselbe nicht sachlich begründet, sondern nur der Überzeugung entsprungen ist, daß die eozänen *Helices* von Europa mit den jetzt noch da lebenden genetisch zusammenhängen. Aber auch von diesem Standpunkte aus würde man weit eher Sandberger recht geben müssen als Pilsbry. Daß *Helix lepidotricha*, wenn sie aus dem tropischen Ostasien stammte, unbedenklich und allgemein der Gattung *Chloritis* einverleibt worden wäre, wird wohl kaum zu bestreiten sein. Anders aber steht die Frage, ob fossile Vertreter von *Chloritis* und *Hygromia* unter allen Umständen auseinander gehalten werden können. Ganz allgemein wird für *Chloritis* die Stellung der Haare in Quincunx für charakteristisch angegeben. Allein eine genauere Prüfung zeigt, daß bei vielen Arten axiale Anwachsstreifen oder Rippen angetroffen werden, die eine Anordnung der Haare in Reihen zur Folge haben. Bei anderen Arten ist diese Stellung keine regelmäßige, bei wieder anderen sind die Haare überaus klein und bei anderen, wie *Ch. micromphala* und *obnubila* Gude, fehlt jede Spur von Haaren oder deren Narben. Nimmt man hierzu, daß auch die Form des Gewindes und des Nabels erheblich variiert und daß andererseits eine beträchtliche Variabilität bezüglich der angeführten Merkmale, des Peristoms usw.

bei den Arten von *Hygromia* zu beachten ist, so scheint es immerhin eine mißliche Sache, der Schale nach gewisse Arten von *Hygromia* und *Chloritis* sicher zu unterscheiden.

Eine andere verschiedenartig beurteilte alttertiäre Art ist *Helix hyperbolica*, welche Sandberger zu *Obba* stellt, Pilsbry mit den kanarischen *Hemicycla* vergleicht, während Oppenheim für sie ein besonderes Genus, *Dentellocaracolus*, aufstellt. Da wir echte Helicinen aus dem Eozän nicht kennen, so kann an einen Vergleich mit *Hemicycla*, respektive *Leptaxis* in diesem Falle nicht gedacht werden. Die Gattung *Dentellocaracolus* hat unter den lebenden Landschnecken Europas keine Nachkommen; sie ist einerseits mit den ostindischen *Obba*, andererseits mit den *Pleurodonte*-Arten der Antillen nächstverwandt. Es ist nicht einzusehen, weshalb Pilsbry sich dieser Tatsache zu verschließen sucht, denn er selbst erkennt das unvermittelte Auftreten der Gattung *Pleurodonte* im westindischen Oligozän als ein überraschendes an. Als rätselhaft wird man dasselbe aber keineswegs bezeichnen können, denn viele andere Gattungen von Landschnecken, welche man aus dem Eozän von Europa kennt, große Glandinen, Cylindrellen, *Megalostoma* und andere erscheinen ebenfalls unvermittelt im Oligozän und Miozän von Jamaika und Florida.

Man würde den Widerspruch, in den sich ein so trefflicher Kenner der Landschnecken, wie Pilsbry, zu den europäischen Fachgenossen gestellt hat, nicht verstehen können ohne die theoretischen Bedenken, welche seinem Vorgehen zugrunde liegen. Pilsbry spricht sich wiederholt (Manual IX, p. 235 et 309) dahin aus, daß theoretische Betrachtungen ihn dabei geleitet haben. So meint er: „philosophical study must cause us to see in the supposed *Corasia*, *Chloritis* of the Tertiary merely the ancestors of groups now living in Europe“. Gerade diese theoretischen Anschauungen von Pilsbry sind es, denen ich entgegentreten muß, wie das schon Oppenheim, Boettger u. a. getan haben. Pilsbry irrt, wenn er glaubt, die Verhältnisse des europäischen Tertiärs auf Grund der in Nordamerika gewonnenen Erfahrung beurteilen zu können. Die Eozänfauna von Nordamerika ist in bezug auf Landschnecken weder reich, noch interessant. Sehen wir von der heute lebend nur noch in Afrika angetroffenen, aber zu Anfang des Ter-

tiärs weit verbreiteten Gattung *Columna* ab, so finden wir im Eozän von Nordamerika wesentlich nur Gattungen von Landschnecken vertreten, die auch heute dort noch leben. Vollkommen anders aber ist das Verhältnis in Europa, wo wir in den eozänen Ablagerungen dünnschalige Trochomorphen und Naninen finden, welche heute dem ostasiatischen Gebiete eigen sind, ebenso wie Arten von *Cyclophorus*, *Coptochilus* und anderen Deckelschnecken neben Vertretern der pazifischen Gattungen *Partula*, *Ptychochilus* u. a. Hält man hierzu die Existenz von mancherlei Pulmonaten und Deckelschnecken im europäischen älteren Tertiär, welche heute für Westindien charakteristisch sind, und ferner, daß sogar nächste Verwandte der brasilianischen Gattung *Megaspira* dort vorkommen, so ist es klar, daß die alttertiären Landschnecken von Europa ein tropisches Gepräge zeigen und daß in ihnen nicht nur Vertreter von Gattungen des europäischen Faunengebietes angetroffen werden, sondern auch zahlreiche Repräsentanten von Gattungen, die sich heute nur noch in anderen Erdteilen lebend vorfinden.

Es gibt durchaus nur eine Erklärung für diese merkwürdigen Verbreitungsverhältnisse, die nämlich, daß in der Landschneckenfauna des älteren europäischen Tertiärs neben Europa eigentümlichen Formen in Menge auch solche vertreten waren, die dem ganzen europäisch-asiatischen Faunengebiete angehörten. Zur Oligozänzeit muß zwischen Ostasien und Kalifornien eine breite, ziemlich weit nach Süden hinabreichende Landverbindung existiert haben, auf welcher Schnecken Ostasiens nach Zentralamerika und Westindien gelangen konnten.

Es ist hiernach sicher, daß die tertiäre Landfauna von Nordamerika verhältnismäßig einfache Bedingungen darbot, daß sie nicht berührt wurde von der Massenwanderung europäisch-asiatischer Elemente nach Zentralamerika, und daß die europäische eozäne Fauna in vieler Hinsicht mit der asiatischen in Übereinstimmung gewesen sein muß. Wenn das für die Landschnecken von Pilsbry auf Grund irriger theoretischer Betrachtungen in Zweifel gezogen wurde, so weisen die in anderen Tiergruppen gemachten Erfahrungen unzweideutig die Berechtigung der entgegenstehenden Auffassung der europäischen Fachgenossen nach. Weder Papageien und *Trogon*-Arten, noch auch Affen, welche im europäischen Tertiär nicht fehlen,

sind in Nordamerika je gefunden worden. Besonders instruktiv sind die Verbreitungsverhältnisse der Ameisen, deren tertiäre europäische Vertreter uns aus dem baltischen und sizilischen Bernstein bekannt geworden sind. Es finden sich nun in demselben außer den allbekanntesten europäischen Gattungen auch Vertreter von *Oecophylla*, *Leptomyrmex* und anderen Gattungen, welche heute auf das tropische Ostasien und seine Inseln beschränkt sind.

Wir wissen bis jetzt fast nichts von den tertiären Landschnecken Asiens, wir können aber nicht daran zweifeln, daß Gattungen, welche heute für Ostasien charakteristisch sind und welche im älteren Tertiär von Europa und Zentralamerika durch übereinstimmende oder nächstverwandte Formen vertreten sind, auch im Tertiär von Asien nicht gefehlt haben können.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, zu welcher Zeit die Einwanderung der verschiedenen Heliciden und der sonstigen Landschnecken des eurasischen Gebietes nach Südamerika vor sich ging, so müssen wir bekennen, daß seither erst so wenig von fossilen Landschnecken aus Südamerika bekannt wurde, daß zu der Beurteilung der Frage das unentbehrliche paläontologische Material noch fehlt. Glücklicherweise tritt hier eine Nachbardisziplin ergänzend ein, die Lehre von den fossilen Säugetieren. Dank den bahnbrechenden Arbeiten von Florentino Ameghino vermögen wir die Entwicklung der Säugetierwelt von Südamerika in ihren wesentlichen Zügen zu überblicken. Während des Eozäns bestand noch die atlantische Brücke der Archhelenis, welche den Austausch von Säugetieren zwischen Südamerika und Afrika möglich machte. Weiterhin blieb die südamerikanische Fauna durch längere Zeit, in welcher sich ihre Eigenart immer stärker fixierte, isoliert. Die erste Einwanderung von Säugetieren der nördlichen Hemisphäre, welche man kennt, erfolgte zur Zeit der Ablagerung der Entrerios-Formation. Es ist nun in hohem Grade auffallend, daß die Raubtiere, denen wir hier begegnen, abgesehen von der überhaupt sehr weit verbreiteten Gattung *Canis*, durchweg solchen Gattungen angehören, welche in Nordamerika nicht oder erst ganz spät, zu Ende des Tertiärs, vertreten sind. Diese Säugetiere der Entrerios-Schichten gehören den Gattungen *Amphicyon*, *Cyonasua* und *Arctotherium* an. Die erste dieser Gattungen ist gut vertreten im euro-

päischen Miozän, hat aber Nordamerika nicht erreicht. Ebenso fehlen im nordamerikanischen Tertiär gänzlich Bären und bärenartige Procyoniden. Man hat zwar versucht, die nordamerikanische Gattung *Phlaocyon* Matthew den Procyoniden zuzurechnen, allein sie hat mit ihnen, wie ich überzeugt bin, nichts zu tun, und ist den Caniden einzureihen. Das Gebiet der Procyoniden erstreckt sich noch heute über Südamerika, Zentralamerika und Ostasien, und ohne Zweifel stammen von Ostasien auch die diesbezüglichen ersten Einwanderer Südamerikas. Da für die jetzt noch in Südamerika lebenden Raubtiere die Vorläufer im südamerikanischen Tertiär vollkommen vermißt werden, da Ursiden im europäischen Tertiär seit dem Miozän vorkommen, nicht aber Procyoniden, und da andererseits im nordamerikanischen Tertiär Ursiden und Procyoniden vollkommen fehlen, so können diese ältesten Raubtiere Südamerikas nur aus Ostasien stammen. Diese Schlußfolgerung weist uns auch den Weg zur Altersbestimmung, insofern eben *Amphicyon* dem Myozän von Europa und Entrerios gemeinsam zukommt. Europäische Geologen haben gelegentlich den Entrerios-Schichten ein jüngeres Alter beigegeben, gestützt namentlich auf die Dissertation von Borchert. Eine Nachprüfung der Entrerios-Fossilien hat mich aber zu dem Ergebnis geführt, daß die Borchertschen Bestimmungen grobenteils falsch sind und daß die Zahl der in den Entrerios-Schichten angetroffenen, heute noch lebenden Arten eine sehr viel geringere ist als Borchert dies annahm. So geht das miozäne Alter der Entrerios-Schichten ebensowohl aus der Bearbeitung der marinen Mollusken als aus jener der Säugetierreste hervor.

Kommen wir hiernach auf die Herkunft der südamerikanischen Heliciden und der übrigen verwandten *Helix*-artigen Landschnecken zurück. Außer Betracht bleiben dabei diejenigen Gattungen, deren Anatomie uns noch unbekannt ist. Von Heliciden haben wir in Zentral- und Südamerika Vertreter von *Lysimoe* und *Helicigona*. Erstere Gattung ist ein aberranter Typus der Hygromiinen, einer Unterfamilie also, welche ihre höchste Entwicklung in Ostasien gefunden hat, von wo auch *Lysimoe* herkommen wird. Lebend hat sich diese Gattung nur noch in Amerika erhalten. Bezüglich der Gattung *Helicigona* muß auf das früher Bemerkte ver-

wiesen werden. Gesichert kann die Geschichte dieser Gattung erst dann erscheinen, wenn einmal die tertiären Landschnecken Asiens gut bekannt sein werden, unter denen naturgemäß die Vorläufer der heutigen Helicigonon von Kalifornien, Zentral- und Südamerika nicht fehlen werden. Unklar bleibt noch die Geschichte der Cepolinen. Da das Entstehungsgebiet der Heliciden Eurasien ist, so werden auch die Vorläufer der Cepolinen dort noch gefunden werden, und es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß Sandberger recht hatte, wenn er eine Anzahl alttertiärer Landschnecken von Europa in die Nähe von oder zu *Cepolis* stellte. Nach Südamerika sind die Cepolinen entweder nicht vorgedrungen oder sie sind da bald wieder erloschen. Was nun die nicht zu den Heliciden gehörigen *Helix*-artigen Schnecken betrifft, von denen wir hier noch zu reden haben, die *Epiphallogona* von Pilsbry, so haben wir oben schon gesehen, daß *Pleurodonte*-artige Landschnecken als *Obba* lebend in Ostasien und fossil als *Dentellocaracolus* im älteren europäischen Tertiär angetroffen werden. Die Gattung *Pleurodonte*, welche schon oligozän in Jamaika auftritt, muß also während des älteren Tertiärs nach Amerika eingewandert sein. In Südamerika hat sie sich bis Peru und bis zum nordwestlichen Brasilien verbreitet. Was nun die auf Südamerika beschränkte Gattung *Solaropsis* betrifft, so sind die großen, schönen Arten Brasiliens scheinbar etwas Eigenartiges. Neben ihnen finden sich aber auch kleinere, unscheinbare Arten, welche die Gattung *Psadara* bilden, und diese ist nicht viel von *Chloritis* verschieden. Da weder in Nordamerika und Europa, noch auch in Afrika ähnliche Schalen wie *Solaropsis* vorkommen, und zwar lebend so wenig wie fossil, und da ferner anatomisch *Solaropsis* und *Chloritis* einander nahestehen, so drängt alles zu dem Schlusse, daß von Ostasien her *Chloritis*-artige Landschnecken zur Miozänzeit nach Südamerika einwanderten, aus denen sich zunächst die Gattung *Psadara* und weiterhin *Solaropsis* entwickelt haben.

Es gibt somit in Südamerika keine eigenartigen, der Region von altersher zugehörigen Heliciden und sonstige *Helix*-artigen Schnecken. Samt und sonders schließen sie sich an Gattungen an, welche dem eurasischen Faunengebiete eigentümlich sind oder waren. Südamerika hat also ursprünglich keine Heliciden und keine *Helix*-

artigen Landschnecken gehabt, und fast dasselbe gilt für Afrika. Dort kommen Heliciden nur nördlich der Sahara vor, in den Gebieten, welche der mediterranen Provinz Europas zugerechnet werden. In der äthiopischen Region selbst fehlen Heliciden ganz und finden sich von den Epiphallogenen in Südafrika die Gattungen *Dorcasia* und *Pella*, von denen Sandberger wohl mit Recht annimmt, daß sie nahe verwandt seien mit fossilen Arten des älteren europäischen Tertiärs. Wann und auf welchem Wege diese Landschnecken nach Afrika gelangten, ist noch nicht bekannt, doch spricht alle Wahrscheinlichkeit für eine eozäne Einwanderung aus dem südwestlichen Asien. Es ist nunmehr am Platze, daß wir uns die Frage vorlegen, wie sich die hier festgestellten Tatsachen zu den verschiedenen Theorien über alte Landverbindungen der neotropischen Region verhalten, und werden wir daher diese Hypothesen der Reihe nach besprechen:

1. Die Atlantis-Theorie von Heer. Die Landschnecken der Kanaren und der übrigen benachbarten Inselgruppen stehen im engsten Zusammenhang mit jenen von Südwesteuropa. Es muß also zur Oligozän- und Miozänzeit eine breite Landbrücke diese Inseln mit Spanien verbunden haben, und erklärt es sich daraus, daß wir Heliciden der Gattung *Leptaxis*, welche heute auf Madeira und die benachbarten Inseln beschränkt ist, im europäischen Tertiär antreffen, ebenso wie die heute in ihrer Verbreitung auf Madeira und die anderen atlantischen Inseln beschränkte Gattung *Craspedopoma* der Landdeckelschnecken. Diese eigenartigen Formen der atlantischen Inseln stehen in naher Beziehung zu der Tertiärfauna von Europa, aber in keinerlei Verwandtschaft zu lebenden oder ausgestorbenen Faunen Amerikas. Die Heersche Theorie ist daher nur insofern begründet, als eine ehemalige Ausdehnung Südeuropas nach Westen und Süden sich nachweisen läßt, wogegen die Annahme einer Ausdehnung dieser Landmasse quer über den Ozean bis nach Westindien durch keinerlei Tatsachen der Biologie und der Geologie unterstützt wird.

2. Die Archhelenis-Theorie des Verfassers. Die Tatsachen, welche zu dieser Annahme einer Brasilien und Westafrika verknüpfenden eozänen Landbrücke führten, sind zweierlei. Zunächst spricht für diesen Zusammenhang die zoogeographische und geo-

logische Vergleichung der Süßwasserfauna; in zweiter Linie ist entscheidend die Entstehungsgeschichte des atlantischen Ozeans, wie ich sie in meinem Werke über die tertiären Mollusken von Argentinien dargelegt habe. In bezug auf die Landtiere haben Fl. Ameghino und Osborn auf die Verwandtschaft der altpatagonischen Säugetiere mit jenen Afrikas hingewiesen. Fragen wir uns nun, welche Resultate sich aus der Vergleichung der Heliceen ergeben, so sind dieselben eigentlich nur negativer Art. Es gibt weder in Afrika, noch in Brasilien ursprünglich Heliciden. Nach Südamerika sind solche im Miozän, nach der äthiopischen Region aber niemals eingewandert. Epiphallogone Heliceen sind miozän nach Südamerika gelangt und wahrscheinlich schon früher nach Südafrika. Die Heliciden sind im europäisch-asiatischen Faunengebiet entstanden und von da nach Amerika gelangt, aber ursprünglich fehlten sie Südamerika, wie sie heute noch der äthiopischen Region fehlen. Dadurch stellen sich Südamerika mit Afrika in einen Gegensatz zu den Landgebieten der nördlichen und Teilen der südlichen Hemisphäre meiner *Eurygaea*.¹⁾ Sind es in diesem Falle auch nur negative Züge, welche den Komponenten der Archhelenis gemeinsam sind, so stehen sie doch jedenfalls nicht im Widerspruch mit dieser Theorie. Der letzteren zufolge treten die alten faunistischen Verwandtschaftsbeziehungen bei den einzelnen Familien und Ordnungen der Tiere und Pflanzen je nach ihrem geologischen Alter in ganz verschiedener Weise zutage. Die Süßwasserfauna, welche in ihren Hauptzügen bereits in der mesozoischen Epoche ihr charakteristisches Gepräge erlangte, muß sich notwendigerweise in ihrer geographischen Verbreitung anders verhalten als die Familie der Heliciden, deren Ausbildung durchaus der Tertiärperiode angehört. Das ist es, was man erwarten konnte, und was durch die Tatsachen auch wirklich dargetan wird.

3. Antarktische Wanderungen. In älterer Zeit, zumal auch im älteren Tertiär, gab es weder in Südamerika, noch in der Antarktis und in Neuseeland Heliciden und ähnliche Landschnecken,

¹⁾ Ihering, H. v., Archhelenis und Archinotis, S. 291 ff, Leipzig, 1907. — Derselbe, Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine. (Anales del Mus. Nac. de Buenos Aires, Tom. XIV [Ser. 3^a, T. VII], p. 1—11, 1907.)

und bleibt mithin die Erörterung dieser Beziehungen außerhalb des Bereiches der vorliegenden Untersuchung, insofern nämlich mit Ausnahme Südamerikas das eben Gesagte auch noch für die Lebewelt der genannten Gebiete gilt.

4. Ostasiatisch-kalifornische Wanderungen. Es ist in dieser Arbeit der Nachweis geführt worden, daß während der Oligozän- und Miozänzeit tropische und subtropische Elemente des ostasiatischen oder des europäisch-asiatischen Faunengebietes nach Zentralamerika, den Antillen und Südamerika herüberwanderten. So gelangten Bären, Procyoniden und andere Säugetiertypen nach Südamerika, welche das östliche Nordamerika niemals oder erst zu Ende, respektive nach der Tertiärzeit erreichten. Offenbar gehören in diese Gruppe noch mancherlei andere Gattungen von Säugetieren, von denen bis jetzt keine Reste in den Entrerios-Schichten aufgefunden wurden. Hierbei sei nur an die Lamas, Tapire und Nabelschweine der Gattung *Dicotyles* sowie an die Didelphyiden gedacht. Rätselhaft erscheint dabei zunächst die Tatsache, daß Tiere, welche nach Kalifornien gelangt waren, sich über Zentralamerika nach den Antillen und Südamerika verbreiten konnten, ohne nach dem östlichen Nordamerika zu gelangen. Offenbar erklärt sich dieser Umstand aus der Geschichte der sonorischen Region. Eine andere, sehr auffallende Tatsache ist der Umstand, daß massenhaft Landtiere des tropischen Asiens nach Südamerika gelangen konnten, ohne daß wiederum von hier aus auch eine Gegenwanderung nach Asien hin erfolgt wäre. Vielleicht fällt die Wanderung von Asien nach Zentralamerika in eine frühere Epoche als die Invasion dieser Elemente in das südamerikanische Gebiet. Diese und viele ähnliche Fragen bleiben ferneren Forschungen anheimgegeben. Ein Punkt möge hier jedoch noch speziell erörtert werden, das Vorkommen so mancher indischen Typen im älteren europäischen Tertiär. Es könnte dies dahin führen, die Frage von neuem zu ventilieren, ob diese Gattungen des europäischen Eozäns nicht etwa auf einem direkten Wege nach Westindien gelangt sein könnten. Bezüglich der Heerschen Hypothese lernten wir oben bereits die ihr widersprechenden Tatsachen kennen. Hier soll nun ganz besonders noch darauf hingewiesen werden, daß zu den unvermittelt im Oligozän von Westindien erscheinenden Landschnecken auch

solche gehören, welche in Europa niemals vertreten waren. Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Verbreitung der Landdeckelschnecken der Gattung *Helicina* und einiger anderer mit ihr nächstverwandter Gattungen der Heliciniden. Diese Landdeckelschnecken sind über das tropische Asien, die Molukken, Polynesien und das tropische Amerika verbreitet. Sie fehlen gänzlich in Europa und Afrika, werden auch im europäischen Tertiär vermißt. In Jamaika erscheint die hierhin gehörige Gattung *Lucidella* im Oligozän. Es ist nun klar, daß die außerordentlich weite Verbreitung dieser Schnecken Südostasien als ihr Entstehungszentrum erkennen läßt. Die Gattung kann nicht zweimal an verschiedenen Stellen entstanden sein, sie muß daher von Ostasien aus nach Zentralamerika vorgedrungen sein. Jedenfalls existierte in der ersten Hälfte des Tertiärs zur Zeit, da die Einwanderung dieser und vieler anderer tropischen Schnecken nach Amerika erfolgte, eine breite Landbrücke zwischen Ostasien und Kalifornien, respektive Zentralamerika. Es handelt sich bei den Heliciniden um eine Familie von Schnecken bewaldeter Gebiete, deren Arten 600 an der Zahl übersteigen und deren Verbreitung daher von einer gewissen Bedeutung ist.

5. Nordamerikanisch-südamerikanische Wanderungen.

Nach der mittleren Tertiärzeit erfolgte eine neue langanhaltende Isolierung Südamerikas, infolge deren sowohl die autochthonen als auch die oligozän oder miozän eingewanderten asiatischen Elemente der Fauna Zeit hatten, sich eigenartig auszubilden und die Besonderheiten ihrer Charaktere zu fixieren. Aller Wahrscheinlichkeit nach zog sich die erste Brücke, auf der Elemente der nördlichen Hemisphäre ihren Einzug in Südamerika hielten, über den Bogen der Antillen hin. Die zweite Brücke, über welche definitiv die beiden Amerikas miteinander verknüpft wurden, ist diejenige des heutigen Zentralamerika. Auf ihr vollzog sich der Einzug aller der nordischen Huftiere, Raubtiere usw., welche in den Tertiärschichten von Südamerika keinerlei Vertretung besitzen. Es sei hier nur an *Mastodon*, die Pferde, Hirschen, Katzen, Stinktiere etc. erinnert. Im einzelnen wird es Sache der Zukunft sein festzustellen, welche Gattungen der ersten und welche der zweiten Einwanderung entstammen. Groß ist jedenfalls auch die Zahl der Vögel, Reptilien, Amphibien und Insekten, welche über die zentralamerikanische

Brücke nach Südamerika gelangten; es scheint aber nicht, daß irgend ein Austausch von Landschnecken zwischen beiden Amerikas über Zentralamerika sich vollzogen hat. Man beachte wohl, daß die mitteltertiäre Wanderung gemeinsame Beziehungen zwischen Südamerika und den westindischen Inseln herstellte unter Ausschluß des östlichen Nordamerika, daß aber andererseits die jetzige Landbrücke Wanderungen von Säugetieren, Vögeln etc. von Nordamerika bis nach Patagonien gestattet, aber die westindischen Inseln bei Seite läßt. Gerade diese Verschiedenartigkeit des Wanderungsergebnisses ist es, welche für die analytische Scheidung der heterogenen Faunenelemente bedeutungsvoll wird. In diesem Sinne ist es jedenfalls kein Zufall, wenn auf den Antillen nicht nur die modernen Typen der Säugetiere usw. fehlen, sondern wenn z. B. auch die Hummeln von Nordamerika aus sich über ganz Südamerika verbreitet haben, aber nach den Antillen nicht gelangt sind.

Solche Verhältnisse der Verbreitung würden von noch bedeutend größerer Wichtigkeit sein, wenn wir in jedem Falle darüber unterrichtet wären, ob die Abwesenheit einer Gattung von den Antillen eine primäre ist oder auf nachträglichem Aussterben beruht.

Wir müssen nun nochmals auf die beiden Phasen der tertiären, asiatisch-zentralamerikanischen Einwanderung zurückkommen. Wir haben da die folgenden Wanderungslinien zu unterscheiden:

1. Die nach den Antillen führende. Durch dieselbe gelangten von Heliciden die Cepolinen nach den Antillen, aber keine anderen Vertreter der Heliciden. Bemerkenswert sind auch die Cylindrellen und Glandinen, welche aber auch in Zentralamerika und zum Teil in Südamerika angetroffen werden. Dagegen sind *Strophia* und viele Deckelschnecken wie *Ctenopoma*, *Choanopoma*, *Lucidella* u. a. auf die Antillen beschränkt. Die im nördlichen Südamerika durch die Untergattung *Nenia* gut vertretenen Clausilien sind auf Porto Rico durch *Nenia tridens* vertreten. Nehmen wir an, daß diese einzige Clausilie der Antillen auch erloschen wäre, so würden wir zu der unrichtigen Vorstellung gelangen, daß die Clausilien von Asien her über Zentralamerika nach Südamerika eingewandert wären, ohne die Antillen erreicht zu haben. Man ersieht hieraus, wie nötig es ist, mit Reserve Verbreitungstatsachen negativer Art gegenüber zu urteilen.

2. Die nach Südamerika führende Zugstraße, welche die westindischen Inseln nicht berührt. Hierhin gehören, von den Cepolinen abgesehen, die sämtlichen amerikanischen Heliciden. Da es sich hierbei um artenreiche Gruppen handelt, ist es wenig wahrscheinlich, daß dieselben überall auf den Antillen ausgestorben sein sollten. Es liegt näher anzunehmen, daß die Einwanderung dieser Schnecken zu einer Zeit erfolgte, als die Antillen schon mehr oder minder vom Festlande abgetrennt waren. Interessant sind in dieser Hinsicht die Erfahrungen, welche man bei gewissen artenreichen Gruppen von Insekten gewinnt. Die nahezu kosmopolitische Gattung *Bombus* z. B., welche der äthiopischen Region abgeht, hat offenbar ursprünglich auch in Südamerika gefehlt. Wir wissen nicht, in welche Zeit die Einwanderung der Gattung nach Südamerika fällt, aber sie muß wohl zu einer Zeit stattgefunden haben, da die Antillen, auf welchen diese Gattung nicht lebt, schon vom Festlande abgetrennt waren. Während für *Bombus* die Annahme einer posttertiären Zuwanderung von Nord- nach Südamerika nahe liegt, steht es anders mit den farbenprächtigen Schmetterlingen der Morphiden, welche gegenwärtig auf Ostindien und das tropische Amerika in ihrer Verbreitung beschränkt sind, auf den Antillen aber vollkommen fehlen. Diese Verbreitung legt den Gedanken nahe, die südamerikanischen Morphiden für Glieder der mitteltertiären ostasiatisch-zentralamerikanischen Einwanderung zu halten, aber die Ähnlichkeit der Verbreitung mit jener der Tapire mahnt zur Vorsicht, zumal eben der Ausschluß der Antillen von dem heutigen Verbreitungsgebiete auf eine spät erfolgte Einwanderung hinzuweisen scheint. Es kann hier, wo diese Fragen zum erstenmal von dem hier vorgetragenen Standpunkte aus erörtert werden, nicht unsere Aufgabe sein, definitive Resultate aus dieser Diskussion abzuleiten. Es genügt, eine Anzahl interessanter Verbreitungsverhältnisse festgestellt und erklärt und die Diskussion bezüglich der weiteren anschließenden Fragen eingeleitet zu haben.

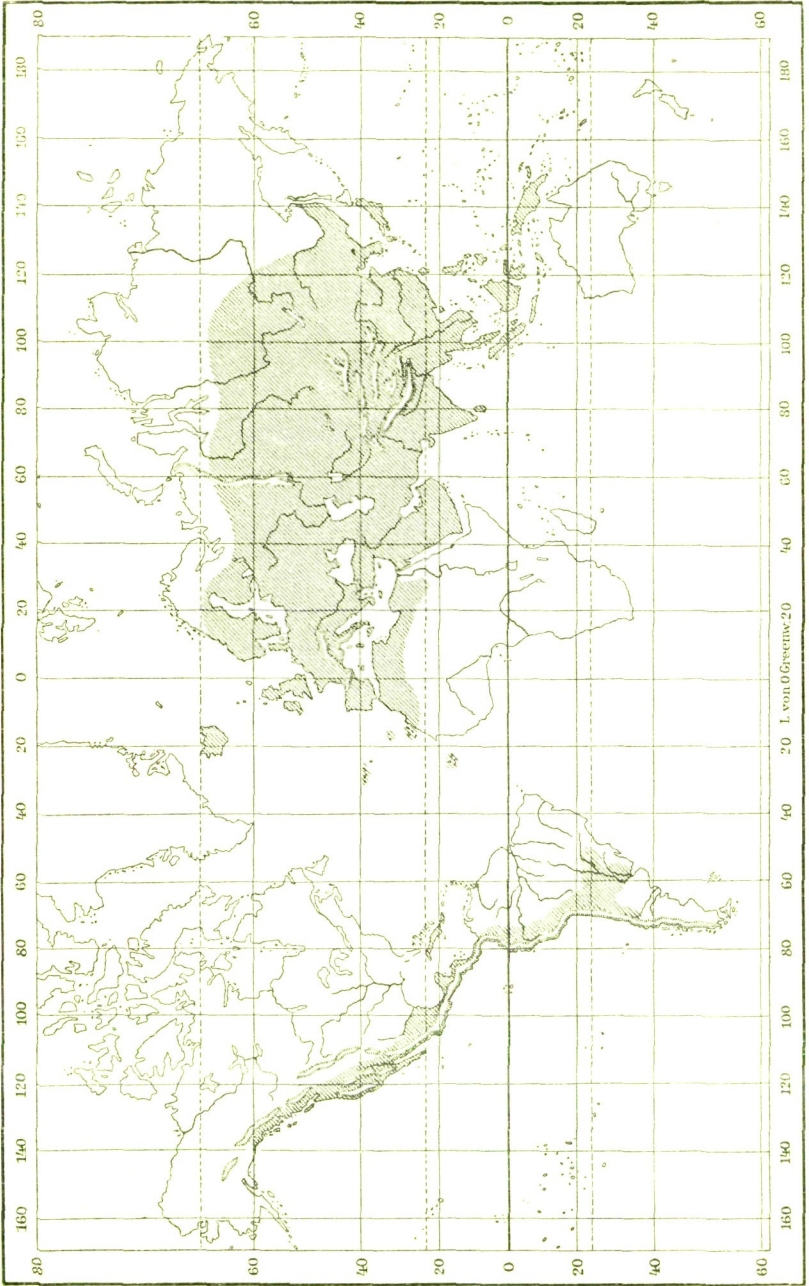
Die allgemeinen Grundzüge der systematischen Einteilung und der geographischen Verbreitung der Heliciden sind dieselben, welche ich schon 1892 in meiner zitierten Arbeit über den Genitalapparat von *Helix* entwickelt habe. Die Differenzen zwischen Pilsbry und mir hinsichtlich der Klassifikation sind für die hier uns be-

schäftigenden zoogeographischen Fragen belanglos, denn Pilsbry leitet, ebenso wie ich, die amerikanischen Heliciden von ostasiatischen Vorfahren ab, und auch darin schließt er sich mir an, daß er Eurasien als die Heimat der Heliciden betrachtet. Nur hinsichtlich der tertiären Heliciden Europas nimmt Pilsbry eine aberrante Stellung ein. Es liegt mir hier daran, die vielfache Übereinstimmung zwischen unseren Ansichten zu betonen und besonders hervorzuheben, daß keinerlei prinzipielle Gegensätze bestehen, welche die Zuverlässigkeit der hier vorgeführten Verbreitungsgeschichte der Heliciden zu beeinträchtigen imstande wären. Entstehung und Verbreitung der Heliciden sind uns jetzt in ihren wesentlichsten Zügen bekannt, und das ist ein Ergebnis von weittragender Bedeutung, da für viele Familien und Tiergruppen, von denen paläontologisches Material nicht oder kaum vorliegt, die Verbreitungsgeschichte von *Helix* typisch sein dürfte.

Bis vor kurzem hielt man allgemein an einer einzigen Einwanderung von Tieren der nördlichen Hemisphäre nach Südamerika fest, wie das z. B. in den Büchern von Lydekker und Arldt zutage tritt. Außer mir hat nur Fl. Ameghino die Existenz von zwei zeitlich auseinander liegenden neogenen Zuwanderungen nach Südamerika erkannt. Ich verweise hierüber auf seine Abhandlung.¹⁾

Ameghino ist aber der Meinung, daß die miozän eingewanderten Säugetiere Argentiniens noch von Afrika gekommen wären. Nachdem aber von mir der Nachweis erbracht worden ist, daß die Bildungsgeschichte des atlantischen Ozeans in das Oligozän fällt, und daß sie beendet war, als die Entrerios-Schichten zur Ablagerung kamen, so ist diese Vermutung nicht mehr zulässig. Wie wir gesehen haben, lassen sich auch die von Ameghino erörterten Fragen der Verbreitung der Säugetiere ebenso gut, und wie mir scheint, sehr viel besser durch eine von Ostasien her als durch eine aus Afrika erfolgte Einwanderung erklären. Angenommen aber, die Säugetiere wären in dieser Richtung hin nicht entscheidend, so ist es umso mehr die Geschichte der Landschnecken. In Wahrheit

¹⁾ Ameghino Florentino, Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et Tertiaire de Patagonie. (Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Série III, Vol. VIII, Buenos Aires, 1906.)



Verbreitung der Familie *Helicidae* I. (exklusive *Vallonia*, die holarktisch ist).

aber führen beide Gruppen von Tieren zu demselben Ergebnis, zu demjenigen nämlich einer miozänen, von Ostasien her erfolgten Einwanderung.

Je mehr wir uns nun in Fragen der Verbreitung der Tiere und Pflanzen vertiefen, umso mehr kommen wir dahin, zuverlässige Resultate nur von der Kombinierung biologischer und paläontologischer Tatsachen zu erwarten. Die Disziplinen, welche in bezug auf paläontologisches Material ungünstig gestellt sind, müssen bei denen, welche sich in vorteilhafterer Lage befinden, in die Lehre gehen. Erfahrungsgemäß sind das in erster Linie die Säugetiere und die Mollusken, und beide können sich, wie die vorliegende Arbeit lehrt, trefflich ergänzen. Als wichtigstes Resultat dieser Untersuchung ergibt sich die Feststellung von zwei nach Zeit und Lage verschiedenen Wanderstraßen, auf denen Elemente der nördlichen Hemisphäre nach Südamerika gelangen konnten, zunächst einer früh- und mitteltertiären von Ostasien nach Kalifornien und von da über Westindien nach Südamerika führenden, durch welche ostasiatische Typen nach Amerika mit Ausschluß des ganzen östlichen Nordamerika gelangten, und dann einer spät- und nachtertiären, durch welche Glieder der nordamerikanischen Fauna nach Südamerika vordrangen, und zwar unter Ausschluß der Antillen, auf dem heutigen Landwege über Zentralamerika. Auf diese Weise kamen Vertreter von Gattungen, wie *Equus*, *Felis* u. a., welche über den größten Teil der Erde verbreitet sind, nach Südamerika, wogegen umgekehrt keine einzige Art Südamerikas bis zu den nördlichen Regionen Nordamerikas vordringen konnte, wie leicht begreiflich, aus klimatischen Gründen. Hieraus ergeben sich uns zwei elementare biogeographische Grundgesetze:

1. Landtiere von mehr oder minder kosmopolitischer Verbreitung, welche auch in Südamerika vorkommen, sind da nicht autochthon, sondern Einwanderer aus der nördlichen Hemisphäre.

2. Die autochthonen Tiere von Südamerika haben sich durch Wanderungen über Zentralamerika bis zum Süden der Vereinigten Staaten verbreitet, aber in keinem einzigen Falle über Amerika hinaus bis zur paläarktischen Region.

Diese Verallgemeinerungen bedürfen einiger Erläuterungen. Es gibt vermutlich einzelne Landtiere, welche der alten Archhelenis angehörten und sich sowohl in Südamerika als auch in Afrika und Madagaskar lebend erhalten haben. Diese Archheleniselemente sind natürlich nicht unter den mehr oder minder kosmopolitischen einbegriffen. Aus theoretischen Gründen ist es sodann wahrscheinlich, daß die von Ostasien nach Südamerika leitende mitteltertiäre Zugstraße auch in umgekehrter Richtung begangen wurde. Belege dafür können wir zur Zeit nicht geben, aber die Möglichkeit, daß gewisse Säugetiergruppen, welche Ostasien mit Südamerika gemein hat, wie z. B. die Edentaten, aus letzterem Lande stammen, kann nicht bezweifelt werden, so daß nur von paläontologischen Daten die Entscheidung erwartet werden kann.

Wahrscheinlich sind die obigen Gesetze auch für die Verbreitung der Pflanzen bedeutungsvoll. Es ist aber zu bedenken, daß die Pflanzen, zumal die Phanerogamen, schon zu Beginn des Tertiärs, als noch keine einzige der heutigen Gattungen von Säugetieren ins Leben getreten war, durch zahlreiche lebende Gattungen vertreten waren. So konnte es kommen, daß Pflanzen von weiter Verbreitung einerseits von Asien nach Nordamerika, andererseits über die Antarktis nach Patagonien gelangten. Eine solche Verbreitung liegt z. B. bei den Gattungen *Quercus* und *Fagus* vor und offenbar bei vielen anderen, wobei natürlich das teilweise Erlöschen in dem weiten Verbreitungskreise mit in Betracht gezogen werden muß. Auch bei den Tieren ist ja die Verbreitung der einzelnen Ordnungen und Familien je nach ihrem geologischen Alter eine verschiedene, und Verallgemeinerungen sind daher mit Vorsicht aufzunehmen. Bei der Mehrzahl der Landtiere fällt die Entwicklung der lebenden Vertreter der einzelnen Familien in die Tertiärzeit, und das ist der Grund, weshalb einerseits die Landtiere von Südamerika und Afrika nicht in höherem Grade einander ähnlich sind und weshalb andererseits für die Beurteilung der Verbreitungsverhältnisse der in Südamerika lebenden Landtiere die oben formulierten zoogeographischen Grundgesetze sich praktisch bewähren werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [59](#)

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

Artikel/Article: [System und Verbreitung der Heliciden. 420-455](#)