**SMITHSONIAN
LIBRARIES**

with the completion of
File
I

Phylogenie und System der Mollusken.

Von
H. v. IHERING.

Abhandlungen
des
Archiv für Molluskenkunde

Herausgegeben von
DR. F. HAAS und DR. W. WENZ
Frankfurt a. M.

Band I, Heft 1.

FRANKFURT A. M.
Verlag von Moritz Diesterweg
1922.

Recd April 22.

Phylogenie und System der Mollusken.

Von

Hermann v. Ihering.

Division of Mollusks
Sectional Library

1. Einleitung.

Im nächsten Sommer werden es 50 Jahre, daß ich im wissenschaftlichen, produktiven Leben stehe. Die ersten zehn Jahre dieser Tätigkeit galten vorzugsweise der Morphologie und Phylogenie der Mollusken. Dann folgten vierzig Jahre, welche der wissenschaftlichen Erschließung Brasiliens gewidmet waren, aber die Mollusken sind auch dabei nicht vernachlässigt worden. Von verschiedenen morphologischen Beiträgen abgesehen, vermochte ich die Systematik der Heliceen auf Grund von Studien über deren Genitalapparat auf naturgemäße Basis zu stellen. Die Ergebnisse waren bleibende und meine Arbeit wurde von Pilsbry in seinem großartigen Manual anerkannt und weitergeführt, wobei es mir eine besondere Genugtuung gewährte, sukzessive allen anatomisch unbekannten Gattungen Südamerikas ihren richtigen Platz haben anweisen zu können. Auch auf einem anderen schwierigen Gebiete der Systematik, jenem der Najaden, war mir es gegeben durch wichtige Entdeckungen die jetzt allgemein angenommenen Hauptgrundlagen des Systems schaffen zu können, so besonders durch die Entdeckung der eigentümlichen Larve der bis dahin für Anodonten gehaltenen Glabaris oder Anodontitesarten Südamerikas, einer uralten neotropisch-aethiopischen Gruppe der Muteliden, von der ich in *Pliodon priscus* Ih. den brasilianischen mesozoischen Vertreter einer heute nur noch in Afrika erhaltenen Gattung beschrieb. Dann folgten Arbeiten über die marinen Mollusken von Brasilien und deren zoogeographische Geschichte, welche letztere durch zahlreiche Arbeiten über die Tertiärconchylien von Patagonien aufgeklärt

wurde. Aus diesen Arbeiten ergab sich die Geschichte des atlantischen Oceans und diejenige des uralten bis ins Tertiär erhaltenen brasil-aethiopischen Kontinentes, der Archhelenis.

Durch den Krieg aus dem von mir geschaffenen Staatsmuseum von S. Paulo vertrieben, bin ich jetzt nach Europa gekommen, wo ich einen dreimonatlichen Aufenthalt in Neapel, dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Monticelli, zu Studien in der schönen Bibliothek der zoologischen Station verwenden konnte. Es lag mir daran, meine literarischen Kenntnisse aufzufrischen, zu ermitteln, was unterdessen auf dem Gebiete der Morphologie und Phylogenie der Mollusken geleistet worden war, und festzustellen, inwieweit von mir stammende Entdeckungen und phylogenetische Folgerungen von der Kritik angenommen oder abgelehnt worden sind, und die Gründe dafür einer ernsten Prüfung zu unterziehen.

Kein lebender Naturforscher kann zurzeit auf eine so große Reihe von bedeutungsvollen Entdeckungen hinsichtlich der Morphologie, Phylogenie und allgemeinen Systematik der Mollusken zurückblicken wie ich. Mein Werk über das Nervensystem brachte den ersten Versuch einer ins Einzelne gehenden genetischen Ableitung, den Nachweis der Entstehung der Pedalganglien der höheren Cochliden aus den Pedalsträngen der Zeugobranchien, der ganz anderen Entwicklungsreihe des Zentralnervensystems der Ichnopoden, den Nachweis der Bedeutung der von mir als Chiastoneurie bezeichneten Drehung der Visceralkommissur der Cochliden und vieles andere. Im weiteren Studium erörterte ich die Entwicklung des Genitalapparates der Cochliden, die Geschichte des Zusammenhanges der Genitaldrüsen oder Gonaden mit den Nieren bei allen Arthromalakia und die gänzlich abweichenden Verhältnisse des Urogenitalapparates der Ichnopoden (Opisthobranchia et Pulmonata).

Jetzt habe ich alle diese und ähnliche Probleme aufs Neue studiert, um mir ein Urteil darüber zu bilden, worin ich geirrt, und worin ich recht gehabt habe. Das Ergebnis darzulegen ist der Zweck dieser Arbeit.

Ich beginne damit festzustellen, in welchem Punkte meine Darstellung der Kritik gegenüber unterlegen ist. Unter den Cochliden, welche die Prosobranchia und Heteropoda der älteren

Autoren umfassen, hatte ich solche mit gedrehter und gerader Visceralkommissur unterschieden, Chiastoneuren und Orthoneuren. Es hat sich nun ergeben, daß meine Präparationen in bezug auf die Orthoneuren unvollständig waren, bezw. daß meine Auffassung das Verhältnis jener sekundären Anostomososen, welche man als Dialeurie und Zygoneurie bezeichnet hat, eine unrichtige war. Ich kann nur im Geiste den Kollegen, welche eine so erstaunliche Fülle feinsten Beobachtungen zutage gefördert haben, meine Bewunderung zollen und anerkennen, daß echte Orthoneurie bei den Cochlidien nicht sicher nachgewiesen ist. Wer übrigens Bouviers Darlegungen über Pseudoorthoneurie und diejenigen von Bütschli (vgl. Anatomie Seite 522) nachliest, wo letzterer Autor von verschwundener und verwischter Orthoneurie bei Cochlidien spricht, wird sich der Meinung nicht erwehren, daß diese Fragen noch nicht zum Abschluß gelangt sind. Nachdem später noch dargetan wurde, daß es zur Ausbildung eines chiastoneuren Nervensystems auch innerhalb der Ichnopoden gekommen ist, kann von einer systematischen Verwendung des Nervensystems für natürliche Gruppen der Gastropoden in dem von mir befürworteten Sinne nicht mehr die Rede sein. Die Ausdrücke chiastoneur und orthoneur finden daher in der modernen Literatur, wie z. B. bei Haller, nur noch als Termini für das Verhalten der Visceralkommissur Verwendung. Noch viel weniger können die ohne Not von Spengel aufgestellten Bezeichnungen streptoneur und euthineur bleiben. Chiostoneur ist das viscerale Nervensystem, wenn die Kommissur in Form einer 8 gedreht ist, dazu aber ist streptoneur einfach synonym. Die Epoche der Versuche, dem Baue des zentralen Nervensystems erstklassige Anhaltspunkte zu entnehmen für die Abgrenzung natürlicher Gruppen des Systems innerhalb der Gastropoden ist ein für allemal vorbei.

Von der Gruppe der Orthoneuren abgesehen, habe ich an meiner Darstellung des Nervensystems nichts Wesentliches zu ändern. Dagegen hat mir Spengel einen anderen von mir bei den Cochlidien begangenen Irrtum nachgewiesen, den nämlich, daß ich im Anschlusse an frühere Autoren das „Geruchsorgan“ der Cochlidien für eine rudimentäre zweite Kieme hielt. Soweit ist Spengel im Recht gewesen, nicht aber wenn

er alle Sinnesorgane der Kiemen- oder Atemhöhlen für Homologa der Osphradien der Cochliden erklärt. Das Lacaze-Duthiers'sche Organ von *Lymnaea* hat einen ganz anderen Bau als das Osphradium, und seine Funktion als Geruchsorgan ist nicht nachgewiesen, eher zweifelhaft. Uebrigens ist das Osphradium bei den zeugobranchen und docoglossen Cochliden so weit von der typischen Ausbildung bei den Taenioglossen und Rhachiglossen entfernt, daß es offenbar ein erst innerhalb der Cochliden entstandenes Organ darstellt, welches den Prohipidoglossen noch abging. Der schematischen Generalisation dieser „paarigen Geruchsorgane“ als Erbteil des „Urmollusks“ gegenüber ist doch endlich vernünftige Zurückhaltung und Kritik geboten. Was ich sonst über Nervensystem und Urogenitalapparat der Cochliden, über deren Rüssel, Siphon, Gehörorgan, Penis usw. festgestellt habe, ist ebenso wenig beanstandet worden wie die Einteilung der Cochliden in Zeugobranchia und Anisobranchia.

Wenden wir uns den Platymalakia zu, so habe ich die Opisthobranchia und Pulmonata der Autoren zu einer Gruppe der Ichnopoden zusammengefaßt. Spengel hat ohne Not die Platymalakia in Euthyneura umgetauft und sein Vorgehen noch durch die unrichtige Behauptung beschönigt, ich hätte die Opisthobranchia in Ichnopoda umgetauft. Die Protogangliengruppe mit ihren 5 Schlundkommissuren und deren weitere Schicksale habe ich richtig geschildert, ebenso die Verhältnisse von Niere und Genitalapparat. Meine Terminologie im Nervensystem ist ebenso in Anwendung wie jene des monaulen, diaulen und triaulen Genitalapparates. Einen Mißgriff habe ich nur darin begangen, daß ich im Anschluß an hervorragende ältere Autoren die Pteropoden neben die Cephalopoden stellte, denselben aber schon 1877 (Niere der Moll., p. 589) und 1880 (Cephalopoden, p. 5) berichtigt. Ich bin daher der Erste gewesen, welcher die Pteropoden zu den Platymalakia gebracht hat. Pelseneer hat später die Pteropoden in die Opisthobranchien eingereiht, ein Verfahren, das ich mit Rücksicht auf die eigenartige Ausbildung, wie sie im Anschluß an das pelagische Leben zustande kam, nicht billigen kann.

Zurückgewiesen wurde die Gruppe der Protocochliden, in welcher ich Tethys, Melibe mit Rhodope vereinigt hatte. Die

Einwürfe von R. Bergh habe ich zum Teil als berechtigt anerkannt. Tethys und Melibe sind sonach als etwas aberrante Glieder der Phanerobranchien anzuerkennen. Der Mangel resp. Schwund der Kauwerkzeuge dürfte wohl mit ihrer Lebensweise und Ernährung zusammenhängen. Anders steht es mit Rhodope, welcher man den Platz unter den Platymalakien wohl nicht wird verweigern können. Die an meiner Darlegung von Bergh gemachte Kritik ist in vielen Punkten von dem gründlichsten Kenner des Tieres, von Böhmig, nicht gebilligt worden. Die von mir zuerst aufgestellte Ordnung der Sacoglossen ist später von Bergh unter der Bezeichnung Ascoglossa begründet worden, doch hat mein Name Priorität. Auch die von mir aufgestellte Gruppe der Amphineuren wurde angenommen und ich muß sie Thiele gegenüber, welcher ihren Inhalt zwischen Mollusken und Würmer verteilt, aufrecht erhalten. Aehnlich steht es mit meiner Darlegung, wonach die Lunge der archaischen Landschnecken, *Peronia* und *Vaginulus* dem erweiterten und modifizierten Endteile der Niere entspricht. Das wurde früher bestritten, dann zum Teil bestätigt und ist zurzeit die einzige annehmbare Erklärung und durch die Beobachtungen von Sarasin, Plate und Keller, wenigstens für mich, dem Bereiche der Hypothese ganz entrückt.

Den meisten Widerstand hat meine Behauptung des diphyletischen Ursprunges der Gastropoden erweckt, von denen die Cochliden, die Scaphopoden u. a. Arthromalakia gegliederten Würmern, die Platymalakia aber Turbellarienartigen Würmern entstammen würden. Wie in Sachen der Orthoneurie, so hat auch in bezug auf den Schnitt, den ich durch die Gastropoden führte, die Opposition mit einer gewissen Verbissenheit und Genugtuung das Scheitern des v. Ihering'schen Versuches einen polyphyletischen Ursprunges der Mollusken begrüßt. „v. Ihering ist es ja gewohnt,“ um mit Bouvier zu sprechen, „wegen jeder Meinungsverschiedenheit streng getadelt zu werden, und besonders von seinen Landsleuten.“ Ein Sprichwort sagt: „Viel Feinde, viel Ehre“, und ich habe nichts einzuwenden gegen den Widerspruch, nur müßte er nicht einseitig sein und Richtiges totschweigen. Der Gegensatz liegt aber viel tiefer, er entspringt einer ganz verschiedenen Behandlung phylogenetischer Fragen.

Es gereicht „der wissenschaftlichen Zoologie“ nicht zur Ehre, daß ich jetzt nach fast 50 Jahren nochmals eine Angelegenheit behandeln muß, in welcher das Recht klar auf meiner Seite liegt.

Meine Gegner halten ähnlich gebaute Organe für homolog, ohne um die Entstehungsgeschichte derselben sich zu kümmern, sie sind überzeugt von der Einheit der Mollusken und suchen alles auf das „Urmollusk“ zu beziehen, das nur in ihrer Einbildung existiert, sie gehen gar nicht auf die phylogenetischen Entwicklungsreihen ein.

Im Gegensatze dazu erfordert die phylogenetische Betrachtungsweise ein sorgfältiges Detailstudium der einzelnen Organsysteme innerhalb jeder Klasse und Ordnung des Tierreiches, ein derartiges Beherrschen des Gegenstandes, daß die Entwicklungsreihe und ihre Richtung zuverlässig ermittelt wird. Auf diese Weise werden die höheren und isoliert stehenden Typen ausgeschieden und die primitiven oder archaischen erkannt. Nur die letzteren können in Betracht kommen, wenn es gilt die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen verschiedenen größeren Gruppen des Systemes zu erkennen.

Nehmen wir ein Beispiel. In bezug auf ihre Kiemen unterscheiden sich die zeugobranchen Cochlidien von den übrigen dadurch, daß sie zwei Kiemen besitzen, welche paarig angeordnet sind. Bei diesen Doppelkiemern treffen wir noch die pedalen Markstränge im Fuße gelegen und durch Queranastomosen nach Art einer Strickleiter verbunden. Wir finden aber auch schon Zwischenformen, bei welchen ein großes Pedalganglion vorhanden und aus zwei der Fußsohle aufliegenden durch Kommissuren verbundenen Zentren besteht. Dieser Weg der Verkürzung und Verschmelzung führt zu den einheitlichen Fußganglien der höheren Cochlidien. Die Genitaldrüse hat bei manchen der genannten archaischen Cochlidien keinen Ausführgang (*Haliotis* und *Docoglossa*), sie öffnet sich zeitweise durch Zerplatzen in die Niere, welche die Genitalprodukte nach außen entleert. Bei *Fissurella* wird diese Entleerung durch einen Ausführkanal aus der Gonade in die rechte Niere besorgt, bei der großen Menge der anderen Gattungen der Cochlidien mündet der Ausführgang der Gonade

nicht mehr in den Endteil der Niere, und zwar der linken, sondern neben deren Endpore frei nach außen. Von den zwei Kiemen der Zeugobranchen existiert bei allen anderen Cochlidien nur noch eine, die linke, von den zwei Nieren ist die kleinere verschwunden. Während bei jenen das Herz mit zwei Vorkammern versehen war, existiert hier nur eine. Schließlich erscheinen neue Bildungen: ein Siphon oder Atemröhre, die Mundmasse bildet sich in einen langen ausstülpbaren Rüssel um, das Männchen wird durch einen Penis in die Lage versetzt, das früher ins Wasser abgelassene Sperma in die Leitungswege des Weibchens einzuführen. Leben und sich fortpflanzen können die einen so gut wie die anderen, aber beim Vergleiche der Organisationen gelangen wir dahin, den Zustand, bei welchem beide Geschlechter Eier und Sperma ins Wasser entleeren, für einen tieferstehenden zu halten als jenen, in welchem es zur Begattung kommt, weil dadurch die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung um ein vielfaches gesteigert wird.

Es gibt immer noch Leute, welche glauben, daß Darwin durch seine Selektionshypothese die Entstehung der Arten erklärt habe. Wäre dem so, wie kämen dann all diese Entwicklungsreihen zustande, ohne daß die niederen Stufen der Organisation ausstürben? Wir sehen, daß Zeugobranche Cochlidien seit unvordenklichen Zeiten existiert haben, wir können aber nicht behaupten, daß sie durch die Verkümmernng oder den schließlichen Schwund der einen von beiden Kiemen und Nieren in glücklichere Wesen verwandelt worden seien, deren Leber leichter und sicherer dahinflösse. Für unsere Zwecke muß dieser Gesichtspunkt ausscheiden, unsere Aufgabe ist es, nur festzustellen, welche Formen die ursprünglichen und welche die aus ihnen abgeleiteten und vielfach modifizierten sind. Daß wir mit unseren Schlußfolgerungen auf dem richtigen Wege sind, lehrt uns die Palaeontologie, zeigen uns die siphon- und rüsseltragenden Schnecken des Meeres, welche erst im Mesozoicum auftreten, wogegen die von uns als archaisch angesprochenen geologisch ungeheuer weit und bis in die ältesten fossilführenden Schichten zurückreichen.

Was ich hier nur kurz andeuten konnte, ist die 'sichere' Methode, welche uns in die Lage versetzt, primitive und höher

modifizierte Familien zu scheiden und den Weg festzustellen, welchen die Entwicklung der in Betracht kommenden Organismen eingeschlagen hat. Handelt es sich nun darum zu untersuchen, in welcher Weise verschiedene Klassen der Mollusken untereinander verwandt sind, so dürfen wir nicht nach Geschmack Aehnlichkeiten beliebiger Art zum Vergleich heranziehen, sondern wir müssen die archaischen Formen der verschiedenen Gruppen einander entgegenstellen und die sich ergebende Uebereinstimmung oder Verschiedenartigkeit nach ihrem inneren Werte abschätzen. „Die Homologie von Organen,“ so habe ich mich 1891 (p. 187) ausgedrückt, „welche anscheinend identisch sind, mögen sie immerhin in Bau, Lage und Beziehungen wohl vergleichbar sein, wird nur durch ihre morphogenetische Konkordanz erwiesen, welche die phylogenetische Einheit dartut.“

Ich hätte erwarten dürfen, daß meine Gegner, wenn sie den von mir in bezug auf den zweifachen Ursprung der Gastropoden vertretenen Standpunkt für unrichtig hielten, mir auf dem von mir eingeschlagenen Wege folgen würden. Das geschah aber nicht. Gegner glauben uns zu widerlegen, wenn sie ihre Meinungen wiederholen und auf die unsere nicht achten, sagt Goethe. Man beschränkte sich darauf, die Registrierarbeit fortzusetzen und die entsprechenden illustrierten Kataloge zu veröffentlichen. In bezug auf die Cochliden und die Entwicklungslinien von deren verschiedenen Organsystemen, war gegen meine Darstellung nichts einzuwenden. Für die Ichnopoden hatte ich bei fast allen Organsystemen die Entwicklungsweise vergleichend nachgewiesen — aber man sagte: alles liegt umgekehrt, die primitiven Formen sind die Endglieder einer regressiven Metamorphose. So entledigte man sich mit wenigen Worten der unbequemen Mahner, der Phanerobranchien oder primitiven Nudibranchien und der archaischen Tectibranchien.

Der Leser wird in dem folgenden Abschnitte die Beweise dafür angeführt finden, daß die Nudibranchien wirklich archaische Formen sind. Man fragt auch unwillkürlich, wie es möglich war, die Tatsachen bezüglich der Nudibranchien so vollkommen zu verkennen und auf den Kopf zu stellen. Die Antwort ist: die Arbeitsmethode. Lang, Spengel, Bütschli,

Pelseneer, Hescheler u. a. Autoren, welche in allgemeiner Weise die Phylogenie der Mollusken und die Torsion des Gastropodenleibes erörtert haben, versuchten nicht ins Detail der Systematik und der Entwicklungsreihen einzudringen, ihr Streben ging lediglich dahin, das „Urmollusk“ zu schildern, und seine Umwandlung in einen „Gastropoden“. Ich verweise auf den folgenden Abschnitt, möchte aber hier noch einige weitere Belege für meine Kritik beibringen.

Bei Erörterung des Penis der Gastropoden vergleicht Hescheler die Rinne im Penis der Cochliden, welche durch Verwachsen der Ränder ein geschlossenes vas deferens entstehen läßt, mit der Samenrinne der Tectibranchien, aus welcher bei primitiven Nephropneusten und bei Branchiopneusten ein vas afferens hervorgeht. Anscheinend plausibel, ist der Vergleich doch lediglich ein schwerer Irrtum. Bei den Männchen der niederen Cochliden gibt es keinen Penis, da wo er entsteht, wird er durch einen soliden Höcker vor der männlichen Geschlechtsöffnung gebildet, welcher zu einem fleischigen, an der Körperseite hängenden Lappen wird, auf dem sich die Samenrinne fortsetzt. Bei den Tectibranchien, welche Zwitter Schnecken sind, bildet sich neben der äußeren Genitalöffnung ein ausstülpbarer und durch einen Retraktormuskel rückziehbarer Penis, welcher seine Lage nach vorn zu hinter den Tentakel verändert und dann durch eine Flimmerrinne mit der Genitalöffnung verbunden ist. Diese Flimmerrinne schließt sich bei den Branchiopneusten zu einem Kanale. In zwei verschiedenen Gruppen des Systemes ist somit auf ähnliche Weise und unabhängig von einander eine Samenrinne entstanden und zu einem Kanale abgeschlossen worden. Das sind analoge Prozesse, im einen Falle bei männlichen, im anderen bei hermaphroditischen Schnecken, aber unter total verschiedenen Verhältnissen, das eine Mal innerhalb der Kiemenhöhle, das andere Mal außerhalb derselben, an der Körperseite.

Ein anderes Beispiel. Spengel hat das „Urmollusk“ mit zwei Geruchsorganen, zwei Osphradien ausgestattet. Bei den Cochliden liegen sie an der Basis der paarigen Kiemen, sie werden dann wohl auch bei den Ichnopoden paarig gewesen sein müssen, — in Wirklichkeit handelt es sich um ganz ver-

schieden gebaute Sinnesorgane von problematischer Bedeutung und unpaarer Anordnung. Spengel sagt nun: *Lymnaea* hat die Mantelhöhle und das Geruchsorgan rechts, *Physa* links gefegen, ein Zeichen für ursprünglich paarige Anlage. Dann hätte also wohl der „Urpulmonat“ eine rechte und eine linke Mantelhöhle gleichzeitig besessen! Der Fall liegt aber anders. Die Mantelhöhle sowie Ausmündung von After, Niere und Genitalapparat, sofern sie nicht in der Mediane gelegen sind, befanden sich bei den Ichnopoden an der rechten Seite. Ab und zu kommen Abnormitäten vor mit linksseitiger Lage der genannten Organe, und ein solcher Fall ist zur Regel geworden bei *Physa*. Auch bei *Helix*, *Buccinum* und anderen Gehäuseschnecken kommt gelegentlich ein solcher *situs inversus* vor, mit linksgewundener Schale. In den wenigen Fällen, wo links gewundene Schalen rechts gelagerte Mantelhöhle usw. einschließen, liegen hypertrophe Schalen vor, wie bei gewissen Ampullarien, wogegen *Ceratodes* und *Planorbis* Scheibenform angenommen haben (Ihering 1891, p. 180). Die Spekulation hat den Boden der Tatsachen verlassen, denn die archaischen Cochliden sind getrennten Geschlechtes und mit paarigen Kiemen, Nieren usw. ausgestattet, wogegen die archaischen Ichnopoden hermaphroditische Schnecken sind mit unpaariger Niere, Genitalapparat usw. und ganz verschiedenartig gestalteten Kiemen.

Am schmachlichsten mißraten sind die Phantasien über die „Torsion der Gastropoden“, mit welcher der chistoneure Bau des Visceralnervensystems in Zusammenhang gebracht wurde. Das „Urmollusk“ ist symmetrisch gewesen und hatte den After hinten unten median gelegen, zur Seite davon je eine Kieme, Osphradium und Niere. Die primitivsten Zeugobranchien haben aber den After samt dem weiteren Pallialkomplexe vorn im Nacken in der Mantelhöhle gelagert. Man stellte sich nun vor, daß der ganze Pallialkomplex von hinten her um 180° bis hinter den Kopf verschoben wurde, wobei dann auch die Achterschlinge in der Visceralcommissur entstand. Ganz besonders interessant stellt sich auch bei dieser Verschiebung das ganz unmögliche Verhalten des hufeisenförmigen Schalens Muskels dar und des Mantels selbst, dessen Nerven, von den Pleuralganglien entspringend, keinerlei verdrehtes Verhalten

aufweisen. Mit Gummi und Phantasie läßt sich aber vierlei leisten. Wir kennen ähnliche Lageveränderungen des Afters bei den Knochenfischen, wobei derselbe vom hinteren Körperende bis unter die Kehle verlagert werden kann, zugleich mit den Ventralflossen. Die entsprechenden Spinalnerven werden dabei verlängert, ohne daß sonst irgendwelche Absonderlichkeiten zu notieren wären.

Daher ist zu bemerken, daß die ganze Schieberei völlig unnötig in Szene gesetzt wurde, denn die ältesten Cochliden besaßen schon eine spiralig aufgerollte Schale, ohne daß man annehmen dürfte, sie hätten bereits eine wohl entwickelte Chiastoneurie besessen. Völlig ausgebildet ist ja diese Drehung der Visceralcommissur nicht einmal bei den lebenden Zeugobranchien und Docoglossen, bei welchen zumeist die betreffende Schlinge ganz klein und die Chiastoneurie noch unvollkommen ausgebildet ist. Supra- und Subintestinalganglien sind meist noch gar nicht ausgebildet. Nachdem nun zum Unglück für die kühnen Schieber auch noch eine beginnende Chiastoneurie bei einigen der höchststehenden Ichnopoden nachgewiesen worden und sich ergeben hatte, daß es sich nur um leichte Verschiebungen der Visceralcommissur im Eingeweidesack dabei handelt, ist der Torsionshypothese der Boden entzogen worden und ist die Chiastoneurie so anzusehen, wie ich es schon 1891, p. 188, getan habe, als eine leichte Drehung der Visceralcommissur auf ihrem primitiven Zustande, als es weder Supra- und Subintestinalganglien gab, noch auch die entsprechenden Nerven, welche erst entstanden, als die Commissur schon gedreht war. Daß die gleichen Körperteile und Organe je nach Umständen erst von einem, später von einem anderen Nervenzentrum aus innerviert werden können, geht aus meinen Untersuchungen über Ichnopoden hervor und ist auch von Vayssière für Gasteropteron u. a. Tectibranchia bestätigt worden. Alle Nerven der Deuterovisceralganglien vertreten die Stelle solcher, welche aus dem Protovisceralganglien entsprangen. Die sämtlichen Nerven der Protovisceralganglien treten bei den Ichnopoden sukzessive auf die Visceralcommissur über, es entstehen an ihrer Abgangsstelle neue Zentren, die Deuterovisceralganglien, indes das Proto-

visceralganglion an Bedeutung verliert, schließlich keine Nerven mehr entsendet und zum Kommissuralganglion wird.

Wirklich nützliche und sichere phylogenetischen Ergebnisse können nur aus Detailstudien hervorgehen, aus der Vertiefung in die zoologischen, morphologischen und palaeontologischen Verhältnisse der in Frage stehenden Tiergruppe und aus der Ermittlung der archaischen und der höher stehenden Formen, aus der Kenntnis der Entwicklungsrichtung. Wenn aber Zoologen sich gelegentlich einmal für Mollusken interessieren und nun vermeinen, auf deduktivem Wege die Phylogenie der Mollusken und den Bau des „Urmolluskes“ ermitteln zu können, so sind Entgleisungen die notwendige Folge. Hoffentlich ist diese Phase der Zoologie nun zu Ende und tritt endlich an Stelle phantastischer Spekulationen über das „Urmollusk“ die positive phylogenetische Spezialarbeit. Es hat nie ein „Urmollusk“ gegeben und die Suche danach ist so unfruchtbar wie die Bemühung aus Stein oder Eisen Gold zu machen.

Ohne Kenntnis der Ausgangspunkte der Entwicklungsreihen wird man nach wie vor analoge und homologe Organe verwechseln und letzte Ausläufer des Stammbaumes zusammen fassen, statt die archaischen Formen auf die Uebereinstimmung oder Verschiedenheit ihrer Struktur hin zu prüfen. Solch eine Zusammenfassung phylogenetisch getrennter Gruppen ist die Verbindung von Cochlidien und Ichnopoden zu einer Klasse der Gastropoden. Morphologie und Palaeontologie weisen uns in gleicher Weise auf den genetischen Zusammenhang der Organismen hin. Welches immerhin die treibenden Kräfte bei der Variation und der aus ihr resultierenden Bildung von Arten sein mögen, über den genetischen Zusammenhang erloschener und lebender Organismen läßt uns die biologische Forschung nicht im Zweifel. Nicht als ob ich die Untersuchung der Phylogenie als das wesentlichste Ziel aller biologischen Forschung hinstellen wollte, aber ernst betrieben und als Frucht planmäßiger Spezialarbeit ist sie undenkbar ohne die von der Entwicklungslehre eröffneten Gesichtspunkte. Das ist es, was auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie die Bezeichnung wissenschaftliche Forschung verdient.

2. Das Nervensystem der Cochliden.

Nirgends hat der Schematismus der Konstruktion des „Urmolluskes“ kläglich versagt als hinsichtlich des Nervensystemes der Gastropoden. Ähnlich, aber auf verschiedene Weise entstandene Bildungen, hat man als homolog gedeutet. In Wahrheit bieten die Hauptgruppen der Gastropoden, die Cochliden und Ichnopoden, ganz verschiedene Entwicklungsreihen dar. Betrachten wir beide gesondert.

Zunächst die Cochliden. Ich war der erste, welcher die vergleichende Anatomie ihres Nervensystems auf Grund von phylogenetischen Studien erläuterte, und so mag hier das Ergebnis und die daran geübte Kritik besprochen werden. Ich wies zunächst nach, daß das Nervensystem der Zeugobranchien archaische Zustände im pedalen Abschnitte bewahrt hat, und daß die Strickleiterform der verbundenen und in die Fußmaße eingebetteten Pedalstränge von *Haliotis*, welche an jene von *Chiton* anknüpft, bei den Fissurelliden in eine Vorstufe des Pedalganglions der höherstehenden Cochliden übergeht, welche durch Verkürzung und Verschmelzung die typische Form liefert, und auf die innere oder dorsale Fläche des Fußes rückt. Die Geschichte des Pedalganglions der Cochliden ist somit von mir klargelegt und auch nicht angezweifelt worden. Pedalstränge mit Queranastomosen haben sich noch bei manchen Rhipidoglossen und Taenioglossen erhalten. Auch die Chiastoneurie des Visceralnervensystemes habe ich richtig geschildert, dagegen hat sich die von mir systematisch verwertete Orthoneurie als ein Mißgriff erwiesen. Was ich als ein symmetrisch angelegtes viscerales Nervensystem ansah und als Orthoneurie bezeichnete, führt heute den Namen Zygoneurie. Durch Anastomosen zwischen den visceralen Ganglien derselben Seite kommt der Anschein eines symmetrischen Nervensystemes zustande, welches von Bouvier als dialeur, von Simroth in seiner vollendeten Ausbildung als zygoneur bezeichnet wurde. Die Symmetrie ist aber eine sekundäre und es bleibt die gedrehte Schlinge der Visceralkommissur bestehen. Diese Schlinge erleidet dabei aber manchmal eine Rückbildung, welche ihr funktionell nur die Rolle eines unwesentlichen Teiles des ganzen Nervenapparates

zuweist. So rückgebildet und fein wird diese Kommissur, daß sie vielfach nur schwer zu präparieren ist, daß es z. B. bei Nerita erst der meisterhaften Technik von Bouvier gelang, sie in Zusammenhang freizulegen.

Mit dem Nachweise, daß die Orthoneurie in dem von mir angegebenen Sinne nicht besteht, ist auch die systematische Verwertung der auf den Verlauf der Visceralkommissur von mir gegründeten Gruppen hinfällig geworden. Die Worte Chiastoneurie und Orthoneurie, welche ich eingeführt hatte, besitzen heute keinen Wert mehr für die Systematik, sie sind nur beibehalten worden, um mit einem kurzen Schlagworte die symmetrische oder gedrehte Anordnung der Visceralkommissur zu bezeichnen.

Nicht weniger glücklich als ich war Spengel. Was ich Cochliden nannte, bezeichnete er als Streptoneura. In rein anatomischer Hinsicht sind die Termini chiastoneur und streptoneur identisch und muß selbstverständlich der Priorität halber mein Name den Vorrang haben. Als Gruppe des Systemes sind die Chiastoneuren oder Streptoneuren hinfällig geworden, nachdem nachgewiesen worden war, daß auch unter den Ichnopoden zuweilen ein streptoneures Nervensystem vorkommt, wie bei Actaeon. Somit ergibt sich, daß wir dem Baue des zentralen Nervensystemes keine Merkmale entnehmen können, welche größere Gruppen der Gastropoden natürlich charakterisieren.

Es ist eine ungeheure Summe mühsamer Arbeit, welche auf die Erforschung des Nervensystemes der Cochliden verwendet worden ist. Wir sind dadurch in die Lage versetzt worden, alle die Veränderungen richtig einzuschätzen, welche das chiastoneure Nervensystem innerhalb der Cochliden durchläuft, aber gänzlich unzulänglich ist die Torsions-Erklärung, welche man für die Entstehung der Chiastoneurie allgemein vorgebracht hat. Solcher Erklärungen können zwei versucht werden:

1. Eine ursprünglich einfache symmetrische Visceralkommissur ist in Verbindung mit der Auftürmung und Einrollung des Eingeweidesackes über und unter dem Darne etwas verschoben und in dieser Lage durch den Austritt von Nerven fixiert worden, worauf an den Abgangsstellen der Nerven

die Parietalganglien, das supraintestinale und das subintestinale, sich bildeten. (v. Ihering.)

2. Der ganze ursprünglich hinten gelegene Mantelkomplex mit After, Kiemen, Genitalöffnungen usw. ist um 180^0 verschoben worden, wodurch die ursprünglich rechtsseitigen Organe und Nervenzentren die Lagerung links gewonnen haben. Diese Erklärung wurde von Spengel gegeben, von Bütschli und anderen Forschern weiter ausgebaut.

Will man die Entwicklungsvorgänge innerhalb der Cochlidien verstehen, so muß man höher- und niederstehende Familien gebührend auseinanderhalten. Abgesehen von den durch das Gebiß charakterisierten Gruppen sind zunächst die archaischen Zeugobranchien, mit paarigen Kiemen von den Anisobranchien zu unterscheiden, bei welchen nur eine von beiden, die linke, erhalten ist. Diese von mir eingeführte hauptsächlichliche Unterabteilung der Cochlidien hat vor der Kritik Stand gehalten. Bei den Anisobranchien ist das chistoneure viscerele Nervensystem wohl entwickelt und von den, dem zentralen Nervensysteme angegliederten, Pleuralganglien abgesehen, sind immer oder fast immer zwei Pallial- oder Intestinalganglien, eben das Supra- und Subintestinalganglion, sowie ein Aldominalganglien gut ausgebildet. Das Suprainestinalganglion innerviert die Kieme und das Oosphradium, das als Geruchsorgan gedeutete Sinnesorgan der linken Seite. Bald hat eine Konzentration der visceralen Ganglien in Verbindung mit den übrigen Zentren Platz gegriffen, bald hat sich die Visceralkommissur in die Länge gestreckt. Immer aber sind in diese Visceralkommissur starke Ganglien eingeschaltet, aus denen die Nerven zum Mantel, zur Kiemenhöhle und den meisten Eingeweiden hervorgehen.

Anders bei den Zeugobranchien. Die Schlinge der Visceralkommissur ist klein und oftmals schwach, ja es kommt sogar vor, daß aus ihr Nerven entspringen, ohne daß es an deren Abgangsstelle zur äußerlich sichtbaren Anhäufung von Ganglienzellen, zur Ausbildung von Ganglien, gekommen wäre. So z. B. verhalten sich *Haliotis* und *Pleurotomaria*. Bei *Patella* ist die Visceralkommissur kurz, Ganglien fehlen an den Abgangsstellen der Pallialnerven (Ihering) oder sind rudimentär (Bouvier).

Das ist dieselbe Erfahrung, welche wir mit der Visceralkommissur der Lehnopoden gemacht haben, wo bei den archaischen Nudibranchien und Tectibranchien von der buccalen abgesehen, nicht weniger als vier primitive untere Schlundkommissuren bestehen, aus denen Nerven nicht abtreten. Zuerst wird der vom Visceralganglion entspringende Genitalnerv auf die Visceralkommissur hinübergeleitet, ohne daß es zur Bildung eines Ganglion gekommen wäre. Später treten an ihm und anderen auf die Visceral-kommissural verlegten Nerven kleine Ganglien auf. Diese sekundären oder Deutero-visceralganglien sind bald durch lange Konnektive mit einander verbunden, wie bei Bulliden, Aplysiiden usw., bald auf einen Knäuel konzentriert.

Fig 1. Nervensystem von Chiton.

Der Ausgangspunkt ist in beiden Fällen eine einfache kurze Schlinge der Visceralkommissur. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Vorläufer der Zeugobranchien, Pelseneers Prorhipidoglossen orthoneur waren, d. h. eine einfache Visceralkommissur besaßen, von welcher Nerven noch nicht abtraten. So auch Thiele, p. 394: „Bei den Ausgangsformen der Gastropoden war die Visceralkommissur nicht gedreht.“ Welches mag der Ursprung dieser Visceralkommissur der Cochlidien sein? Wir finden sie, wie ich angab, in der Visceralkommissur von Chiton wieder, welche ich als Subpharyngealkommissur beschrieben und abgebildet habe. Ich verweise auch auf Figur 103 des Lehrbuches von Lang-Hescheler, welche sich auf Acanthopleurus bezieht und welche als „untere Hälfte des Schlundringes“ Nr. 6 diese Kommissur darstellt. Aus dieser Kommissur, deren Nerven wohl zum

gangspunkte wie in jeder Beziehung so auch hinsichtlich des Nervensystems verschiedene waren. Wir können nur allgemeine Vergleichspunkte herausfinden zwischen dem Nervensysteme der Amphineuren und der Protoganglienmasse niederer Ichnopoden. Die Pedalganglien der Cochliden sind hervorgegangen aus den Pedalsträngen und ihrem Strickleitersysteme von Anastomosen, diejenigen der Ichnopoden sind jederzeit einheitliche Ganglienknotten gewesen und haben bei den archaischen Formen einen Teil der über dem Schlunde gelegenen Protoganglienmasse gebildet. Verschieden entstandene Elemente, im Bestreben nach Schaffung eines „Urmolluskes“, das es nie gegeben hat, zusammenzuschmelzen, heißt nicht wissenschaftlich, sondern schematisch vorgehen, durch Vereinbarung erledigen, was lediglich durch gewissenhafte Ermittlung der phylogenetischen Linien aufgeklärt werden kann.

Für die fernere Arbeit verdient ganz besonders die Gruppe der Docoglossa Beachtung, weil nach allen bisherigen Erfahrungen deren Chiastoneurie erst schwach ausgebildet, resp. nach der Darstellung von Willcox (1898) nicht vorhanden ist, denn es fehlen die Ganglien der Visceralkommissur, welche selbst nicht gedreht ist. Was wir zunächst erwarten müssen, ist die Verfolgung des Prozesses, durch welchen an Stelle der homopleuren Innervierung der Kieme, d. h. des Ursprunges des Kiemnervens von einem Zentrum der gleichen Seite, die heteropleure, d. h. aus einem Ganglion der entgegengesetzten Seite tritt. Bei Patella sind die Nackenkiemen geschwunden, es gibt aber auch Gattungen, bei welchen eine oder beide Otenidien erhalten sind, und diese primitiven Formen verdienen vor allem gründliche Untersuchung. Bis jetzt bilden die bezüglichen anatomischen Ergebnisse einen so unbequemen Befund, daß Thiele (p. 322 ff., 1902) auf den sonderbaren Ausweg verfiel, die links gelegene und von linken Mantelnerven innervierte Nackenkieme von *Acmaea* für eine Bildung sui generis zu erklären. Man überlege nur einmal. Alle Forscher sind darin einig anzuerkennen, daß die Chiastoneurie innerhalb der Cochliden entstand, daß bei den Prohipidoglossen dieselbe noch nicht existierte und mithin die paarigen Kiemen homoneurie die heteropleure Innervierung der Ctenidien durchneurie die heteropleure Innervierung der Otenidien durch-

geführt ist, so muß doch diese auffällige Neubildung irgend einmal entstanden sein und dann ist dieselbe Mantel- und Kiemeengegend eine Zeitlang von Nerven beider Seiten versorgt worden, bis schließlich die heteropleure Innervierung die Vorherrschaft gewann. Solche Zwischenstufen können in die Zeit der Prohipidoglossen fallen, sie können aber eventuell auch

Fig. 3. Nervensystem von *Cyclostoma elegans*.

noch bei lebenden archaischen Typen existieren. Jedenfalls muß diese Frage der heteropleuren und homopleuren Innervierung von Mantel und Kieme sorgfältig studiert werden und neben den Neritaceen kommen die Docoglossen als besonders archaische Typen dafür vorzugsweise in Betracht. Sind doch bei ihnen die Pallialstränge noch ganz ähnlich gebaut und gelagert wie bei *Chiton*.

Zur Erläuterung des hier Gesagten habe ich einige schematische Figuren vom Nervensystem von *Chiton*, *Fissurella* und *Cyclostoma* beigegeben. In ihnen bezeichnet

Bu = Buccalganglion	ce pe co = Cerebropedal-
Sb rad. = Subradularganglion	connectiv
Ce = Cerebralganglion	ce vi co = Cerebrovisceral-
Pe = Pedalganglion	connectiv
Pl = Pleuralganglion	vi co = Visceralkommissur
Spr = Supraintestinal-	phar. co = Subpharyngeal- oder
ganglion	Visceralkommissur
Abd = Subintestinalganglion	vi pe co = Visceropedal-
Ab = Abdorminalganglion	kommissur
pe pe = primäre Pedalnerven	ot = Otocyste
p. pall = primäre Pallialnerven	

Es bezieht sich Fig. 1 auf *Acanthochites* sp.
 Fig. 2 auf *Fissurella costaria*
 Fig. 3 auf *Cyclostoma elegans*.

Der Leser wolle beachten, wie bei Chiton noch keine Ganglien abgezweigt sind, und daher die entsprechenden Konnektive fehlen. Bei Fissurella sind schon die Cerebralganglien gesondert, die Pleuralganglien aber noch mit den pedalen Zentren verschmolzen, weshalb visceropedale Konnektive fehlen. Bei Cyclostoma sind die Pleuralganglien abgetrennt und die Verschmelzung der primären Pedalnerven zu Pedalganglien ist beendet. Die Uebereinstimmung der verschiedenen anderen organogenetischen Reihen mit dieser des Nervensystemes beweist, daß wir es mit einer aufsteigenden phylogenetischen Entwicklungsreihe zu tun haben.

3. Das Nervensystem der Ichnopoden.

Schon im vorausgehenden Abschnitte habe ich darauf hingewiesen, daß das zentrale Nervensystem der Opisthobranchien und Pulmonaten aus der einfachen Protoganglienmasse der archaischen Formen hervorgegangen ist. Eine solche einfache Ganglienmasse bieten uns die meisten Nudibranchien, vor allem die Phanerobranchien, dar. Sowohl bei Tethys wie bei Dorididen kommt es vor, daß diese Ganglienmasse etwas unregelmäßig gestaltet ist, ja selbst in der Mitte unpaare Ganglienzellen enthält. Diese Ganglienzellen sind bis zu 0,1—0,2 mm groß und leicht mit bloßem Auge zu unterscheiden. Im allgemeinen wird durch Furchen die Dreiteilung jeder Hälfte in eine vordere innere cerebrale, eine hintere innere viscereale Abteilung und eine nach außen davon gelegene pedale Abteilung angedeutet. Der zentralen cerebrovisceralen Abteilung liegt vorn das Auge, hinten das Gehörorgan auf. Bei den niederen Formen sind die verschiedenen Schlundkommissuren in einen von einer Neurilemmscheide umgebenen Strang verbunden. Vom Cerebralganglion geht ein Konnektiv zu den unter dem Schlundkopfe gelagerten Buccalganglion ab, sodann noch vier Schlundkommissuren, von welchen eine, die subcerebrale, neben der pedalen hinzieht, aber ihrem Ursprunge nach bis ins Cerebralganglion verfolgt werden kann. Von den Visceralganglien geht eine viscereale Kommissur aus, neben welcher häufig noch eine zweite, viel feinere angetroffen wird, die paracerebrale, welche außer mir nur Vayssière, Plate und

Bergh beobachtet haben, und welche vorzugsweise bei Phanerobranchien vorkommt, auch bei Peronia, sowie bei Tectibranchien. Unter den letzteren wurde sie von Vayssière bei den Gattungen Umbrella, Tylodina, Gastropteron, Scaphander, Notarchus nachgewiesen.

Die verschiedenen Autoren haben nicht immer diesen Kommissuren die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt. Ich lege aber viel Gewicht auf ihre richtige Scheidung, weil ihre Geschichte eine ungleiche ist, und die Trennung von archaischen und mehr modifizierten Gattungen gestattet. Die subcerebrale legt sich der pedalen Kommissur an und ist auch bei höher stehenden Formen wie Tectibranchien, Branchiopneusten, Nephropneusten, Peronia und Vaginulus gut erkennbar und sicher nachgewiesen worden. Bei den Tectibranchien folgt den pedalen Kommissuren noch eine etwas hinter ihr gelegene parapedale, von der in der Mitte ein unpaarer Fußnerv abtritt. Vayssière beobachtete diese Kommissur auch bei Umbrella, doch fehlt sie den Landpulmonaten oder Nephropneusten, während sie bei den Branchiopneusten wiederholt beschrieben wurde, so bei *Lymnaea* und verwandten Formen von Lacaze-Duthiers, bei *Chilina* von Plate, bei *Auricula* von Ihering.

Die Visceralkommissur ist anfangs eine einfache dünne Nervenschlinge ohne eingelagerte Ganglien und ohne von ihr abgehende Nerven. Daß bei einer Anzahl von Phanerobranchien die Kommissur sich von den übrigen abtrennt, ist ein Vorgang, der mit dem Ursprunge des Genitalnerves zusammenhängt, welcher zuerst am rechten Visceralganglion entsteht und dann auf die Visceralkommissur übertritt. Da, wo dieser Nerv von der Visceralkommissur abzweigt, liegt im einfachsten Falle kein auch noch so kleines Ganglion, dann erscheint da eine erste Ganglienzelle, wie z. B. bei *Facelina drummondi*, oder deren zwei wie bei *Rizzolia*. Schließlich entsteht in der Kommissur ein kleines Ganglion, oder es lagert sich auch noch ein weiteres in den Verlauf des Genitalnerven ein.

Die in den Verlauf der Visceralkommissur sich einlagernden Ganglien, die Deuterovisceralganglien, sind wechselnd an Zahl und bald weit von einander entfernt, wie bei *Aplysia*, *Actaeon* und anderen Genera, bald dicht zusammen-

gedrängt, wie bei *Helix* und anderen Nephropneusten. So kommt schließlich wieder eine Vereinigung, fast eine Verschmelzung der verschiedenen Zentren zu Stande, aber die Anordnung ist eine andere. Die Augen liegen nicht mehr dem Gehirne auf, sondern an der Basis oder auf der Spitze der Tentakel, die Gehörorgane behalten den Platz in der Fußsohle, welcher für ihre Zwecke günstiger ist als jener auf dem Gehirne.

Eine andere merkwürdige Veränderung hat sich in bezug auf den Verlauf der *arteria pedalis* ergeben, welche z. B. bei *Helix* die Masse der Ganglienknoten durchbohrt, indem sie zwischen den visceralen und pedalen Ganglien hindurchtritt. Dieser Verlauf ist so zu verstehen, daß diese Arterie sich erst gebildet hat, nachdem die Isolierung der Visceralkommissur und ihre Ausstattung mit neuen Ganglien beendet war. Einmal gebildet, blieb diese Arterie auch da bestehen, wo durch Verkürzung der Konnektive die Ganglien zu einer gedrängten Masse sich zusammenschlossen. Bei den Nudibranchien aber, bei welchen die Visceralkommissur ihren Entwicklungslauf erst beginnt, verläuft die Aorta anterior durch alle vier Schlundringe neben dem Oesophagus hin. Ähnlich auch bei den Cochliden, wo die Fußarterie vor den Pedalganglien sich in den Fuß senkt. Das sind nebensächliche Punkte der Organisation, aber sie werfen für den, welcher phylogenetische Prozesse zu studieren gelernt hat, ein helles Licht auf die Richtung, in welcher die Entwicklung sich vollzog. Bei den Tectibranchien verläuft die Fußarterie resp. nach Vayssière die vordere Aorta, zwischen der pedalen und der parapedalen Kommissur zur Tiefe.

Unter den Tectibranchien schließen sich die archaischen Formen unmittelbar an die Nudibranchien an, in bezug auf ihr Nervensystem. Ein besonders interessantes Uebergangsglied bilden die mit Schale versehenen Pleurobranchiden, welche aber dem Genitalapparat zufolge Nudibranchien sind. Bei *Pleurobranchus* liegen die Pedalganglien dicht den Cerebrovisceralganglien an. An Kommissuren der Ventralseite existieren zwischen den Pedalganglien die pedale und die subcerebrale, zwischen den Visceralganglien eine viscerele, in welche ein kleines asymmetrisches Deutovisceralganglion eingeschaltet ist,

und die feine paracerebrale. Bei Tylodina ist auch das Nudi-branchiengehirn noch typisch erhalten, das Visceralganglion ist nicht von cerebralen abgeschieden. Ebenso verhält sich Umbrella. Eine parapedale Kommissur existiert nicht, außer bei Umbrella und Notarchus nach Vayssiére. Auch bei den primitiven Nephropneusten, Peronia und Vaginulus, ist die Protoganglienmasse noch erhalten, in der Visceralkommissur liegt ein Deutrovisceralganglion. Das ursprüngliche viscerele Zentrum, das Protovisceralganglion, liegt über dem Darne und stößt an die pedalen und cerebralen Ganglien an, mit denen es verbunden ist.

Bei Gastropoden ist es noch nicht zur Bildung von deutrovisceralen Ganglien gekommen. In dem Maße wie dann aber bei Tectibranchien und Pulmonaten die visceralen Nerven auf die Visceralkommissur übertreten, verliert sich der Ursprung von Nerven von dem Protovisceralganglion. Dasselbe gestaltet sich zu einem Zentrum um, von welchem nur Konnektive und die viscerele Kommissur entspringen, äußerlich keine Nerven entstehen, es wird zum Kommissuralganglion. Ganz ähnlich verhält sich das Pleuralganglion der Cochlidien. Die Isolierung des Pleuralganglion geschieht aber durch Ablösung von der unter dem Schlunde gelegenen pleuropedalen Ganglienmasse und sind auf diesem Stadium schon wohl entwickelte cerebroviscerale und cerebropedale Konnektive vorhanden, wogegen das Kommissuralganglion ursprünglich mit dem Cerebralganglion verbunden ist und erst durch die Ausbildung des Cerebrovisceral-Konnektives entsteht.

Was für eine Sorte vergleichende Anatomie ist nun die moderne, welche um alle diese genetischen Vorgänge sich nicht kümmert und analoge Organe mit homologen verwechselt? Analoge Vorgänge vollziehen sich bei Ichnopoden und Cochlidien, zumal durch die Entwicklung der visceralen Zentralorgane, aber die Wege und die Ausgangspunkte sind verschiedene. Bei den Arthromalakia sind die visceralen Ganglien von den cerebralen entfernt und nur in manchen Fällen die Pleuralganglien sekundär mit dem Cerebralganglion verschmolzen, oder es liegen viscerele Zentren dem Pedalganglion an. Die Augen liegen nie auf den Cerebralganglien, die Otcysten ebenso wenig, eine einheitliche Protoganglienmasse, wie

wir sie von den niederen Ichnopoden und den Turbellarien kennen, gibt es weder bei den Arthromalakia noch bei den ihnen nahestehenden Gruppen der Würmer.

An dieser meiner Darstellung der vergleichenden Anatomie der Ichnopoden ist von der Kritik und der weiteren Forschung nichts geändert worden, — aber man macht ihr den Vorwurf, daß ich die Endglieder als Ausgangspunkt genommen habe. Prüfen wir den Einwurf. Bei einzelnen Ichnopoden wurde ein chiastoneures Nervensystem nachgewiesen, so sagt man und zitiert Actaeon nach Bouvier, Chilina nach Plate, als Beweis dafür, daß die Ichnopoden ursprünglich auch ein chiastoneures Nervensystem besaßen und von Cochliden abstammen. Es gehört ein großes Maß von gutem Willen dazu, um die leichte Verschiebung der Visceralkommissur, wie sie von Plate beobachtet wurde, als Chiastoneurie zu deuten. Das Supraintestestinalganglion ist schon auf die rechte Seite „gezogen“. So, von wem denn? Es liegt uns ein normales Tectibranchien-Nervensystem vor, mit je einem Kommissuralganglion und fünf Deutero visceralganglien. Das Ganglion, welches links dem Kommissuralganglion folgt, müßte, wenn es sich um ein echtes Chiastoneurenervensystem handelte, rechts unter dem Darne liegen. Statt dessen deutet Plate eines der hinten gelegenen abdominalen Zentren als Subintestinalganglion, wozu kein Grund vorliegt. Das „Supraintestinalganglion“ Nr. 4 innerviert das „osphradium“ und entspricht dem Zentrum für die Innervation von Kieme und Geruchsorgan. Es ist rechts gelegen und folglich kein Supraintestinalganglion. Die Visceralschlinge ist in ihrem ninternen Verlaufe zwischen den Eingeweiden leicht gewunden. Von Chiastoneurie keine Rede.

Nicht anders steht es bei Actaeon. Auch da liegen die Ganglien, welche als Pleural- und Supraintestinal-Ganglien gedeutet werden, in gewöhnlicher Weise rechts. Auch hier liegt eine etwas gewundene Visceralkommissur vor, und wenn man will, kann man ein solches Nervensystem chiastoneur nennen, aber diese Chiastoneurie ist dann eine andere als jene der Cochliden. Daß bei den Cochliden das linke Osphradium und die linke Kieme, bei den Tectibranchien die entsprechenden rechtsseitig gelegenen Organe von dem vermeintlichen Supraintestinalganglion innerviert werden, genügt nicht,

Aber man hilft sich. Es hat bei den „Gastropoden“ ursprünglich zwei Kiemen mit zwei Osphradien gegeben, von denen sich bei den Cochlidien diejenigen der linken, bei den Ichnopoden jene der rechten Seite erhielten. In diesem Sinne hat z. B. Spengel die Verschiedenheit der Lage von Atmungsorgan und Osphradium bei *Lymnaea* und *Physa*, also rechtsseitig und linksseitig gedeutet. Das ist aber ganz unrichtig, denn bei *Physa* liegt ein *situs inversus* vor, die ganze Aufrollung und Organisation ist eine entgegengesetzte. Nirgends bei Ichnopoden gibt es paarige Ctenidien resp. Osphradien.

Die Kiemen der Ichnopoden sind sehr mannigfaltiger Art und entsprechen in keiner Weise jenen der Cochlidien. Nirgends hat man bei Ichnopoden paarigen Kiemen in der Kiemenhöhle aufgefunden. Auch das „Geruchsorgan“ der Tectibranchien und Branchiopneusten ist ganz verschieden im Baue von jenen der Cochlidien.

Von der Chiastoneurie von *Chilina* meint Hescheler: „sie ist hier allerdings nur in geringem Maße ausgesprochen“; seiner Ansicht nach stammt das orthoneure Nervensystem der Ichnopoden von dem chiastoneuren der Cochlidien ab. Das ist eben der Trugschluß, zu welchem die falsche Torsionshypothese geführt hat. Lassen wir immerhin diese leichte Chiastoneurie der Tectibranchien gelten, so beweist sie nichts anderes, als daß die Aufrollung des Eingeweidesackes und die so entstandene Asymmetrie unter Umständen bei Ichnopoden so gut wie bei Cochlidien zur Bildung einer chiastoneuren Visceralkommissur führen kann. Mit dem Nachweis der Entstehung der Chiastoneurie innerhalb der Ichnopoden ist die ganze Torsionstheorie der Gastropoden hinfällig geworden.

So gut wie bei den Ichnopoden hat auch bei den zeugobranchen Cochlidien aus einer orthoneuren Visceralschlinge eine chiastoneure entstehen können. Tatsächlich ist nur bei monotocarden und anisobranchen Cochlidien die Chiastoneurie wohl entwickelt, bei den archaischen Zeugobranchen ist die viscerele Schlinge klein, die Chiastoneurie wenig oder kaum ausgebildet, Sub- und Supraintestinalganglion fehlen zumeist. Geradeso wie die Osphradien bei den Zeugobranchen nur angedeutet sind oder fehlen (*Fissurella*), so ist auch die Chiastoneurie ein in der Entwicklung begriffener Vorgang, welchem

ebenso wie bei den Ichnopoden ein anderer vorangegangen sein muß, in welchem die Visceralkommissur eine ungedrehte Schlinge war, aus welcher kein resp. weiterhin nur ein Nerv, der genitale, entsprang. Die Prohipidoglossen des Cambrium müssen aber schon mit Spiralschale ausgerüstet gewesen sein, so daß ein kausaler Zusammenhang zwischen der Aufrollung des Eingeweidesackes resp. der Schale und der Chiastoneurie bei Berücksichtigung der positiv beobachteten Verhältnisse als völlig ausgeschlossen gelten muß. In bezug auf diesen Punkt scheinen die meisten Autoren mit mir übereinzustimmen, so besonders Bela, Haller und Thiele.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, alle neuen Beobachtungen zu registrieren, alle Mißverständnisse aufzuklären, nur einige Punkte verdienen noch hervorgehoben zu werden. Die subcerebrale Commissur verläuft in ihrem ventralen Abschnitte durch die Pedalganglien, so daß diese beiden Zentren untereinander durch zwei Commissuren verbunden sind. Zwischen Plate und mir besteht hierüber eine leichte Differenz, insofern Plate angibt, die von mir als subcerebrale bezeichnete Commissur entspringe nicht im Cerebralganglion. Demgegenüber muß ich betonen, daß bei Phanerobranchien und anderen Tectibranchien der Verlauf dieser Commissur der ist, welchen ich angegeben habe. Im Laufe der fernerer Entwicklung mag sich wie überall im Nervensystem eine Aenderung vollziehen. Worauf mir es nur ankommt, ist die Existenz von zwei durch das Pedalganglion durchtretenden Commissuren, der pedalen und der subcerebralen, welche bei den Phanerobranchien gut entwickelt sind und sich bei Nephropneusten und Branchiopneusten erhalten. An der Homologie dieser Commissuren ist nicht zu zweifeln, mögen sich auch ihre Ursprungsfasern innerhalb der verschiedenen systematischen Gruppen ungleich verhalten.

Diese doppelte Pedalkommissur hat verschiedene Autoren, wie Semper, Böhmig, Nabias, F. Schmidt und Simroth, zu der kühnen Hypothese veranlaßt, in ihr Reste einer ehemaligen Segmentierung zu erblicken, resp. das Pedalganglion als entstanden aus der Verschmelzung zweier Paare von Zentren anzusehen. Zum Glück brauchen wir nicht den Weg der Spekulation zu betreten, um das Verhältnis der Subcerebral-

kommissur zu verstehen. Ich habe seit langem den richtigen Weg gewiesen. Die vergleichende Anatomie gibt völlig sichere Auskunft.

Auch das Verhältnis der zweiten nervenlosen feinen Schlundkommissur, welche ich die paracerebrale, Vayssiére die intercerebrale, genannt habe, ist unzweideutig aufgeklärt. Sie kommt vom Protovisceralganglion und läuft vor der Visceralkommissur und hinter der subcerebralen Kommissur her. Bütschli und Plate haben die paracerebrale Kommissur bei Tritonia und Onchidium irrigerweise als Subcerebralkommissur bezeichnet, und die richtige subcerebrale Kommissur als parapedale ausgegeben. Die subpharyngeale Kommissur von Chiton nennt Bütschli die subcerebrale. Letztere kommt lediglich den Ichnopoden zu. Ähnlich bei Heschler-Lang, wo z. B. für Pleurobranchus die subcerebrale Kommissur als parapedale bezeichnet ist, oder bei Köhler in bezug auf Siphonaria.

Unklar ist mir die Bedeutung der parapedalen Kommissur geblieben, welche bei Nudibranchien und Nephropneusten fehlt, bei den Tectibranchien und den von ihnen abstammenden Branchiopneusten ausgebildet ist. Es bleibt zu untersuchen, ob bei Tectibranchien die beiden pedalen Ganglien durch zwei Kommissuren verbunden sind, wie bei den Branchiopneusten, oder ob ihre parapedale Kommissur aus der subcerebralen hervorgegangen ist. Nur im ersteren Falle würde es sich um eine Neubildung handeln. Eigenartig ist das Durchtreten der Fußarterie durch den Raum, welcher die subcerebrale Kommissur von der parapedalen trennt, was bei den anderen Ichnopoden nicht vorkommt. Alle diese hier berührten Verhältnisse der subcerebralen und parapedalen Kommissuren bedürfen noch ausgedehnter Studien.

Zur Erläuterung unserer Ausführungen habe ich wieder einige schematische Figuren beigegeben. In ihnen bezeichnet:

Bu = Buccalganglion	subc. com. = Subcerebralkommissur
Ce = Cerebralganglion	parace com. = Paracerebral-
Pe = Pedalganglion	kommissur
Pro Vi = Protovisceralganglion	ce pe co = Cerebropedal-
D Vi = Deuterovisceral-	connectiv
ganglion	vi pe co = Viseropedal-
Co = Commissuralganglion	connectiv
Ab = Abdominalganglion	ce vi co = Cerebrovisceral-
pe com = Pedalkommissur	connectiv
vi com = Visceralkommissur	ot = Otocyste

selbe vom Cerebralganglion abgerückt, zum Kommissuralganglion geworden ist, wie bei den Nephropneusten und Branchiopneusten. Supra- und Subintestinalganglien sowie Pleuralganglien gibt es bei den Ichnopoden nicht. Die Endprodukte sind bei ihnen und den Cochlidien ähnliche, aber der Entwicklungsgang ist total verschieden.

4. Phylogenetische Bemerkungen über das Nervensystem von Cochlidien und Ichnopoden.

Aus der vorausgehenden Darstellung ist ersichtlich, daß im Nervensysteme beider Gruppen sehr ähnliche Bildungen vorkommen, welche auf ganz verschiedene Art entstanden sind.

Die Cerebralganglien der Cochlidien knüpfen bei den archaischen Formen, vor allem also bei den Docoglossa und Zeugobranchia, an jene der Amphineura an. Entweder (*Haliotis*, *Pleurotomaria*) ist eine ganglionäre Ringpartie oben über dem Schlund gleichmäßig entwickelt, oder, wie bei *Fissurella*, *Trochiden* usw., es sind seitlich gelegene Cerebralganglien ausgebildet und durch eine lange cerebrale Kommissur verbunden. Vom Cerebralganglion gehen zwei lange Konnektive aus zu den ventral gelegenen visceralen und pedalen Zentren. Das Pleuralganglion hängt mit dem pedalen zusammen und an der Stelle dieses Zusammenhanges treten die primären Pallial- und Pedalstränge auseinander. Vom Pleuralganglion geht eine nur kurze und leicht gedrehte Visceralkommissur aus, welche der Subpharyngealkommissur von *Chiton* entspricht. Das buccale und subradulare Nervensystem von *Chiton* entspricht ganz jenem der archaischen Cochlidien und der Scaphopoden.

Die weiteren Veränderungen am zentralen Nervensysteme der Cochlidien sind einfacher Art. Die Pedalstränge konzentrieren sich zu einem Paare eng verbundener Pedalganglien. Die Pleuralganglien setzen sich gegen die Pedalganglien ab und rücken nach oben in die Nähe der Cerebralganglien. Bei den archaischen Formen sind die cerebropedalen und cerebropedalen Konnektive lang, bei den höherstehenden kurz bis zum äußerlichen Untergange. Bei den meisten mit Siphon und Rüssel ausgestatteten Familien sind die Pleuralganglien

an die Cerebralganglien herangerückt, aber die zentralen Ganglien einander genähert. Bei den archaischen Cochlidien liegen die cerebralen Stränge oder Ganglien oben auf dem Schlunde, die pleuropedalen unter ihm. Sonstige Vorgänge wie die Umbildung des chiastoneuren Visceralnervensystemes in ein zygoneures können uns hier nicht interessieren.

Bei den Scaphopoden sind die Pleuralganglien den Cerebralganglien angenähert, die pleuropedalen und cerebropedalen Konnektive zum Pedalganglion sind verschmolzen und relativ lang, das buccale und subradulare Nervensystem ist gut ausgebildet, wie bei Cochlidien. Diese Verhältnisse leiten unmittelbar zu jenen der Muscheln, bei welchen aber mit dem Schlundkopfe auch das entsprechende Nervensystem fehlt, wohl infolge von Degeneration.

Ganz anders bei den Ichnopoden. Als archaische Formen haben wir diejenigen anzusehen, bei welchen der Genitalapparat noch monaul ist und männliche und weibliche Genitalöffnung nahe bei einander liegen. Wenn Bütschli und andere Gelehrte gelegentlich Actaeon als eine archaische Form bezeichnen, so geschieht das der Torsionstheorie zuliebe. Sehen wir davon ab, so würde es sehr schwer sein, irgend einen plausiblen Grund für eine so falsche Behauptung aufzufinden. Wie ich nachwies, erweisen sich als archaisch in bezug auf das Nervensystem die marinen Nacktschnecken und primitiven Tectibranchia. Bei allen diesen archaischen Formen sind die drei Paare Ganglien des zentralen Systemes oberhalb des Schlundkopfes einander genähert, wo nicht miteinander verschmolzen. Im Verlaufe der Zerlegung der Protoganglienmasse in ihre Komponenten zerfällt auch die Protokommissur in vier Schlundkommissuren, von denen zwei aus dem pedalen, zwei aus dem visceralen Zentrum hervorkommen. Die viscerele Kommissur trennt sich zuerst von den übrigen ab, Nerven treten vom visceralen Zentrum, dem Protovisceralganglion, auf sie über und an der Stelle, von deren Ursprung, entstehen neue Zentren, die Deuterovisceralganglien in der Visceralkommissur. Von den übrigen Kommissuren gehen keine Nerven ab. Die feine paracerebrale ist schwer zu erkennen. Die beiden von dem Pedalganglion der einen Seite zu jenem

der anderen Seite gehenden Kommissuren sind die pedale und hinter ihr die meist feinere Subcerebralkommissur.

Es ist eine nicht leicht zu verstehende Eigentümlichkeit des Nervensystemes der marinen Nacktschnecken, daß die Schlundkommissur in vier Stränge zerfällt. Wir müssen uns mit dem Faktum abfinden, daß zwei Zentren sich vom cerebralen entfernen und daß jedes von ihnen, also das pedale wie das viscerele Ganglion, unter dem Schlunde durch zwei Kommissuren mit dem der anderen Seite verbunden ist. Allgemein hin wird man sagen können: das pedale Ganglion hat eine von Pedal- zu Pedalganglion gehende Kommissur und eine aus dem Cerebralganglion stammende, und ähnlich das Visceralganglion. Die Beobachtungen von Bergh, Vayssière und mir haben zu diesem Ergebnisse geführt. Weiterhin mag die Anordnung des Faserverlaufes sich etwas ändern, das ist unwesentlich, — für den Morphologen bedeutungsvoll ist nur der Umstand, daß die beiden zwischen den Pedalganglien ausgespannten Kommissuren der Planerobranchien sich auch bei den höheren Ichnopoden erhalten, bei Nephropneusten, Phanerobranchien und vielleicht auch den Tectibranchien. Zu beachten ist ferner, daß von den Protovisceralganglien, sobald einmal an der Visceralkommissur Deutrovisceralganglien entstanden sind, keine Nerven mehr abgehen, sondern nur noch Konnektive, daß sie zu Kommissuralganglien werden.

Hierdurch ergibt sich, daß bei den Cochliden und Ichnopoden ähnliche Prozesse sich vollziehen, wie die Ausbildung von Ganglien an der Visceralkommissur und die Entstehung von, auf der Fußsohle gelegenen, Pedalganglien. Die entsprechenden Nervenzentren sind aber nicht homolog. Das Pleuralganglion der Cochliden entspricht nach Lage und Verbindung ganz dem Kommissuralganglion der Ichnopoden, ist aber sekundär nach oben gerückt, da es sich vom Pallio-pedalknoten abgeschnürt hat, wogegen das Kommissuralganglion ursprünglich ein Teil der auf dem Schlundkopfe liegenden Hirnmasse bildete, sich von ihr ablöste und in vielen Fällen dann unter den Schlund zu liegen kam. Jenes bleibt immer ein Nerven abgebendes Zentrum, das letztere wird zu einem nervenlosen Knoten, an dem nur Konnektive entspringen. Beide Ganglien sind nicht wirklich homolog, denn ihre Ent-

stehung ist eine ganz verschiedene, sie sind nicht homogenetisch.

Ebenso steht es mit den Pedalganglien. Diejenigen der Cochliden gehen aus den durch Kommissuren verbundenen primären Pedalsträngen hervor, in ihrer primitiven Phase liegen sie in der Fußmuskulatur. Bei den Ichnopoden bilden sie zuerst einen Teil der Hirn- oder Protoganglienmasse, und sind miteinander durch zwei Kommissuren, die pedale und subcerebrale unter dem Schlundkopfe verbunden. Später rücken sie nach unten auf die Fußsohle, aber die beiden Querkommissuren erhalten sich. Es läßt sich darüber streiten, ob man die Endpunkte des Entwicklungsprozesses, die gleich gelagerten und funktionierenden Pedalganglien als homologe, analoge oder pseudohomologe Gebilde bezeichnen soll, gleichwertig sind sie ganz und gar nicht, denn die einen entstehen im Fuße, die anderen sind ein abgelöster und zur Fußsohle verlegter Teil der einheitlichen über dem Schlundkopfe gelegenen Gehirn- oder Protoganglienmasse. Weitere Details hier zu wiederholen wäre zwecklos, die Hauptegebnisse genügen; nur daran sei noch erinnert, daß der Verlauf der Visceralkommissur ein chiasmoneurer ist bei den Cochliden, ein orthoneurer bei den Ichnopoden. Leichte Verschiebungen der Kommissur, wie sie bei einigen Tectibranchien und Branchiopneusten beobachtet wurden, können nicht auf Chiasmoneurie bezogen werden, weil die rechte Kieme vom rechten Zentrum, also homopleur, innerviert wird.

Diejenigen Kollegen, welche weiterhin diese Studien verfolgen, mache ich auf die Notwendigkeit aufmerksam, die Pedalganglien der Tectibranchien und Branchiopneusten durch Präparation und Schnitte zu studieren. Wenn es wahr ist, daß *Lymnaea* zwischen den beiden Pedalganglien zwei Kommissuren besitzt, dann ist die parapedale Kommissur dieser Schnecken eine durch Anastomose von Fußnerven entstandene Neubildung. Vielleicht aber liegt bei den *Lymnaea* nur eine Pedalkommissur vor, wenn auch in mehrere Züge gespalten und dann ist die hinterste Kommissur die subcerebrale. Vermutlich wird sich bei den Tectibranchien das noch nicht näher studierte Verhältnis mit jenem der Branchiopneusten decken.

Diese Verhältnisse sind von enormer phylogenetischer Bedeutung, denn sie lassen sich nicht nur bei den verwandten größeren Gruppen der Mollusken verfolgen, sondern auch bei solchen der Würmer. Primitive Verhältnisse bieten außer den Cochliden die Amphineuren dar durch die Verbindung resp. Verschmelzung der Pleuralganglien mit den Pedalsträngen. Während aber unter den Amphineuren die Chitoniden genau die Anordnung der Zentren zeigen wie die archaischen Cochliden, ist bei den Solenogastres der Knotenpunkt, in welchem die primären Pallial- und Pedalstränge sich vereinen nach oben gerückt in eine unpaare Cerebralganglienmasse. An diese Organisationsstufe knüpft das Nervensystem der Scaphopoden und Lamellibranchien an, bei welchen das Pleuralganglion gleichfalls mit dem Cerebralganglion verknüpft ist, so daß scheinbar die pleuropedalen Konnektive fehlen. Bütschli hat (l. c. p. 515) ein im primären Pallialnerven gelegen Zentrum als Pleuralganglion bezeichnet, aber zu unrecht, denn das Pleuralganglion gibt pleuropedale Konnektive ab, das von Bütschli so benannte Ganglion aber nicht. Bütschli hat überhaupt die Beziehungen zwischen dem Nervensystem der Amphineuren und Cochliden ganz verkannt. Er läßt (p. 48 und 517) die Visceralkommissur der Ganglioreuren durch Spaltung der Palliovisceralkommissur entstehen. Da nun aber die Pallialstränge über dem Darne miteinander anastomisieren, die Visceralkommissur überall unter ihm gelegen ist, so ist eine solche Hypothese unhaltbar. Das Homologon der Visceralkommissur der Cochliden ist, wie wir schon sahen, die Subpharyngealkommissur von Chiton.

Eines muß hier noch bemerkt werden. Es geht nicht an, daß jeder Autor für Ganglien und Kommissuren andere Bezeichnungen einführt oder bestehende in anderem Sinne verwendet. Wo Aenderungen nötig sind, habe ich selbe stets angenommen. So habe ich früher die Bezeichnung Kommissuralganglion auch bei den Cochliden angewendet. Ich habe jetzt die Bezeichnung Pleuralganglion für das Kommissuralganglion der Cochliden angenommen, weil es verschiedenartige Gebilde sind und das Pleuralganglion nicht nervenlos ist. Auch die Unterschiede zwischen Konnektiven und Kommissuren müssen in der Terminologie zur Geltung kommen. Wo aber ich der

erste war, welcher eine zweckentsprechende Terminologie anwandte, sowie mit Rücksicht auf den umfassenden Charakter meiner Monographie des Nervensystemes der Mollusken, darf man erwarten, daß für die von mir präzisierten Begriffe auch die entsprechenden Termini angewandt werden. Hätten die Forscher, welche sich mit dem Nervensystem der Mollusken befaßt haben, meine Monographie und die ergänzenden Schriften zu Rate gezogen, so würde ich jetzt nicht in der Lage sein, so viele und oft verhängnisvolle Irrtümer berichtigen zu müssen.

5. Die Augen.

Der Vorläufer des hochentwickelten Auges der dibranchiaten Cephalopoden ist jenes von Nautilus, das, ein offenes Grubenaugen, zeitlebens auf der Stufe verharret, welche bei den höher organisierten nur embryonal zum Ausdruck kommt. Ebenso steht es bei den archaischen Cochlidien, den Zeugobranchien resp. auch Docoglossa, welche offene Grubenaugen haben, wogegen alle anderen „Gastropoden“ „vertierte Blasenaugen“ besitzen. Amphineuren und Scaphopoden haben keine Augen, auch den Muscheln fehlen sie zugleich mit einem wohl ausgebildeten Kopfe. Sie alle würden offene Grubenaugen haben, wenn solche ihnen geblieben wären und die Rudimente wo sie sich finden wie die Kopfcellen archaischer Muscheln gehören diesem Typus an. Die Verwandtschaft der Arthromalakia mit den Anneliden ist somit im Typus ihrer Augen angedeutet.

Es wäre sonderbar, wenn die vertierten Blasenaugen der Ichnopoden resp. der Platymalakia in jeder Hinsicht mit jenen der höhern Cochlidien übereinstimmen sollten, denn ihr Ursprung liegt weit auseinander. Meine Studien haben in bezug auf Nervensystem und Genitalapparat als die primitiven Formen die Nudibranchien und archaischen Tectibranchien erwiesen. Bei ihnen liegt der Protoganglienmasse vorn ein Paar Augen, dahinter ein Paar von Otcysten auf. Das sind die Zustände, wie wir sie bei Turbellarien und Nemertinen kennen, und es wird auf keine Weise angehen, die Homologie dieser Organe zu bestreiten.

Nichts nötigt uns, die Blasenaugen der Ichnopoden als entstanden aus Grubenaugen uns vorzustellen, und sollte eine solche Annahme aus irgend welchen Gründen wahrscheinlich gemacht werden, so muß doch dieses Stadium unendlich weit zurückliegen und anders beschaffen gewesen sein als bei den archaischen Cochliden. Die Protoganglienmasse samt ihren Sinnesorganen hat sich vom Ectoderm abgespalten, aber die bezüglich embryologischen Vorgänge brauchen nicht auf entsprechende phylogenetische Stadien bezogen zu werden. Alles spricht dafür, daß die Augen der primitiven Ichnopoden als Pigmentflecken auf dem Gehirn zunächst vorbereitet waren und daß sie in dieser Lage sich völlig ausbildeten. Embryologisch entstammen alle Augen dem Ectoderme, aber im einen Falle entsteht das Auge als offener Becher an der Oberfläche, im anderen gliedert sich in der Tiefe die abgeschnürte Sinnesplatte in Hirn und Augen. Erst das ausgebildete Auge hat die Lage auf der Ganglienmasse verlassen und ist an die Oberfläche des Kopfes gewandert. Dabei hat es die Bindegewebekapsel vor sich her getrieben, welche die Protoganglien umfaßt. In einigen Fällen, z. B. bei Sacoglossen, ist dieses Neurilemm eine fast starre dicke Kapsel. Man kann die Verschiebung des Auges an die Oberfläche des Kopfes ebenso gut aus physiologischen Gesichtspunkten begreifen wie jene des Gehörorgan in den Fuß, aber man kann ein solches Endstadium nicht ohne Zwang zum Ausgangspunkt machen. Noch ein anderes Zeichen für die Wanderung vom Gehirn zur Kopfoberfläche gibt es, das ist der pigmentierte Opticus. Indem die Augenblase samt dem sie umgebenden Pigment sich zur Körperoberfläche translozierte, nahm sie in birnenförmiger Gestalt einen Teil des Pigmentes mit nach oben. Daher ist bei den archaischen Ichnopoden die distale Hälfte des nervus opticus pigmentiert.

So bestätigt die Lagerung und der Bau des Auges die allgemeinen Ergebnisse, welche wir bezüglich des Nervensystemes gewonnen haben. Einer direkten Ableitung der Augen der Nudibranchien von jenen der Plattwürmer steht nichts im Wege. Die Augen der Plattwürmer sind wie die der Ichnopoden keine offene Grubenaugen, sie sind bald invers, bald auch wie bei den „Gastropoden“ konvers. So

z. B. kommen bei den Tricladen konverse Augen vor. Es fehlt uns eine gute Bearbeitung der Augen der Phanerobranchien und Sacoglossa, zumal der Limapontiiden. Bütschli (812) kommt zu dem Ergebnisse, „daß sich Augengebilde ähnlicher Art in verschiedenen Stämmen unabhängig voneinander entwickelten“. Das ist das gleiche Ergebnis, zu welchem ich in bezug auf das Nervensystem, auf Geschlechtsapparat u. a. m. der Mollusken gekommen bin.

6. Das Gehörorgan.

Indem ich zunächst auf meine Studie: „Die Gehörwerkzeuge der Mollusken, Erlangen 1876“ verweise, muß ich aufs neue die große und nicht genügend gewürdigte Bedeutung dieses Organes für die Systematik der Mollusken betonen.

Der Inhalt der Otocyste besteht entweder aus zahlreichen kleinen Kalkkonkretionen, den Otoconien, oder aus einem großen, kugelrunden Otolithen. Es hat sich bei meinen Studien ergeben, daß innerhalb verschiedener Klassen der Mollusken die archaischen Formen mit Otoconien, die höherstehenden mit Otolithen ausgestattet sind. Das trifft selbst für Nautilus zu, den Dibranchiaten gegenüber, für alle Solenoconchen und für die tiefer stehenden Typen der Muscheln und Cochliden. Die Nuculiden, Arciden usw. haben Otoconien, ebenso die Zeugobranchien unter den Cochliden und im allgemeinen die Rhipidoglossen. Bei den Ichnopoden sind Otoconien die Regel. In manchen Formen kommen beide Formen von Gehörsteinen nebeneinander vor. Zuweilen hat die Larve den Otolithen und wird dieser später von Otoconien umlagert. Uebernahme des Larvenotolithen ins Leben des erwachsenen Tieres macht den zu beobachtenden Wechsel verständlich.

Ein weiteres wichtiges Moment ist der Ursprung des Gehörnerven. Schon Lacaze-Duthiers hat nachgewiesen, daß die Otocyste zwar in der Regel dem Pedalganglion angelagert ist, daß aber ihr Nerv im Cerebralganglion entspringt. Für kriechende Tiere, zumal die im Wasser lebenden, kommt keine andere Uebertragung von Schallwellen in Betracht als jene durch die Fußsohle. Ich habe Versuche mitgeteilt, welche ich an *Helix pomatia* angestellt hatte, und wobei auf Töne, welche

in großer Nähe durch Anstreichen der Saiten eines Cellos erzeugt wurden, die Schnecke nicht reagierte, was aber sogleich geschah, sobald ein feinstes mit der Saite verbundener Draht unter dem Papiere durchgeführt wurde, auf welchem die Schnecke kroch.

Die Lagerung der Gehörorgane in der Fußsohle ist somit eine so günstige, daß sie in den verschiedensten Gruppen des Systemes sich ausbildete. Es stehen einander in dieser Hinsicht zwei Abteilungen des Systemes gegenüber: bei der einen ist die Verlagerung in den Fuß so früh vor sich gegangen, daß wir kaum noch Spuren des Prozesses zu erkennen vermögen, bei der anderen treffen wir die Otocysten noch auf der dorsalen Seite der Cerebrovisceralganglien und wir können die allmähliche Verlängerung der Gehirnnerven, die Wanderung der Otocyste schrittweise verfolgen. Letzterer Fall ist derjenige der Ichnopoden, den anderen stellen wir bei allen übrigen Mollusken, den Arthromalakia, fest.

Betrachten wir die Tatsachen. Bei den dibranchiaten Cephalopoden liegt das Gehörorgan dem Pedalganglion an, und ebenda liegt der Ursprung des Gehörnerves, welcher dagegen beim Nautilus am Cerebralganglion neben dem Sehnerven entsteht. Nirgends bei den Cochlidien liegt die Otocyste an den Cerebralganglien, aber bei den Docoglossen trifft man sie am Pleuropedal-Konnektive. Bei den Zeugobranchien ist die Verlegung der Otocyste an das Pedalganglion beendet, ebenso bei den Scaphopoden. Im allgemeinen gilt das auch für die Lamellibranchien, aber bei Arten von Pecten und Mytilus trifft man dieselbe noch am Cerebropedal-Konnektive, ebenso bei Nucula, wo noch die Gehörblase durch einen offenen Kanal nach außen mündet.

Unter den Lamellibranchien treffen wir somit Uebergangsstadien noch bei den archaischen Gattungen an. Es erhebt sich aber die Frage, ob nicht phylogenetisch das Gehörorgan dem Bereiche des Cerebralganglion entstammt, ontogenetisch aber in die Nähe des Pedalganglion zur Anlage kam, nachdem einmal der Umlagerungsprozeß abgeschlossen war.

Die niederste Stufe nehmen bei den Ichnopoden die Nudibranchien ein, wo die Otocyste dem Cerebral- oder dem Visceralganglion dorsal aufliegt. Bei Tectibranchien und Pul-

monaten liegt die Otocyste am Pedalganglion. Auch Siphonaria steht schon auf dieser Stufe, nicht aber Pleurobranchus und Pleurobranchaea, bei welchen Gattungen die Otocyste noch die primitive Lagerung auf dem Pleurovisceralganglion bewahrt hat.

Wir werden daraus den Schluß ziehen dürfen, daß bei Muscheln, Scaphopoden und Cochlidien die Umlagerung der Otocyste schon vor undenklichen Zeiten erfolgt war, daß auch die archaischen Zeugobranchien in dieser Hinsicht sich schon weit vom primitiven Zustande entfernt haben, also von jenen Vorgängern, welche wir mit Pelsener als *Prorhipidoglossa* bezeichnen, wogegen bei den Docoglossen die Umlagerung entlang dem Cerebropedal-Konnektive noch im Gange ist.

Anders steht es, wie gesagt, bei den primitiven Tectibranchien und den Nudibranchien. Sie haben in bezug auf ihr Nervensystem und seine Sinnesorgane noch primitive Zustände bewahrt, wie wir sie sonst nur noch bei den Turbellarien finden. Wo bei letzteren Otocysten und Augen sich finden, liegen sie dem zentralen Nervensystem auf, die Augen vorn, die Gehörorgane dahinter. Diese ungegliederte Ganglienmasse hat dort wie bei den Nudibranchien eine den Schlund umfassende Protokommissur, wie sie z. B. bei den Gattungen *Microstoma* und *Mesostoma* nachgewiesen wurde. Das ist es, was wir auch bei *Tethys*, *Tritonia* und anderen tieferstehenden Nudibranchien antreffen. Aus diesen und anderen Gründen habe ich die Ursprünge der Ichnopoden und jene der Turbellarien als einander genähert betrachtet. Sehen wir unbefangen die Tatsachen an, so liegt die Tendenz zur Verlegung der Otocysten in den Fuß und an die Pedalganglien überall vor, und einmal erreicht wird diese Stufe, weil sie die höhere und physiologisch zweckmäßigere ist, nie wieder aufgegeben. Folglich ist die Lagerung der Sinnesorgane auf dem Gehirn eine ursprüngliche und nicht eine sekundär erworbene.

Es wäre möglich, daß weitere Untersuchungen die hier gegebene Darstellung noch änderten bezüglich der Cochlidien. Es ist denkbar, daß embryologische Untersuchungen an Docoglossen und Rhipidoglossen den Ursprung der Otocyste an der Seite des Fußes nachweisen und eine Einstülpung oder Reste des Ganges nachweisen, so wie bei *Nucula*. In diesem

Falle besteht ein großer Unterschied zwischen Arthro- und Platymalakia, insofern bei ersteren die Otocyste immer im Fuße gelegen hat und an oder in ihm entstanden ist, bei letzteren der Ursprung an die Sinnesplatte anknüpft, von welcher auch Gehirn und Augen entstehen und die Verlagerung in den Fuß ein sekundärer Vorgang ist.

7. Das Sinnesorgan von Kiemen- und Lungen-Höhle.

Das Osphradium der Cochliden ist in seiner ursprünglichen Form paarig angelegt, es wird durch Verkümmern der einen Kieme einerseits unterdrückt. Es ist eine von einem Ganglion unterlagerte leicht gewölbte Epidermiszone, die bei den höheren Formen zu einem kiemenartigen Gebilde wird und stets heteropleur innerviert ist. Die Identifizierung dieses leidlich gut charakterisierten Organes mit dem Lacaze-Duthiers'schen Organe der Branchiopneusten, welches aus einem invaginierten Säckchen besteht und homopleur innerviert wird, ist ein reiner Willkürakt, welchen man nur gutheißen kann, wenn man an ein Urmollusk und Urgastropod glaubt. Man hat gesagt, bei Actaeon und Chilina liege auch ein chiastoneures Nervensystem vor, doch sahen wir, daß dies nicht stimmt. Die Kieme der Tectibranchien und Branchiopneusten ist ein rechtsseitig gelegenes Organ, welche an der Decke der Mantelhöhle mehr rechts oder links gelagert sein kann, stets aber vom rechten Pallialganglion aus innerviert wird. Weder Kieme, noch Kiemenhöhle sind bei Cochliden und Ichnopoden homolog, noch ist das Lacazesche Organ ein Osphradium.

Plate hat im Grunde der Lungenhöhle von Testacella ein Sinnesorgan nachgewiesen, welches er glaubt mit dem Osphradium vergleichen zu können. Davon kann aber nach unserer Auffassung nicht die Rede sein. Es handelt sich da um einen mit Sinneszellen ausgestatteten Wulst im Grunde der Lunge, welcher aber nicht zu einem wohlumgrenzten Organ entwickelt ist und eine innerhalb der Gattung zu Stande gekommene Bildung darstellt. Bei Testacella gastroi ist dieses „Sinnesorgan“ nur an Querschnitten als ein kaum über die Fläche erhobener 130 μ dicker Streifen von Neuroepithel ausgebildet,

natürlich ohne Ganglion. Das gleiche gilt für das Sinnesorgan, welches Simroth bei *Parmacella* auffand. Wenn man recht viele Schnecken mit dem Mikrotome auf der Suche nach Sinneszellen zerlegt, wird man noch viel Aehnliches entdecken können, — mit der Frage des diphyletischen Ursprungs der Gastropoden hat das nichts zu tun. Wer die bestreiten will, muß die anatomisch-phylogenetische Grundlage meiner Darstellung prüfen und widerlegen. Wer einzelne Aehnlichkeiten willkürlich herausreißen will, mag sich doch lieber solche von höherer Ueberzeugungskraft heraussuchen, etwa die Epipodialkieme von *Chiton* und *Phyllidia*, Schnecken, welche in Form ähnlich sind und beide den After median unter dem Mantelrande gelegen haben, welcher fast in ganzer Ausdehnung von einem Kranze von Kiemenblättchen an seiner Unterseite eingenommen wird.

8. Mantel und Schale.

Anatomisch ist der Mantel der Mollusken nichts anderes als die mehr oder minder abgesetzte Rückenfläche. Bei den Schnecken läßt der Mantel vorne den Kopf, nach den Seiten und hinten Körper und Fuß frei. Bei den schalentragenden Formen ist die dorsale Partie eine zarte Membran, der verdickte mit der Vergrößerung der Schale betraute Randteil sehr in die Augen fallend. Diese Verhältnisse haben viele Zoologen zu der irrigen Meinung gebracht, er existiere gar nicht bei den unbeschalten Formen. P. Fischer z. B. (l. c. 518) äußert sich in bezug auf die Nacktschnecken der *Doris*-Gruppe: das Rückenschild verdiene nicht den Namen des Mantels, es sei aus den nach oben geschlagenen und verwachsenen Epipodiallappen von *Elysia* und Verwandten entstanden. Demgegenüber müssen wir betonen, daß zwischen der Rückenbedeckung der beschalten und der schalenlosen oder nackten Gastropoden ein wesentlicher Unterschied nicht besteht.

Vergleichen wir zwei äußerlich so ähnliche marine Nacktschnecken wie *Doris* und *Pleurobranchus*, so scheint das Rückenschild zunächst identisch. Spalten wir aber diesen Schild der Länge nach, so sehen wir ihn kompakt bei *Doris*, mit einer zentralen Höhle ausgestattet bei *Pleurobranchus*, bei welcher

Gattung wir in dieser Höhle eine rudimentäre Schale antreffen. Dieselbe ist ursprünglich eine äußere gewesen, dann aber durch einen Umschlag des Mantelrandes überwachsen worden. Einen anderen Unterschied zwischen nackten und beschalten Schnecken gibt es hinsichtlich des Mantels nicht. Wir schreiben daher mit vollem Rechte *Doris* und *Onchidium* einen Mantel zu (*notacum*) und nennen *hyponotacum* den Seitenteil des Körpers, welcher zwischen Mantelrand und Fuß gelegen ist. Diese meine Auffassung des Mantels entspricht auch jener von Martens (Weich- und Schalthiere, 1881, p. 19), wenn er sagt: „Die ganze Rückenhaut einschließlich dieser Falte wird Mantel genannt.“ Embryologisch entspricht der Mantel der von den Rändern der Schalendrüse umfaßten Fläche des Körpers. Ob diese Partie groß oder klein ist hat nichts mit dem morphologischen Begriffe zu tun. Die *Onchidiiden* haben so gut einen Mantel wie die *Dorididen*. Plate scheint vorauszusetzen, daß die *Onchidiiden* von beschalten Schnecken abstammen. Die Schale ist aber bei beiden nur Larvenorgan, ebenso bei *Vaginuliden*. Alle diese Schnecken haben keinen Schalenmuskel und keine Mantelhöhle.

Bei Muscheln, Scaphopoden, Cephalopoden und Cochlidien ist die Schale in das Dauerleben übernommen worden, wenn sie auch in einigen Fällen zurückgebildet oder durch Umwachsung zu einem inneren Teile umgebildet werden kann. Das Zentrum des Mantels kann dabei zu einer dünnen Membran werden, der Rand aber wird durch Verdickung auffällig und übernimmt die Funktion der Bildung und Vergrößerung der Schale. Große Schwierigkeit bereitet der Auffassung nur die erste Ausbildung der Cochlidenschale. Die Palaeontologie gibt uns keine deutlichen Ausweise. Die ältesten Schalen, welche wir kennen, sind gleich gewunden und relativ schwer, — die feinen Erstlingsschalen, diejenigen der *Prohrhipidoglossen*, sind uns nicht erhalten, wir sind bezüglich ihrer auf Vermutungen angewiesen. Die plausibelste Erklärung scheint mir die Lang-Hescheler'sche zu sein, welche an eine Dentaliumartige Schale anknüpft. Diese auf dem Rücken sich erhebende Urschale hatte danach in der Mitte ein Loch, auch wohl eine Reihe von Löchern oder einen Schlitz, wie wir ihn noch bei *Pleurotomaria* antreffen, dem ältesten lebenden Vertreter der Gruppe.

Diese Schlitzbildung am Vorderrand der Schale tritt auch noch gelegentlich in höherstehenden Cochlidenfamilien auf, wie bei den Pleurotomiden.

Meines Erachtens bezeichnet dieser Schlitz bei den Cochliden die Lage der Kiemenhöhle, welche von Anfang an im Nacken unter dem Mantelrande lag, symmetrisch mit doppelten Kiemen, Gonaden, Nieren, aber ohne Osphradium, welches ein erst innerhalb der Cochliden erworbenes Organ darstellt, und manchen der primitiven Formen wie Fissurelliden und Docoglossen fehlen. Auch die Chiastoneurie fehlte den primitiven Gastropoden und ist unabhängig in beiden großen Gruppen derselben entstanden durch Umlagerung des Eingeweidesackes. Die Prorhipidoglossen werden den After auf der Rückenmitte oder etwas davor gehabt haben. Eine Drehung von 180° hat nie stattgefunden, aber durch die Entwicklung der Schale rückte der After mit den angrenzenden Organen etwas weiter nach vorn, bis schließlich die Gonade und Niere der rechten Seite atrophierten und die Kiemenhöhle asymmetrisch wurde, welche anfangs in Lage und Bau symmetrisch war.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Ichnopoden. Auch sie sind eine uralte Gruppe von Mollusken mit deutlicheren Anklängen an die Organisation niederer Würmer als wir sie bei den Cochliden nachzuweisen vermögen, aber die Schale ist bei ihnen fast während der ganzen Primärepoche der Erdgeschichte lediglich Larvenorgan gewesen. Mögen immerhin schon einzelne schalentragenden Formen der Tectibranchien und Nephropneusten auch in der Carbonzeit gelebt haben, das Gros aller dieser Platymalakia war noch schalenlos, als bereits die großen Entwicklungsrichtungen der Cochliden, lebender wie fossiler, zur Ausbildung gelangt waren. Werden wir auch annehmen müssen, daß zu Ende der Primärepoche die meisten Ordnungen der Ichnopoden wenn nicht alle bereits sich abgezweigt hatten, so fällt doch die Entstehung der meisten sicher erkennbaren Typen erst in die Sekundärepoche. Sind wir bezüglich der Ursprünge und Zusammenhänge der einzelnen Gruppen der Ichnopoden auch auf Vermutungen angewiesen, so kommt unserer Phantasie doch gerade hier ein wunderbar vielgestaltiges, überreiches Material wichtigster morphologischer Tatsachen zu Hilfe. Man kann geradezu

sagen: die Phylogenie der Cochliden ist, soweit die empirische Grundlage reicht, einfach, leicht zu überschauen, höheren Interesses und wichtiger Probleme bar.

Wie ganz anders bei den Ichnopoden! Schon bei Erörterung des Nervensystemes sahen wir, daß uns die Nudibranchien noch die kaum gegliederte Protoganglienmasse erhalten haben mit ihren 5 Schlundkommissuren, welche aber in letzter Instanz auf eine buccale und eine ursprünglich einheitliche subpharyngeale sich reduzieren. Alles war für die Prohipidoglossen nur vermutet, aus der rückwärts blickenden Vergleichung erschlossen werden muß, mit mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit von Annäherung an den wirklichen Werdegang, bei den Ichnopoden liegt es uns vor Augen und was fehlt, kann großen Teiles noch von weiteren Studien erwartet werden. Bei den Cochliden ist die ganze Entwicklung der Gruppe eingengt durch die Uebernahme der Schale aus dem Larvenleben in die dauernde Organisation, bei den Ichnopoden bilden sich ähnliche Verhältnisse aus, aber gewissermaßen unter unseren Augen. Die Nudibranchien haben keine beschalteten Glieder, ihr Bau ist in vieler Hinsicht auf tiefer Stufe stehen geblieben, aber nicht in allen Organsystemen. Wer in Phylogenie gearbeitet hat weiß ja, daß bei der voranschreitenden Modifikation die einzelnen Organe nicht gleichen Schritt halten. Selbst eine so niedere Entwicklungsstufe wie diejenige von Chiton ist im Genitalapparate durch die Abtrennung der Gonade von der Niere schon den niederen Muscheln und Cochliden weit vorausgeeilt.

In gleicher Weise ist bei den Nudibranchien der Genitalapparat schon auf die diaule Stufe vorgerückt, so daß in dieser Beziehung die Tectibranchien die mehr archaischen sind. Aber auch in dieser Hinsicht fehlt es nicht an Zwischengliedern. Die Pleurobranchiden schließen sich durch eine bipinnate rechtsseitige Kieme und eine rudimentäre überwachsene Schale den Tectibranchien an, stimmen aber in dem zentralen Nervensysteme und dem diaulen Genitalapparate mit den Nudibranchien überein. Sie sind Zwischenformen, denen niemals unser künstliches System gerecht werden kann. Nicht anders steht es mit den Lophocerciden oder Oxynoiden, welche in wichtigen Charakteren den Sacoglossen sich einreihen, nach

Schale und Kieme aber den Tectibranchien sich anschließen. Das gleiche gilt für die niederen Nephropneusten, die Onchidiiden und Vaginuliden, welche weder Nudibranchien noch Tectibranchien sind, welche nicht als die direkten Vorläufer unserer stylommatophoren Pulmonaten gelten können, aber ein Seitenzweig jener Pronephropneusten sind, welchen unsere hermaphroditischen Landschnecken entstammen und nur diese, denn der Ursprung der Branchiopneusten knüpft an die Tectibranchien resp. ihnen nahe stehende Gruppen an.

Wer im System der Mollusken Ordnung schaffen will, findet bei den Cochliden alles reinlich geschieden, von selbst geordnet, — bei den Ichnopoden aber ist all sein Bemühen umsonst. Wohl gibt es auch da eine Anzahl gut begrenzter Ordnungen, aber Zwischenglieder stellen alles in Frage, erfordern eine so weite Formulierung der Diagnose der Ordnung, daß sie blaß und fast wertlos wird. Es geht doch nicht an, die Nephropneusten nur auf die schalentragenden Formen zu beschränken, denn vielfach können wir Nacktschnecken als Formen nachweisen, bei denen die Schale verloren ging oder von den Mantelrändern überwachsen wurde. Neben solchen Nacktschnecken aber gibt es andere, welche archaische Typen sind. Sollen wir sie ausscheiden? Entsteht dann eine natürliche Ordnung? Wollen wir z. B. *Onchidium* und *Vaginulus* von der Betrachtung ausscheiden und sie abtrennen, so müßten wir für jeden dieser beiden unter sich verschiedenen Typen eine neue Ordnung bilden oder gar zwei. Dabei sind aber beide doch „Stylommatophoren“, mit vollkommen (*Vaginulus*) oder unvollkommen (*Peronia*) retraktilen Ommatophoren und man würde das wichtigste Kennzeichen dieser stylomatophoren Pulmonaten preisgeben müssen, wollte man solche primitiven Formen ausschließen. Ähnlich steht es in bezug auf die Branchiopneusten, wenn man Auriculiden, Siphonariiden und andere nicht typische Formen in Berücksichtigung zieht.

So unbequem solche Zwischenformen für den Systematiker sein mögen, für die vergleichende Morphologie und die Phylogenie sind sie von unschätzbarem Werte. Alle solche Studien führen uns dahin, in den Nudibranchien und den archaischen Tectibranchien die Stammformen der Ichnopoden zu erblicken. Direkte Uebergangsformen zwischen beiden sind

uns nicht erhalten, es ist auch fraglich, ob es solche gegeben haben kann. Es gibt archaische Tectibranchien wie *Umbrella* und *Tylodina*, bei welchen der Penis noch neben der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegen ist. Würde ein solcher Penis durch Abschließung der Flimmerrinne des Uterus mit einem Vas deferens in Verbindung treten, so hätten wir einen diaulen Genitalapparat vor uns. Vielleicht kann die Embryologie Entscheidung bringen, vor allem muß die Anlage des Penis überall verfolgt werden. Vorläufig ist es geboten, anzunehmen, daß aus dem primitiven monaulen Apparate sich bei Nudibranchien und Pleurobranchien direkt durch Spaltung des Genitalganges ein Vas deferens mit pyxikaulem Penis bildete, daß dagegen bei den Tectibranchien und den von ihnen abgezweigten Branchiopneusten neben der ursprünglich gemeinsamen Genitalöffnung eine Penisknospe sich entwickelte, welche erst sekundär ihre Lage veränderte und an die Tentakelbasis rückte, was wieder die Ausbildung resp. Verlängerung der zuführenden Flimmerinne zur Folge hatte.

Betrachten wir nun den Mantel der primitiven Tectibranchien und der Nudibranchien. Den Ausgangspunkt müssen dann jene Formen bilden, bei welchen die Schale noch nicht die äußere Form und den Bau beherrscht, die Nudibranchien. In der Regel ist der Mantel ringsum abgesetzt, durch das Hyponotaum von dem Fuße geschieden. Es gibt aber Formen, bei welchen die Grenze schwer zu ziehen ist oder gar nicht, wie bei *Aeolidien*, *Hermaea*, *Elysia* u. a. verwandte Gattungen. Die Papillen der Rückenfläche greifen zum Teil etwas auf die Seiten über. Vergebens wird man versuchen, bei *Limapontia* eine Grenze zwischen Mantel und Körperseite festzustellen. Bei den meisten Arten der *Doris*-Gruppe ist aber der Mantelrand scharf abgesetzt. Gleichwohl war Plate der Meinung, bei *Doris* fehle der Mantel (*Onchidien* 321). Wie wir oben sahen, stimmt das nicht. Die Ausbildung des Manteis ist eben eine andere da wo die Schale äußerlich entwickelt ist und da wo sie fehlt oder überwachsen wird. Die Rückenpartie von *Pleurobranchus* entspricht nur scheinbar jener von *Aeolis* oder *Doris*, denn vom Mantelrande her hat bei ersterer Gattung eine Falte die Schale umwachsen. Bei *Umbrella* haben wir die einfache äußere Schale, bei *Aplysia* ist sie halb, bei

Philine ganz von einer Randfalte umwachsen. Ob diese Randfalte sich ausbildet oder nicht, ist für die Deutung des Mantels gleichgültig. Der Besitz oder Mangel einer Schale hat gar nichts mit der Existenz des Mantels zu tun, welcher eben eine andere Ausbildung gewinnt bei einer Muschel als bei einer Nudibranchie.

Was zu irriger Auffassung leicht Anlaß bietet, ist die Lage des Afters auf dem Rücken. Wer aber Nudibranchien kennt, weiß, wie sehr diese Lage ändern kann. Als Regel kann wohl die Lage des Afters, neben welchem stets die Nierenpore angetroffen wird, an der rechten Seite gelten. Auf dem Rücken finden wir sie nicht nur bei den Dorididen und anderen holohepatischen Nudibranchien, auch bei *Hermacidae*, *Limapontiidae*, *Janus*, *Tylodina*, *Umbrella*.

Nur selten trifft man den After hinten median unter dem Mantelrande. So ist es der Fall bei den *Phyllidiiden* und *Corambidae* (*Hypobranchiaea*), auch bei *Onchidium* und *Vaginulus*. Bei den *Onchidiiden* liegt daneben auch die Genitalöffnung, von welcher eine Flimmerrinne um die ganze Körperseite nach vorne bis zum Penis führt. Da bei den primitiven Formen der Penis neben der weiblichen Genitalöffnung gelegen war, so ist diese extrem weite Entfernung, wie sie nirgends sonst wieder vorkommt, eine sekundäre Modifikation, ebenso wie die terminale Lagerung des Afters. Ein Mantel, welcher keine Schale trägt, ist in bezug auf Besetzung mit Kiemen und auf Lagerung von After jeglicher Variation ausgesetzt. Da wo bei primitiven Tectibranchien die Schale auftritt, wirkt diese bestimmend auf Mantel und Organe, so besonders die Kieme, welche unter dem Mantelrande und hinter der Genitalöffnung sich entwickelt. Da das Hyponotacum für Kieme und Wasserwechsel nur unzureichenden Platz gewährt, so entstand um sie herum oder durch sie veranlaßt die seitliche Einstülpung der Kiemenhöhle oder Mantelhöhle. Die Schale ist anfangs ein flacher Napf, an den sich innen als geschlossener Kreis (*Umbraculum*, *Tylodina*) oder, wie bei *Siphonaria* und *Gadinia*, in Form eines nach vorn offenen Hufeisens der Haftmuskel ansetzt, aus welchem weiterhin der Spindelmuskel sich bildet. Eine merkwürdige Form hat dieser Muskel bei *Siphonaria*, in dem er vorn und auch seitlich rechts

unterbrochen ist, im Interesse der Kiemenhöhle. Es bleibt zu untersuchen, ob dies eine Zwischenstufe ist zwischen Umbraculum und Bulla oder eine exzeptionelle Absonderheit.

So kommen wir zu der Schlußfolgerung, daß die archaischen Ichnopoden Nacktschnecken waren, bei welchen das Rückenfeld oder der Mantel, mit oder ohne besondere Anhänge, der Respiration dient und der After auf dem Rücken oder an der rechten Seite lag. Die anfangs als Larvenorgan vorhandene Schale wurde bei primitiven Tectibranchien und Nephropneusten in das Leben des erwachsenen Tieres mit hinüber genommen und war eine flache Bedeckung des Rückens. Bei den typischen Nudibranchien, den Phanerobranchien und den Sacoglossen fehlt die Schale dem erwachsenen Tiere und nichts in ihrem Baue könnte die Annahme rechtfertigen, sie stammten ab von beschalten Schnecken. Während bei den Cochlidien die Ausgangspunkte hinsichtlich der Schale uns unbekannt sind und symmetrische napfförmige Schalen, wie wir sie von Fissurella, Patella usw. kennen, unter den ältesten Fossilien nicht angetroffen werden, übt Beibehaltung oder Verlust der Larvenschale bei den archaischen Ichnopoden keinen Einfluß auf die Organisation aus und wir finden überall instruktive Zwischenglieder.

Eine Mantelhöhle ist keineswegs eine mit der Existenz des Mantels verknüpftes Merkmal. Kiemen, welche nach Bau und Lage jenen der Tectibranchien entsprechen, haben die Umbraculidae und Pleurobranchidae, welche Vayssière als Notaspidea zusammenstellte, Pelseneer in eine Unterordnung der Pleurobranchien vereinte. Bei ihnen existiert keine Kiemen-

Fig. 7. Schematischer Durchschnitt durch Pleurobranchus, um die Kiemenhöhle unter dem Mantelrande zu zeigen.

höhle; die Kieme liegt teils unter dem schmalen Mantelrande, teils ragt sie über ihn vor. Ist auch dieser Vorschlag nicht zu billigen, so ist doch wohl anzunehmen, daß diese Kieme homo-

log ist, jener der Tectibranchien, bei denen sie in einer Einbuchtung liegt, welche unter dem Mantelrande sich gegen die Körpermitte hin verwölbt, der Kiemenhöhle. Wir kennen Tectibranchien und Branchiopneusten mit wohl entwickelter Kiemenhöhle und bipinnater, von der Körperseite entspringender Kieme, andere bei welchen die Kieme aus einer gefalteten von der Decke der Mantelhöhle herabhängenden Membran besteht oder bei welchen auch diese fehlt, und so haben wir bald vor uns eine Mantelhöhle mit Kieme, bald eine Kieme ohne Mantelhöhle oder eine Mantelhöhle ohne Kieme. Es sei noch daran erinnert, daß die Atemhöhle der Nephropneusten ursprünglich in der Körperwandung des Rückens gelegen war, und aus dem funktionell umgewandelten Endteil des primären Ureters hervorgegangen ist.

Endlich muß ich wiederholt darauf hinweisen, daß die Mantelhöhle der Cochlidien im Baue ganz verschieden ist von jener der Ichnopoden. Ich beziehe mich auf die Arbeit von 1891, p. 236, worin ich darlegte, daß die Lagerung von Kieme und Niere im Verhältnisse zu dem Mastdarme eine verschiedene ist bei Tectibranchien und Cochlidien. Auch das Verhalten zwischen Enddarm und Genitalapparat ist ganz verschieden.

Fig. 8. Schematischer Querschnitt durch *Pyrula*, um die Kiemenhöhle zu erläutern.

Es bedeuten:

mh = Mantelhöhle	ren = Niere
br = Kieme	r = rectum
o = Osphradium	v. def. = vas deferens

Die Geschlechtsprodukte werden durch die Mantelhöhle nach außen entleert bei den Cochlidien, bei denen ein Teil der Genitalorgane erst sekundär in der Mantelhöhle zur Ausbildung gelangte; bei den Ichnopoden liegen diese Organe

außerhalb der Mantelhöhle oder gelangen in sie erst sekundär durch Einsenkung der Kiemenpartie resp. der sie umgebenden und sich bildenden Mantelhöhle. Plate hat dieses Endprodukt der Umbildung für das typische angesehen; ich kann dem nicht beipflichten. Die phylogenetische Untersuchung lehrt uns Mittelformen kennen, welche zwischen Nudibranchien und Tectibranchien stehen, bei denen es keine Mantelhöhle gibt aber schon eine Kieme nach Art jener der Tectibranchien, und bei denen After, Niere und Genitalöffnung rechts liegen am hyponotaem.

Die Mantelhöhle der Cochliden hat anfangs symmetrisch vorn über dem Nacken gelegen, diejenige der Ichnopoden rechtsseitig. Beide sind nichts als Einsenkungen der Mantelrinne, analoge Bildungen, nicht homolog. In beiden großen Gruppen der „Gastropoden“ kommen unter den archaischen Formen solche vor mit einfacher napfförmiger Schale, aber das Verhalten der Haftmuskeln ist verschieden. Bei den Cochliden ist er hufeisenförmig und über dem Kopfe unterbrochen, bei den archaischen Tectibranchien ist er kreisförmig, geschlossen. Vermutlich hat es ein solches Stadium auch einmal bei Cochliden gegeben. Solange die Kieme unter dem Mantelrande lag, konnte der Haftmuskel seine zirkuläre Form behalten, wie wir sie z. B. bei *Umbrella* und *Tylodina* kennen, sobald aber die Mantelhöhle sich zentripetal ausdehnte, mußte diese Kreisform unterbrochen werden, wie wir das bei *Siphonaria* sehen, wo die Mantelhöhle rechtsseitig den hufeisenförmigen Haftmuskel unterbrochen hat. Die Geschichte des Spindelmuskels ist eines der dringendsten Desiderata der Molluskenmorphologie.

Das dürfte wohl aus den vorhergehenden Erörterungen klar geworden sein, daß Mantel, Mantelhöhle und Schale bei den Ichnopoden ihrem ersten Auftreten nach sich ganz anders verhalten als bei den Cochliden. Wir können alle diese Gebilde in ihrem Werdegange bei den Ichnopoden Schritt um Schritt verfolgen und können uns dem Eindrücke nicht verschließen, daß diese Anfangsstadien der Schale von sehr geringer funktioneller Bedeutung sind. Unter den Phanerobranchien ist sie lediglich Larvenorgan, aber bei der anderen großen Gruppe der Nudibranchien, bei den Sacoglossen, tritt

sie bei *Lophocercus* und Lobiger als permanentes Gebilde auf. Bei *Rhodope* und *Cenia* fehlt sie auch als Larvenorgan. In der *Pleurobranchus*-Gruppe treffen wir eine innere Schale an, welche zum Teil (*Pleurobranchaea*) degeneriert ist zu einer feinen Membran.

Bei *Umbrella* und *Tylodina* liegen richtig ausgebildete Schalen vor, aber bei der *Peltide Ilica* ist sie nur 0,4 mm groß. In bezug auf die Gattung *Pelta* ist es strittig, ob die Schale fehlt oder 0,2 mm groß ist. Die *Nephropneusten* haben zum Teil eine äußere, zum Teil eine innere Schale; unter den Nacktschnecken gibt es solche die primär und andere, welche sekundär schalenlos sind. Bei *Peronia* resp. *Onchidium* tritt eine Larvenschale auf, welche abgeworfen wird, bei *Vaginulus* ist auch die Larve ohne Schale. Ich beziehe mich dabei auf eigene Untersuchungen an *Vaginulus tuberculatus*. Man hat meine Angabe, der zufolge der Laich von *Vaginulus* jenem von *Peronia* gleicht, als unrichtig bezeichnet, doch trifft der Vorwurf nicht zu. Die genannte Art fertigt ein perlschnurartiges Laichband an, wie *Peronia*. Dasselbe wird in Spirale aufgerollt und dabei immer mit kleinen Kotpartikeln belegt. So entsteht ein Körper, welcher dem Abschnitte eines Zylinders gleicht und weniger hoch als breit ist. *Podocyste* und andere Larvenorgane fehlen. Den wimpernden Vorsprung über dem Munde, welchen *Sarasin* als Fußanlage bezeichnet, habe ich gesehen und für einen Rest des *Velum* angesehen, ähnlich jenem, den ich von dem Embryo von *Helix* beschrieb (p. 11, 1875).

Nicht nur der Umstand ist auffallend, daß in der Reihe der *Ichnopoden* die Schale bald bleibt, bald verloren geht oder überwachsen wird, sondern vor allem diese Häufigkeit des Auftretens einer inneren Schale bei *Tectibranchien* und *Nephropneusten*. Aus physiologischen Gründen läßt sich das nicht verstehen, wohl aber ist der Hergang als solcher verständlich. Die Schalendrüse ist eine Einsenkung, bei der offenbar, wie bei anderen vom Ektoderm sich ablösenden Organanlagen, eine gewisse Neigung zum Verwachsen der äußeren Oeffnung, mithin zur Abschnürung, besteht. Gegenbaur zufolge durchläuft *Clausilie* eine Zeitlang das Stadium mit innerer Schale, eine Beobachtung, welche Nachprüfung verdient. Soviel sehen

wir, daß die Entstehung der Schale bei den Ichnopoden unsicher, wie zögernd gegenüber jener der Cochlidien vor sich ging. Bei einem Teil der Ichnopoden kam die Tendenz zum Ausdruck, die Larvenschale ins Dauerleben zu übernehmen, aber die Anfangsstadien sind so kümmerlich, daß es auch dem blindesten Anhänger der Selektionstheorie kaum in den Sinn kommen dürfte, diese mißlungenen Erstlingsleistungen als Resultat eines Kampfes ums Dasein hinzustellen, zumal so viele andere marine Nacktschnecken von Anbeginn ihrer Erschaffung an dargetan haben, daß es auch so geht.

Nun muß ich nochmals auf die Unterschiede im Baue der Kiemenhöhle von Cochlidien und Tectibranchien eingehen, wobei ich besonders die höher entwickelten Typen ins Auge fasse. Ich führe hier weiter aus, was ich schon 1891 (op. 99, p. 236) darlegte. Bei Schnecken wie etwa *Cerithium* oder *Pyrula* erhalten wir auf dem Querschnitte durch den Vorderteil der Kiemenhöhle das Figur 8 entsprechende Bild. Links liegt an der unteren Seitenwand der Kiemenhöhle die kammförmige Kieme, darunter die bipinnate Pseudobranchie, das Osphradium. Rechts folgen von oben nach unten oder ventralwärts Niere, Mastdarm, Uterus oder Vas deferens. Die Kiemen- oder Mantelhöhle öffnet sich vorn über dem Nacken, ist ein Trachelom.

Bei den mit Kiemenhöhle (Pleurom) ausgestatteten Steganobranchien kann man nicht sagen, daß die oben erwähnten Organe in der Kiemenhöhle liegen. Immer liegt die Genitalöffnung vor der Kieme, After und Nierenpore hinter und zum Teil unter ihr. Bei *Gasteropteron* liegt die Nierenpore unter, der After hinter der Kieme. Bei *Tethys* (*Aplysia* aut.) liegt die Kieme an der ventralen oder medialen Seite der Niere, also zwischen ihr und Mastdarm. Die Kiemenhöhle ist bei den Cochlidien ein altes, die Anordnung der Organe beherrschendes geräumiges Organ, durch welches Querschnitte ein charakteristisches, leicht zu beschreibendes Bild ergeben. Bei den Steganobranchien werden die hintereinander folgenden Organe nicht auf demselben Querschnitte getroffen. Bei *Umbraculiden* und anderen archaischen Steganobranchien gibt es gar keine Kiemenhöhle; die Kieme liegt frei an der rechten Seite. Bei anderen Familien wird die Einsenkung der Kiemen-

höhle geräumig, aber immer liegt der After hinter, die Genitalöffnung vor der Kieme. Plates Ansicht, daß alle diese Organe in der Kiemenhöhle liegen, kann ich in das, was ich sehe, nicht hineindeuten. Nehmen wir aber einmal an, Plate habe hierin recht, so ist doch das Verhalten des Genitalapparates im Trachelom ein ganz anderes als im Pleurom. In ersterem Falle, bei den Cochliden, öffnen sich bei primitiven Formen die Genitalöffnungen hinten in der Kiemenhöhle, so weit hinten, daß zur Beförderung der Geschlechtsprodukte aus der Wandung des Trachelomes akzessorische Kanäle und Drüsen gebildet werden. Die niederen Cochliden haben im Trachelom keine Leitungswege, diejenigen der höheren werden im Trachelom sekundär gebildet.

Ganz anders bei den Steganobrachien. Auch bei ihnen kommt es zur Bildung sekundärer Leitungswege für das Sperma, es entsteht an der Körperseite die Flimmerrinne. Diese zum Penis leitende, einem vas deferens entsprechende, Rinne kann also nicht mit der Samenrinne resp. dem aus ihr durch Abschnürung entstandenen vas deferens der höheren Taenioglossen oder der Rhachiglossen verglichen werden, denn dieselben sind abgeschnürte Teile des Trachelomes, wogegen bei den Steganobrachien oder auch bei den Branchiopneusten der entsprechende Kanal für die Leitung des Samens der Körperseite, dem Hyponotaecum, entstammt, und in keiner Weise in Beziehung steht zur Kiemenhöhle. Der Uterus der Ichnopoden, ganz allgemein, ist ein Teil des im Inneren des Körpers liegenden komplizierten Genitalapparates, jener der Cochliden entsteht im Trachelom als offene, später mit den Rändern verwachsene Rinne. Daß die Cochliden diözisch, die Ichnopoden monözisch sind, sei nur nebenbei bemerkt.

Es sind genau 30 Jahre her, seit ich diese wichtigen Unterschiede beschrieben habe. Hat man je gehört, daß irgend ein Zoologe sich um diese Tatsachen gekümmert hätte? Ich kann mich irren; — dann ist es geboten, durch sachliche kritische Studien eine andere Darstellung an Stelle der hier geschilderten zu setzen. Wenn man aber fortfährt, ohne auf die Ergebnisse meiner Forschung irgendwie Rücksicht zu nehmen, die Samenrinne der höheren Cochliden der Flimmerrinne der Ichnopoden zu vergleichen, wie das z. B. Hescheler

tut, so muß ich darauf bestehen, daß nur die phylogenetische Forschung im Stande ist, zu entscheiden, ob homolog erscheinende Organe homogenetische oder analoge sind. In dem, was ich hier vorführe, ist nichts von Hypothese oder Spekulation enthalten. Alle diese Tatsachen aber zu ignorieren und fortzufahren mit der spekulativen Konstruktion eines Urmolluskes, oder der Identifizierung von Mantelhöhle, Osphradium usw. unter ganz abweichenden Verhältnissen, kann mir nicht als ein wissenschaftlich gerechtfertigtes Verfahren erscheinen.

9. Die Torsionstheorie.

Das Streben nach mechanischer Erklärung der Chiasstoneurie hat Spengel und Bütschli veranlaßt, diese Kreuzung der Visceralkommissur als Folgen einer Drehung des Körpers darzustellen. After, Nieren, Kiemen hätten demnach bei den symmetrisch gebauten Urgastropoden am hinteren Körperende in einer Mantelbucht, der Kiemenhöhle, gelegen und wären durch eine Drehung von 180° nach vorn in die Nackengegend geschoben worden. Durch diesen Schiebeprozess sei dann die ursprünglich linke Kieme zur rechten geworden und die Schlinge der Visceralkommissur in Form einer 8-Figur überdreht worden. Von anderen Autoren modifiziert und durch die Lehrbücher von Lang-Hescheler, Simroth und Bütschli weiter getragen, wurde diese sonderbare Spekulation zu großer Verbreitung gebracht.

Die von mir ausgesprochenen Zweifel (1891, p. 189) wurden so wenig in Betracht gezogen wie meine eigene Darstellung, der zufolge durch innere Vorgänge, im Zusammenhang mit den Lageveränderungen, wie sie durch die spirale Auftürmung des Eingeweidesackes sich ergeben konnten, eine Verschiebung der Visceralkommissur statt hatte, welche weiterhin durch neu gebildete Nerven fixiert wurde. Für diese Auffassung sprach der Umstand, daß bei den primitiven Typen der Cochliden die Kiemen resp. Ctenidien und Osphradien ebenso wie Herz, Niere, Genitalapparat, Nervensystem auf tiefer Entwicklungsstufe stehen und die Kreuzung der Visceralkommissur noch nicht voll ausgebildet ist, indem die so wesentlichen Pallialganglien oftmals noch fehlen.

Es ist sehr leicht an dem Modelle einer Gummischnecke alles zu verschieben, wie aber soll das bei dem lebenden Tiere geschehen, wo doch ein symmetrischer Spindelmuskel solcher Drehung ein Hindernis entgegensetzt? Bütschli hat an ungleichseitiges Wachstum gedacht, Naef nimmt an, es seien nur die Mittelteile gedreht worden, Heschler meint, die Mantelhöhle habe sich nicht gedreht. Man mag die Sache anpacken wie man will, — die ganze Schieberwirtschaft leidet Schiffbruch, sobald man statt des Modells den komplizierten Organismus berücksichtigt.

Ganz allmählich führte dann die Diskussion des Nervensystemes zu Schlußfolgerungen, welche den Schiebern den Boden entzogen. Untersuchungen von Pelseneer, Thiele, Haller u. a. Forschern ergaben das Resultat, daß den lebenden Zeugobranchien im Paläozoikum andere von primitiverer Organisation vorausgegangen sein mußten, die Prohipidoglossen, welche zwar schon mit spiralig gewundener Schale versehen waren, aber noch kein chistoneures Nervensystem besaßen. Damit war eingeräumt, daß die Chistoneurie innerhalb der zeugobranchen Cochlidien entstanden sein muß, und nicht durch die Aufrollung des Eingeweidesackes und die spirale Windung der Schale entstanden sein kann. Man vergleiche Thiele 1902, p. 321 und 394: „bei den Ausgangspunkten der Gastropoden war die Visceralkommissur nicht gedreht“, und B. Haller 1894, p. 154: „der Prohipidoglosse hat keine Chistoneurie besessen“. Naef (1913, p. 146—156) scheidet Torsion und Asymmetrie, insofern den Gastropoden wohl die Torsion zukomme, die Bellerophonitidae aber symmetrisch, die übrigen Gastropoden asymmetrisch gebaut seien.

Eine weitere Wendung brachten die Beobachtungen über unvollkommene Chistoneurie bei Actaeon und Chilina. Alle Gastropoden, sagt Haller, stammen von Chistoneuren, aber bei den Opisthobranchien und Pulmonaten ging durch Detorsion aus dem chistoneuren Nervensysteme ein orthoneures hervor. Es ist also bei chistoneuren spiralig gedrehten Ichnopoden zu einer Rückbildung der Kreuzung der Visceralschlinge gekommen. Wer sich für diese Spekulation interessiert, möge die Abhandlungen von Naef und von Merker 1913 nachlesen. Er wird sich dann davon überzeugen können, daß die „Auflösung

die Chiastoneurie“ mit und ohne Detorsion gedacht werden kann. Was ich hier feststellen will, ist, daß in der neueren Literatur von Veränderungen in der Drehung der Visceralkommissur die Rede ist, welche von Orthoneurie zur Chiastoneurie und von dieser wieder zum orthoneuren Ausgangspunkt zurückführen, ohne daß damit die Existenz der Spiralschale und der Auftürmung des Eingeweidesackes etwas zu tun hätte. Damit sind wir aber auf dem von mir vertretenen Standpunkte (1891, p. 188) angekommen, wonach die Chiastoneurie der Cochliden sich aus dem orthoneuren Stadium herausgebildet hat, bei den archaischen, also zeugobranchen, lebenden Cochliden, noch nicht beendet ist und gar nichts mit der spiralen Aufrollung von Körper und Schale zu tun hat. Logischerweise müßte die von Spengel auf ganz falschen Voraussetzungen begründete Torsionstheorie nun endlich ad acta gelegt werden. Nervenkreuzungen kommen auch in anderen Tierklassen vor und unabhängig von Drehungen. Wenn die Torsionsschule die linke Kieme der anisobranchen Cochliden als die ursprünglich rechte bezeichnet, so kann sie mit demselben Rechte das von rechts her innervierte linke Auge des Menschen für das ursprünglich rechte erklären.

Der schwächste Punkt dieser nicht auf Tatsachen sondern auf Spekulationen gegründeten Theorie ist die hypothetische Rückdrehung bei den Ichnopoden gewesen. Wer sich mit Systematik und Bau der Ichnopoden befaßt, kann wohl kaum zu anderen Ergebnissen kommen als zu den von mir in bezug auf Entwicklung von Nervensystem, Genitalapparat usw. gewonnenen. Danach ergibt sich als Ausgangspunkt innerhalb der Ichnopoden das wenig differenzierte einfache Nervensystem der Phanerobranchien und der archaischen Tectibranchien. Allmählich treten vom Visceralganglion aus Nerven auf die Visceralkommissur über und in dieser entstehen dann neue Ganglien, die Deuterovisceralganglien. Schließlich ist das ursprüngliche oder Protovisceralganglion, aller Nerven har, zu einem Zentrum geworden, von welchem nur Konnektive und Kommissuren ausgehen, dem Kommissuralganglion. Als archaische Typen haben wir alle diejenigen anzusehen, bei welcher es noch nicht zur Bildung eines Kommissuralganglions gekommen ist, also vom Protovisceralganglion noch alle

Nerven oder ein großer Teil derselben entspringen. Das Protovisceralganglion findet sich erhalten bei allen Nudibranchien, und bei einem Teile der übrigen Ordnungen der Ichnopoden, so bei Siphonaria, Onchidium, Vaginulus, Umbrella, Pleurobranchus, Gasteropteron. Dabei ist zu bemerken, daß auch in anderer Hinsicht diese Gattungen primitive sind, wie zumal bezüglich des Genitalapparates. Bei Umbrella und verwandten Gattungen liegen männliche und weibliche Genitalöffnung nahe zusammen, sind also nicht durch eine Flimmerrinne verbunden. Peronia resp. Onchidium steht den Stammformen der Nephropneusten nahe, Siphonaria wird den Branchiopneusten zugeteilt.

Hier liegen übereinstimmende Ergebnisse vergleichender, das ganze Gebiet beherrschender Studien vor. Wer dieselbe für irrig hält, mag sie sachlich widerlegen, die Art aber, wie von Leuten, welche wenig von Mollusken wissen, diese Ergebnisse auf den Kopf gestellt und durch wüste Spekulationen ersetzt worden sind, ist verwerflich. Da lesen wir, daß Chilina und Paludina Uebergangsformen sein sollen zwischen Cochlidien und Ichnopoden, ebenso Succinea zwischen Nephro- und Branchiopneusten, Acavus waloni wird uns als Helixart vorgeführt usw., . . . sollen wir Schulhefte korrigieren? Wenn uns jemand sagt, die Delfine stammen von Ichthyosauriern ab, oder Afrika sei ein in den Ozean gefallener meteorischer Fremdkörper, so zucken wir die Achsel. Bei den Säugetieren versucht man schon nicht mehr so leicht wie bei den Mollusken rein spekulativ Stammbäume zu konstatieren. Wer die archaischen Ichnopoden durch Detorsion und Degeneration von Cochlidien ableitet, verfährt mit ebenso großer Sachkenntnis und Gewissenhaftigkeit als etwa jemand, welcher Tapire und Rhinocerotidae von den Equiden ableitet.

10. Die Nieren.

Vergebens habe ich mich bemüht, aus den Arbeiten über Coelom und Nephridien gesicherte Ergebnisse der Forschung auszuschälen. Ich vermeide es daher auf dieses Thema einzugehen, muß aber auch gestehen, daß es mir, der ich glaube, eine gründliche Kenntnis vom Bau der Mollusken und zumal

der Gastropoden zu besitzen, ziemlich gleichgültig ist, welche Ergebnisse, zumal aus der Embryologie, in bezug auf diese Themata augenblicklich sich größerer oder geringerer Wertschätzung erfreuen, denn mein Urteil gründet sich auf die Kenntnis der Anatomie und Systematik der Mollusken.

Bei den Arthromalakia sind die Nieren paarige Organe, die Ichnopoden haben ein unpaares Exkretionsorgan, welches bei den archaischen Typen jenem der Planarien ähnelt. Dabei ist natürlich davon abzusehen, daß bei den meisten Plattwürmern ein Gefäßsystem nicht oder nicht mehr besteht, und der Zölomsack durch Parenchym erfüllt worden ist. Bei den Nudibranchien ist in der Regel die Niere dendritisch ausgesponnen. Eine komparative Untersuchung über die Zusammenhänge dieser Nierenform mit der kompakten der meisten Ichnopoden besitzen wir nicht.

Im Gegensatze zu den Ichnopoden haben die Arthromalakia paarige Nieren. In einzelnen Fällen, wie besonders bei den Anisobranchien, wird die rechte Niere rudimentär und verschwindet; vergleicht man aber innerhalb der Cochliden die Modifikationen, so kommt man dazu, die Zeugobranchien mit ihren paarigen Nieren, Gonaden und Kiemen als den Ausgangspunkt zu erkennen und dieser weist auf die Zusammengehörigkeit mit den Muscheln und anderen Arthromalakia hin. In ihrer primitiven Form steht die Niere der Cochliden im Dienste der Entleerung der Genitalprodukte; niemals ist ein solches Verhältnis bei Platymalakia und Platoden vorhanden. Die Angabe, daß die Kieme von Siphonaria paarig angelegt sei, hat sich nicht bestätigt, nur haben die bezüglichen Untersuchungen von Haller und Köhler gezeigt, daß diese Niere primitiver Branchiopneusten sich ungezwungen jener der Phanerobranchien anschließt.

II. Der Genitalapparat.

Auch in dieser Hinsicht besteht keine Gemeinsamkeit in der Organisation der Mollusken, vielmehr ein enormer Gegensatz zwischen Arthro- und Platymalakia.

Bei allen Arthromalakia gibt es paarige Nieren und paarige Gonaden oder Genitalorgane. Bei denjenigen Formen, welche

wir als archaische anzusehen haben, werden die Genitalprodukte durch die Nieren entleert. Bei den Docoglossen sowie bei *Haliotis* unter den zeugobranchen Cochliden verwachsen zur Zeit der Geschlechtsreife die Geschlechtsdrüsen mit den Nieren und entleeren in und durch diese ihre Produkte nach außen. Bei *Fissurella* ist die rechte Niere groß, die linke klein. Erstere verschwindet bei den höheren Cochliden. Bei *Fissurella* und anderen niederen Cochliden öffnet sich das Genitalorgan mit einer bleibenden Oeffnung in die Niere. Bei den höheren Rhipidoglossen und allen Anisobranchien öffnen sich Geschlechtsorgane und Niere gesondert nach außen. Ueber das Verhältnis von Genitalorgan und Niere bei den Muscheln habe ich schon 1877 genaue Angaben gemacht. Bei den archaischen Gattungen öffnen sich die Geschlechtsdrüsen durch Papillen in die Nieren resp. die sogenannten Bojanus'schen Organe. So bei *Nuculana*, *Yoldia*, *Avicula*, *Margaritifera*, *Pecten*, *Spondylus* und einigen *Mytilus*. Bei anderen Arten von *Mytilus* münden beide Organe auf einer großen Papille. Die höher stehenden Muscheln haben beide Organe gesondert, auch in der Ausmündung:

Bei den Scaphopoden sind zwei Nieren vorhanden, von denen nur die rechte in Beziehung zur Genitaldrüse steht. Die Gattung *Chiton* ist schon in der Trennung der Papillen auf eine höhere Stufe gelangt als es sonst der Organisation der Amphineuren entspricht. Auch die Cephalopoden schließen sich diesen behandelten Mollusken an.

Ich gehe hier auf die Streitfragen, welche sich um die verschiedenen Formen der Zölontheorie dreht, nicht ein. Im allgemeinen wird es wohl zutreffen, wenn wir den Artäromalakia ein wohl entwickeltes Zölon zuschreiben, welches mehr oder minder große Modifikationen erleidet, sich aber immer um das Herz als Pericardium enthält und an dieser Stelle durch den Kommunikationsgang zur Niere mit der Außenwelt in Verbindung steht.

Die Tatsachen und Vergleiche, welche ich 1877 in meiner Arbeit über die Niere der Mollusken zusammenstellte, sind allgemein weiter benutzt, ergänzt und bestätigt worden, freilich ohne Nennung meines Namens. Wir dürfen aus ihnen als allgemeines Ergebnis den Schluß ziehen, zu dem ich durch

die Arbeiten von 1871 und 1891 gelangte, den nämlich, daß alle Arthromalakia ursprünglich paarig angelegte Gonaden hatten ohne eigene Ausführgänge, daß die Geschlechtsprodukte zuerst durch die Niere entleert wurden und daß dann in den verschiedenen Klassen unabhängig sich die Trennung von Genitalgang und Niere vollzog. Alle diese primitiven Mollusken schließen sich folglich den Chaetopoden und Anneliden an in bezug auf ihre paarigen ausführlösen Gonaden und die Entleerung der Geschlechtsprodukte durch die Niere.

Total anders verhalten sich die Ichnopoden, welche niemals paarige Gonaden besitzen, sondern einen komplizierten hermaphroditischen Genitalapparat, welcher in seiner Anlage jenem der Plattwürmer entspricht. Die Zwitterdrüse, in welcher Ei und Sperma bald nebeneinander, bald in gesonderten Follikeln entstehen, entleert die Genitalprodukte durch einen komplizierten Ausführgang, welchem Dotterstöcke und Samenblasen anhängen. Was ich über die Gestaltung des Ausführganges (monaul, diaul, triaul) und des Penis (pyxicaul oder eremocaul) mitgeteilt habe, ist jetzt allgemein bekannt und soll nicht wiederholt werden. Was auf diesem Gebiete noch Not tut, ist die organogenetische Verfolgung der Genitalgänge und des Penis durch erneute embryologische Untersuchung, zumal um festzustellen, ob das triaule Stadium in der Entwicklung der Nephropneusten regelmäßig wiederholt wird.

Zwischen dem unpaaren Genitalapparate der Ichnopoden und dem paarigen der Arthromalakia klafft eine unüberbrückbare Kluft. Bei den Cochliden erhält sich in den höheren Formen nur eine Gonade und entstehen in der Mantelhöhle uterus, vas deferens, Anhangsdrüsen, aber in ganz anderer Weise als bei den Ichnopoden, deren Genitalapparat ganz unabhängig von der Mantelhöhle sich aufbaut.

12. Die Phylogenie der Mollusken.

Der erste auf Grund der Evolutionslehre und als Frucht genauer Vertrautheit mit dem Gegenstande entstandene Versuch einer Stammesgeschichte der Mollusken war der 1876 von mir veröffentlichte. Was daran Verfehltes war, habe ich schon im Vorausgehenden unumwunden eingeräumt, aber

aus der Beseitigung einzelner Mängel, wie solche jedem derartigen Unternehmen hätten anhaften müssen, folgt nicht, daß der ganze Versuch mißlungen gewesen wäre. Im Gegenteil habe ich die Entwicklungswege vieler der wichtigeren Organe definitiv dargetan. Die Kritik hat sich darin gefallen, einzelne Irrtümer zu berichtigen, dann aber die ganze Arbeit totzuschweigen. Daran hat sie unrecht gehandelt und unklug, denn Probleme wurden durch Ignorieren nicht aus der Welt geschafft.

Ich bleibe nach erneuter gewissenhafter Nachprüfung dabei, daß ich seit fast 50 Jahren, meiner Zeit weit voraus, die Stammesgeschichte der Mollusken im Wesentlichen richtig geschildert habe. Der Schnitt, den ich durch die Gastropoden getan, ist nicht ein Ergebnis subjektiver Ueberzeugung, eine Ansicht, welche man annehmen oder bekämpfen kann, er ist die Erkenntnis von etwas, das besteht.

Daß ich mit meiner Darstellung nicht durchgedrungen bin, bedauere ich, kann aber an meiner Meinung nichts ändern, — die kommende Generation wird mir recht geben. Zwei Gründe sind es, welche mich zu dieser Ueberzeugung berechtigen: 1. die gründliche Kenntnis der Nudibranchien und primitiven Tectibranchien, d. h. der maßgebenden archaischen Ichnopoden und 2. das Bewußtsein, daß der von mir eingeschlagene Weg der organogenetischen Detailforschung der richtige für die stammesgeschichtliche Forschung ist, und daß die Bestrebungen zur Konstruktion des „Urmolluskes“ versagt haben und durch die Untauglichkeit der verwandten Methode zum Scheitern unweigerlich verdammt waren.

Schon im ersten Abschnitte habe ich die Mängel der üblichen Behandlung der vergleichenden Anatomie dargetan, so daß ich hier nur kurz auf den Gegenstand zurückkomme. Unternimmt man es, wie das geschehen ist, aus den von der Morphologie gebotenen Tatsachen ein „Urmollusk“ zu konstruieren, so ist das ein absolut unlogisches Vorgehen, denn es hat die Einheit des Molluskentypus zur Voraussetzung, welche doch gerade geprüft werden soll. Für die Würmer hat man längst eine Zerlegung in verschiedene Phylen als nötig anerkannt, warum will man den Mollusken gegenüber hartnäckig die veraltete Anschauung festhalten? In welchem an-

deren Zweig der Wissenschaft würde man ein derartiges Verfahren billigen, d. h. die schematische Konstruktion einer Urform? Nehmen wir z. B. den Fall an, aus einem Gräberfelde würden 20 menschliche Schädel ausgegraben, von denen 10 Dolichocephale oder Langschädel mit einem Längenbreiten-Index von 60, die anderen Brachycephale mit einem solchen von 80 wären. Wenn nun ein Anthropologe alle zwanzig gleichermaßen vermessen und uns belehren wollte, es handle sich um mesozepnale Schädel mit einem Durchschnittsindex von 70, so würde er ebenso falsch vorgehen wie die Zoologen, welche das „Urmollusk“ konstruieren. Ich habe beim Studium der neueren Molluskenliteratur nur einen Kollegen angetroffen, welcher den von mir eingeschlagenen Weg zu dem seinen gemacht hat, Thiele, welcher jedoch meine Arbeiten nicht in Betracht gezogen und von der Torsionstheorie der Gastropoden sich nicht hat frei machen können.

Meine Darlegungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Arthromalakia haben keine wesentliche Veränderung erlitten. Ich habe es vermieden, auf die Beziehungen der Anneliden und verwandten Würmern näher einzugehen, weil mir auf dem Gebiete eigene Erfahrungen nicht zu Gebote stehen. Die Chaetognathen habe ich schon 1891 in den Bereich der den Arthromalakia verwandten Würmer gezogen. Später hat R. P. Günther diese Beziehungen geltend gemacht, sie aber für direktere gehalten, als das möglich erscheint. Es ist ein besonderes Verdienst von Thiele, die Anneliden und die ihnen näher stehenden Gruppen von Würmern hinsichtlich ihres Baues eingehend mit jenem der Mollusken verglichen zu haben. Trotzdem betont auch Thiele die Verwandtschaft der Turbellarien mit den Stammformen der Mollusken, ohne sich aber des Gegensatzes der Ichnopoden mit den Cochliden bewußt zu werden.

Einen bemerkenswert radikalen Neuerungsversuch hat A. Giard gemacht, indem er die Mollusken mit den Anneliden, Brachiopoden und Bryzoen zu einem Phylum der Gymnotoca vereinte. Dabei ist den Beziehungen der Nudibranchien zu den Turbellarien keine Rechnung getragen. Bei anderen Autoren sind die Mollusken als Einheit erhalten, die Würmer aber in drei Phylen zerlegt.

Die Arthromalakia umfassen somit alle Mollusken, bei welchen Nieren und Gonaden ursprünglich doppelt angelegt sind und die Geschlechtsprodukte durch die Nieren nach außen geschafft werden. Es ist nicht ein gleichartiger Bau, sondern die morphogenetische Uebereinstimmung, welche die Zusammengehörigkeit der mit einander verwandten Organismen dartut. Sie weist hier auf einen möglichen Zusammenhang mit den annulaten Würmern hin. Eine solche Verwandtschaft faßt aber nicht polychaete oder oligochaete Würmer ins Auge, sondern atypische archaische Formen. Vor allem muß man die Idee außer acht lassen, als ob bei den archaischen Mollusken Reste einer ehemaligen Segmentierung zu finden seien. An die Anneliden erinnern die Nieren der Cochlidien, weil sie gewissermaßen ein Paar von Segmentorganen darstellen, deren Funktion neben der excretorischen auch in der Abfuhr der Genitalprodukte besteht. Wie das Segmentorgan hat auch die Niere der Arthromalakia außer der äußeren Oeffnung eine innere, in das Zölom gerichtete, von dem bei den meisten Mollusken das Perikardium einen integrierenden Bestandteil repräsentiert. Auch das Strickleitersystem von Amphineuren und niederen Cochlidien erinnert an die bei Anneliden bestehenden Verhältnisse, darf aber nicht als Rest einer früheren Segmentierung gedeutet werden, schon deshalb nicht, weil ähnliche Verhältnisse auch bei Turbellarien angetroffen werden. In bezug auf die in Betracht kommenden Würmergruppen Polygordius, Gordius usw. verweise ich auf die Darstellung bei Thiele. In einigen Fragen, Niere und Leibeshöhle betreffend, stimmen wir nicht überein, es sind das aber Punkte von minder wesentlicher Bedeutung. Hier möchte ich zweifelhafte oder strittige Punkte nicht diskutieren, auch auf die Beziehungen zu den Würmern nicht des näheren eingehen, es kommt mir nur darauf an, die Beziehungen der verschiedenen Klassen der Mollusken untereinander zu beleuchten.

Was nun die Platymalakia betrifft, so sind ganz offenbar die Pteropoden und Pulmonaten extrem modifizierte Ausläufer. Die primitiven Formen waren marine Zwitterschnecken ohne oder mit wenig entwickelter Schale. Sowohl bei den verschiedenen „Pulmonaten“ als auch bei den Tectibranchien haben aber die archaischen Formen die Protoganglienmasse

wohl erhalten, sei es einfach oder unter Abgrenzung der drei typischen Ganglienpaare. Augen und Gehörorgane liegen anfangs der Hirnmasse auf, trennen sich erst allmählich von ihr ab. Die vielen gesonderten Schlundkommissuren liegen anfangs zusammen; zuerst sondert sich von ihnen die viscerele ab. Wenn wir von den Ganglien der Mundmasse und ihren Commissuren resp. Konnektiven absehen, so haben wir es bei typischer Ausbildung mit 4 einfachen Schlundringen zu tun, wogegen bei Cochlidien niemals diese Stufe erhalten ist, überhaupt nicht bei Mollusken und Würmern. Daß hierin sowie in der Lage der Sinnesorgane und der einheitlichen oder nur andeutungsweise gegliederten Protoganglienmasse primitive Verhältnisse vorliegen, habe ich schon erörtert. Und daß diese Verhältnisse wirklich primitive sind, beweist uns ihre Existenz gerade bei den tiefstehenden Formen. So z. B. finden wir es bei den Pleurobranchien, welche durch Kieme und Schale den Tectibranchien, durch Nervensystem und Genitalapparat den Phanerobranchien sich anschließen. Auch Umbrella, Tylo-dina, Pelta sind typische Tectibranchien, den Phanerobranchien noch nahestehend, ähnlich wie Peronia unter den Nephropneusten.

Wir kennen bei den Cochlidien archaische Formen, aber keinerlei Uebergangsglieder. Solche systematisch schwer zu beurteilende und von den verschiedenen Bearbeitern ungleich untergebrachte Zwischenformen besitzen wir dagegen bei den Nudibranchien in reichlichem Maße. Das gilt insbesondere für die Uebergänge zwischen Phanerobranchien und Tectibranchien, sowie zwischen Sacoglossa und Tectibranchien. Sie ermöglichen es vollkommen, die Entwicklungsreihen der verschiedenen Ordnungen zu beurteilen. Man hat sich vorgestellt, daß die Protoganglienmasse eine sekundäre Konzentration erfahren habe, am Ende statt am Anfange des ganzen Entwicklungsprozesses stehe. Ich habe daher im Vorausgehenden die Konzentrationserscheinungen bei den Ichnopoden erörtert und nachgewiesen, daß die von der Hirnoberfläche einmal abgerückten Augen immer ihre zweckmäßigere Lage am Kopfe, neben oder am Tentakel behalten, die Gehörorgane oder Otocysten diejenige im Fuße, nahe am Pedalganglion. Wo in dem Bereiche der Visceralkommissur Fußarterien sich ein-

senkten, bleiben sie auch in ihrer Lage zu den Nervenzentren erhalten, wenn die Ganglien sich auf einen Knäuel zusammenschieben. Wo terrestrische Nacktschnecken, von schalentragenden abstammend, die Schale verlieren, vermögen wir den früheren Zustand noch am Schalenmuskel nachzuweisen. Der kritischen Prüfung fehlt es nicht an Kennzeichen, um Anfangs- und Endglieder von einander zu unterscheiden. Eher noch, als daß man die Phanerobranchien von chlastoneuren Cochlidien abzuleiten unternimmt, kann man die Haie von den Rochen abstammen lassen! Wenn man dennoch die Nudibranchien als degenerierte Endstadien gedeutet hat, so ist das nur durch Unkenntnis oder durch leichtfertige Ignorierung der maßgebenden Tatsachenreihen möglich gewesen.

Ich verweise hier noch auf meine Ergebnisse bezüglich der vergleichenden Anatomie des Genitalapparates. Auch er liefert untrügliche Hilfsmittel zur Scheidung einfacher und hoch vorgeschrittener Organisationsstufen. Diese Ergebnisse sind nicht zusammengerafft und hineingedeutelt, sondern das Ergebnis einer enormen Summe von wertvollen anatomischen und zoologischen Studien zahlreicher Autoren. Die Phanerobranchien liefern den Schlüssel zum Verständnis der Organisation und des Systemes der Ichnopoden.

Wollen wir in ähnlicher Weise wie bei den Cochlidien die verwandtschaftlichen Beziehungen der Ichnopoden zu anderen zölomaten Tieren prüfen, so drängt sich uns der Vergleich mit den Turbellarien auf. Daß sie keinen Enddarm haben und kein Gefäßsystem, verbietet eine direkte Ableitung, nicht aber den Vergleich. Beide mögen gleicher Wurzel entstammen. Während bei den Turbellarien die Anfänge des Gefäßsystemes unterdrückt, das Zölom mit Parenchym durchsetzt und erfüllt wurde, bildeten sich diese Organe bei den Ichnopoden ähnlich aus wie bei den Cochlidien.

Die Aehnlichkeit zwischen Turbellarien und Nudibranchien ist schon äußerlich eine große. In das den Körper überziehende Flimmerepithel sind bei beiden Rhabditen und Cnidoblasten eingefügt. Man trifft sie an in den Papillen der Aeolidien sowie im Mantelrande von Pleurophyllidia. Ich habe bei Hescheler die Angabe gefunden, daß die Nesselkapseln der Aeolidien dem Entoderm entstammen. Das stimmt nicht zu

meinen Erfahrungen, welche ich leider nie ausführlich veröffentlicht habe. Ich verweise darüber auf meine Darstellung im Zoolog. Anzeiger II, 1879, p. 136—138. Erwähnen möchte ich hier aber, daß bei einigen Formen, wie z. B. bei der Gattung *Embletonia* weit offene Nesselsäcke sich an der Spitze der Rückenpapillen befinden, welche nie einen Zusammenhang mit dem in der Achse der Papille verlaufenden Leberschlauche gewinnen. Das ist die Vorstufe, welche vermutlich auch ontogenetisch bei *Aeolidia* durchlaufen wird, und welcher erst später die Kommunikation der sich berührenden und mit einander verwachsenen Teile nachfolgt. Erwähnt sei hier noch, daß auch bei Turbellarien Rückenpapillen vorkommen; bei *Thysanozoon* treten auch Darmäste in sie ein, wie bei *Aeolidien*. Die Protoganglienmasse der *Phanerobranchien* entspricht ganz jener der *Turbellarien*, eine Schlundkommissur umfaßt nach unten den Oesophagus, Augen und Otocysten liegen dem Gehirn dorsal auf. Das Wassergefäßsystem der *Turbellarien* entspricht der verästelten Niere der *Phanerobranchien*, der hermoproditische Genitalapparat hat in beiden Gruppen viele Modifikationen aufzuweisen, besteht aber in beiden Fällen aus männlichen und weiblichen Keimdrüsen, Dotterstöcken und Anhangsorganen. Im allgemeinen ist die Zwitterdrüse der *Ichnopoden* ein einheitliches Organ, bei den *Aeolidiiden* kommen aber auch völlig getrennte männliche und weibliche Geschlechtsfollikel vor. Die verästelte Leber der *Phanerobranchien* entspricht gut jener der *Tricladen* und bei den archaischen *Nephropneusten* sind neben der Hauptleber noch die zwei vorderen kleineren erhalten.

Wir kennen keine anderen Evertibraten, welche so viele Vergleichungspunkte zu den *Phanerobranchien* bieten als die *Turbellarien*. Ein fragliches *Turbellar*, welches oft mit den *Nudibranchien* verglichen wurde, ist die Gattung *Rhodope*. Bergh sagt über sie: eine *Nudibranchie* ist sie nicht, aber ihr gründlichster Kenner Böhmig sagt: ein *Turbellar* ist sie nicht. Wir dürfen erwarten, daß eine ausgiebige Erforschung mariner Tropenfaunen uns noch weitere ähnliche Rätsel zu lösen aufgeben wird. Böhmigs Vorschlag, die *Protocochliden* auf die Gattung *Rhodope* zu beschränken, scheint mir der Sachlage nach am ehesten gerecht zu werden. Mat hat großen Wert

dem Umstande beigemessen, daß die Larve von Rhodope keine Schale besitzt. Ich erinnere aber daran, daß unter den im Aeüßeren ganz turbellarienartigen Limapontiidae die Gattung *Cenia* ebenfalls keine Larvenschale besitzt. Will man sie darum von den Ichnopoden abtrennen? Bis jetzt hat niemand das fertig gebracht.

Wir kennen zurzeit weder die Stammformen der *Platy*-, noch jene der *Arthromalakia*. Ich möchte mich dagegen verwahren, als ob ich die angedeuteten Verwandtschaftsbeziehungen als unmittelbare, direkte ansehe. Die Spaltung der Mollusken setzt sich auf jene der Würmer fort. Als ich von *Arthro*- und *Platyscoleiden* sprach (1891, p. 194), war die Zerlegung der Würmer in mehrere Phylen noch nicht durchgeführt. Es liegt mir daran, jetzt meine Auffassung näher zu präzisieren, welche auch bezüglich der Würmer sich Beachtung erzwingen wird.

Uebergangsglieder zwischen Mollusken und Würmern kenne ich heute so wenig, als ich sie 1876 konnte. Es gehört eine viel gründlichere Kenntnis von Würmern und Molluscoideen dazu, als sie mir zu Gebote steht, um solchen Fragen näherzutreten. Weniger als je fühle ich mich imstande, spezielle Angaben in dieser Hinsicht zu machen. Die Frage der sekundären Leibeshöhle und der verschiedenen Zöломarten, die morphologische Bedeutung der verschiedenen Nephridiumformen, die Beziehung larvaler Nephridien zu dauernden Organen anderer Gruppen, die Entstehung des Gefäßsystemes, — das alles sind viel und fast immer abweichend erörterte Fragen komplizierter Art, welche noch weit davon entfernt scheinen, für spruchreif gelten zu können. Das alles erschwert das Urteil über die Vergleichungspunkte zwischen Würmern und Mollusken.

Immer aufs Neue drängt sich der Gedanke auf, ob nicht die zwei Stämme der Gastropoden doch schließlich nur auf ähnliche Wurmtypen zurückgehen können, wie das z. B. auch Simroth ausgesprochen hat. Am ehesten würde dann der Vergleich mit den Annulaten aufzugeben sein. Wenn ich *Cochliden* und verwandte Klassen *Arthromalakia* nannte, so wollte ich damit auf die Vorstufe zur Segmentierung hinweisen, wie sie im Nervensysteme von Annulaten und Arthropoden den

Ausgangspunkt gebildet haben muß. Dazu kamen Uebereinstimmungen im Urogenitalapparate, offene Grubenaugen und andere Merkmale. Vieles davon hat aber für uns heute nicht mehr die Bedeutung wie früher. Oueranastomosen zwischen pedalen Längsnerven kommen auch bei Plathelminthen vor, die Entstehung von Genitalprodukten im Zölomsack und deren Transport nach außen durch Nephridien wird auch bei Molluscoideen beobachtet, bei denen auch Analoga der larvalen Schalendrüse sich finden.

In bezug auf das Nervensystem können wir uns Zwischenformen zwischen Amphineuren und Turbellarien wohl vorstellen, — nicht aber in bezug auf den Genitalapparat. Die paarigen Gonaden der Arthromalakia und die primitive Entleerung ihrer Produkte durch Nephridien sind Verhältnisse, welche mit dem komplizierten hermaphroditischen Genitalapparate der Ichnopoden und den davon jederzeit unabhängigen Nephridien der Platymalakia nicht in Verbindung zu setzen sind.

So müssen wir unsre derzeitige Unwissenheit einräumen, welche nicht durch Spekulation, sondern nur durch glückliche planvolle morphologische Forschung im Laufe der Zeit verringert werden kann. Wer aber heute noch eine Klasse der Gastropoden aufrecht erhalten will, der erkennt die Sachlage vollkommen. Manche gemeinsame Züge, wie Schalendrüse und Larvenschale, sowie das Pericardium und seine Nephridialöffnung erwecken uns die Hoffnung, daß die gähnende Kluft zwischen den beiden großen Unterphylen der Mollusken in befriedigender Weise überbrückt werden könne, um aber diese Kluft nicht zu sehen und fortzufahren ein Urmollusk zu konstruieren, müßte man blind sein.

In bezug auf die Weiterführung der hier besprochenen phylogenetischen Studien wird es nicht ohne Nutzen sein, hier noch einer von mir gemachten Erfahrung zu gedenken. Danach ist einerseits die vergleichend anatomische, andererseits die systematische Durcharbeitung rezenter und fossiler Vertreter der einzelnen Gruppen von hervorragender Bedeutung, dagegen von sehr geringer die Embryologie, das große verführerische Irrlicht phylogenetischer Forschung. Es gibt unzweifelhaft Fälle, in welchen die Ontogenie unerwartete Auf-

schlüsse liefert, wie etwa in bezug auf die Anteilnahme der Cerebraltuben an der Entstehung des Gehirnes, im allgemeinen aber findet, besonders in topographischer Hinsicht, eine Abkürzung der Vererbung statt. Wenn bei *Helix* und anderen Ichnopoden die Hauptzentren des Nervensystemes sich da anlegen, wo sie auch später bei dem erwachsenen Tiere liegen, so ist das eine sekundäre Anpassung, ein zenogenetischer Vorgang im Sinne von Haeckel. Wenn bei höheren Cochlidien embryonal die Form des offenen Grubenauges der archaischen Formen durchlaufen wird, so ist das ein wertvolles Ergebnis, welches aber auch auf anatomischem Wege zu erlangen gewesen wäre, die Augen der Ichnopoden aber sind ursprünglich, wie jene der Turbellarien, pigmentierte Teile der Sinnesplatte und ihre Entstehung wird durch die Embryologie vermutlich eher verschleiert als aufgeklärt. Verschwindend gering ist die Zahl der Fälle, in welchen die Embryologie uns Hinweise auf den phylogenetischen Entwicklungsgang gibt, welche uns ohne deren Beihilfe unbekannt geblieben wären.

Zum Schlusse mögen hier noch einige Worte folgen über die Entwicklungslinien innerhalb der Ichnopoden. Wenn wir bei den verschiedenen Organsystemen die Entwicklungsrichtung verfolgen, so werden wir auf drei Hauptreihen geführt. Die eine ist diejenige der Phanerobranchien. Wir kennen keine Würmergruppen, denen wir sie speziell anschließen können, finden aber die meisten Beziehungen zu den Turbellarien, zumal den Tricladen. Vermutlich leiten sich von den Phanerobranchien die *Protriauula* ab und die Nephropneusten.

Eine zweite Linie bilden die Sacoglossen, bei welchen das zentrale Nervensystem nicht die zahlreichen Kommissuren der Phanerobranchien hat. Eine Vorstufe derselben mag *Rhodope* sein, wo eine dorsale zerebrale Ganglienmasse mit einer subpharyngealen zu einem Schlundringe verknüpft ist. Die Sacoglossen haben einen triaulen Genitalapparat und verbinden gewissermaßen durch die Oxynoiden die nackten Gattungen mit den beschalten der Steganobranchien. Die Stellung der Oxynoiden ist keine klar überschaubare. Meines Erachtens aber müssen wir daran festhalten, daß die Stammformen der monaulen Steganobranchien nicht triaule Sacoglossen gewesen sein können.

Eine dritte Entwicklungslinie endlich ist in den archaischen Steganobranchien gegeben, den Peltiden und Umbraculidae. Aeüßerlich stehen sich Rhodope, Limapontia, Elysia und Pelta alle nahe. Die Unterschiede in der Organisation sind zum Teil bedeutend, es wird Sache weiterer Studien sein, den etwaigen Zusammenhängen nachzuspüren.

Daß die Nephropneusten mit den Phanerobranchien und Protrianula in Zusammenhang stehen, scheint mir zweifellos. Etwas schwieriger stellt sich das Verhältnis der Branchiopneusten zu den Steganobranchien heraus. Wir stehen aber noch im Beginne der bezüglichlichen Arbeit.

Es ist mir eine besondere Genugtuung, mich in der hohen Einschätzung der marinen Nacktschnecken als Wegweiser für die genetische Ableitung der Ichnopoden von Plattwürmern in Einklang zu wissen mit meinem großen Meister und Lehrer, Rudolf Leuckart, welcher in der Arbeit über Morphologie der wirbellosen Tiere 1848 die Nudibranchien als Ausgangspunkt der Gastropoden ansah, bei denen die Schale nur Larvenorgan ist, wogegen bei den übrigen „die Conchylië nicht verloren geht, sondern bleibt und an Festigkeit und Größe zunimmt“. Auch darin war Leuckart seiner Zeit weit voraus, daß er Homologie nur als gegeben hinnahm bei gleichem Ursprunge. „Eine gleiche Form“, sagte er, „kann eine sehr verschiedene Bedeutung haben und auf dem differentesten Wege entstanden sein. Nur die Kenntniss der Entwicklung darf hier uns leiten.“

Wer denkend über Molluskenmorphologie arbeitet und den phylogenetischen Problemen auf den Grund zu kommen strebt, ist erstaunt von der enormen Verbreitung der Konvergenz. Nicht nur bei Cochlidien vermochte ich die Entstehung eines geschlossenen Samenleiters aus einer Rinne nachzuweisen, auch bei den Ichnopoden tritt uns der gleiche Prozeß entgegen bei Onchidiiden, Vaginuliden, Auriculiden, Lymnaeiden und Planorbiden. Man will nicht glauben, daß unter dem Namen der Gastropoden zwei konvergente Gruppen der Mollusken zusammengefaßt werden, und kann doch die Augen nicht vor der Tatsache verschließen, daß Pedal- und Pleuralganglion der beiden zusammen geworfenen Gruppen gleich im Bau und ganz verschieden ihrem Ur-

sprunge nach sind. Das Gespenst des „Urmolluskes“ hat den Blick der Fachgenossen verschleiert. Fällt die Binde, so werden sie ohne Zweifel auf die hier betretenen Wege gelangen.

13. Das System der Mollusken.

Zwei wesentliche Ergebnisse meiner Forschung sind es, welche dem herrschenden Systeme entgegenstehen, der Nachweis, daß die Gastropoden eine unnatürliche Klasse darstellen, und daß es ebenso steht um die Pulmonaten. Dieser Gegensatz ist in der Arbeitsmethode begründet. Auf der einen Seite die vorgefaßte Meinung von der natürlichen Einheit des Molluskentypus und die Ermittlung der Eigenschaften des Urmolluskes, auf der anderen die Kleinarbeit vergleichender Art innerhalb beschränkter Gruppen des Systemes zwecks Ermittlung der Entwicklungsrichtung, der phylogenetischen Linien. Sind diese gefunden, so kennt man die Ausgangspunkte und kann prüfen, ob und wo Zusammenhänge gegeben sind. Auf diesem Wege können am Stammbaume die Verbindungen der Zweige mit einem Hauptaste aufgedeckt werden, im anderen Falle verbindet man die Spitzen der Zweige zu einer vermeintlichen Einheit.

Spengel und Simroth haben mir gegenüber vor der Scheidung von Gleichartigem innerhalb desselben Typus gewarnt. Für beide Forscher ist also beispielsweise das Pedalganglion von *Paludina* und *Lymnaea* identisch. In Wirklichkeit ist das Pedalganglion der Cochliden hervorgegangen aus der Verschmelzung der durch Querkommissuren verbundenen primären Pedalstränge der primitiven Rhipidoglossen, jenes der Branchiopneusten aber stellt einen in den Fuß verlegten Teil der über dem Schlunde gelegenen Protoganglienmasse dar, wobei sich zwei von den vier ursprünglichen Schlundkommissuren die pedale und die subcerebrale erhalten. Simroth vergleicht diese beiden Kommissuren dem gegliederten Bauchmarke segmentierter Würmer und meint, „daß wenigstens zwei Metameren sich in den Pedalganglien der Pulmonaten durchweg unterscheiden lassen.“ In Wahrheit weisen diese beiden Kommissuren auf die Verwandtschaft mit Nudibranchien und Platt-

würmern hin. Was helfen uns nur in der Wissenschaft solche Spekulationen, die nur irreführen, wo uns doch gesunde, der Phylogenie auf den Grund gehende Untersuchungen, die Wahrheit offenbaren. Muß man da nicht mit Mephisto ausrufen:

Ich sag es dir: ein Kerl, der spekuliert,
Ist wie ein Tier auf dürrer Heide,
Von einem bösen Geist im Kreis herumgeführt,
Und rings umher liegt schöne grüne Weide.

Wenn zwei scheinbar gleiche Oelgemälde durch Röntgenanalyse als Original und Fälschung dargetan werden, so ist der Fall erledigt. In bezug auf das Nervensystem der Mollusken hat die Analyse längst Klarheit geschaffen und doch erhalten sich die alten Irrtümer wie eine ewige Krankheit. Einmal aber wird auch für die Mollusken Wandel kommen. Nach allem, was ich über das Nervensystem und andere Organe der „Mollusken“ festgestellt habe war ich vollkommen berechtigt (op. 117, 1892, p. 4, 17), hinzuweisen „auf die Unmöglichkeit, aus der Identität der Organisation auf die Identität des Ursprunges zu schließen.“

Als wesentlichstes Resultat meiner Prüfung der zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie der Mollusken vorliegenden Tatsachen ergibt sich nun die Richtigkeit meiner Darlegung, wonach die Mollusken ihrem Ursprunge nach in zwei Gruppen zerfallen. Bei der einen liegt dem Baue des Zentralnervensystemes ein Schlundring mit vier primären ganglionären Längsstämmen zugrunde, von denen die pedalen durch Querkommissuren verknüpft sind; Nieren und Gonaden sind doppelt angelegt, die Entleerung der Geschlechtsprodukte erfolgt durch Vermittlung der Nieren ins Wasser. Bei der zweiten Gruppe ist der Ausgangspunkt beim Nervensysteme die über dem Schlunde liegende Protoganglienmasse, welcher Augen und Otocysten aufliegen und deren anfangs einfache Schlundkommissur in vier zerfällt, während aus der Ganglienmasse je drei Zentren jederseits hervorgehen. Nieren und Gonaden sind einfach, nie werden die Geschlechtsprodukte ins Wasser entleert, da stets zur Begattung ein Penis ausgebildet ist. Der Genitalapparat ist hermaphroditisch.

Wenn nun z. B. Haller um die Einheit der Mollusken zu retten versichert, nichts stehe der Annahme entgegen, wonach

sämtliche Mollusken von einer chitonartigen Urform abstammen, so ist das vollkommen unrichtig, weil die Urform der Ichnopoden nicht an Amphineuren, sondern an Plattwürmer anknüpft. Andere sagen, das Vorkommen von Sinnesorganen an der Mantelhöhle bewaise die Einheit der Gastropoden. So leicht ist es doch nicht mit einem einzelnen Einwurfe die gesamte vergleichende Anatomie der Mollusken über den Haufen zu werfen. Dazu kommt, daß das Osphradium der Cochliden ein äußeres Sinnesorgan ist, welches von einem Ganglion der entgegengesetzten Seite, also heteropleur, innerviert wird, wogegen das Lacaze'sche Organ der Branchiopneusten, durch Einstülpung entstanden, homopleur innerviert wird. Außerdem ist die Mantelhöhle der Cochliden, das Trachelom, nicht homolog dem Pleurome der Ichnopoden. Ich protestiere gegen leichtfertige Vergleiche, gegen Verdrehung der Entwicklungsrichtungen und völliges Ignorieren aller entgegenstehenden Tatsachen, und verlange gegen Arbeit wieder Arbeit und nicht Spekulation.

Wie kann man konvergente Erscheinungen wie etwa Pleural- und Kommissuralganglien zusammenwerfen? Verschieden entstandene Dinge in verschiedenen Gruppen des Systemes erheischen differente Bezeichnungen. Ist meine Darstellung falsch, so weise man es sachlich nach, ist sie richtig, so müssen auch aus ihr die Konsequenzen gezogen werden.

Man hat gelegentlich gesagt, meine Phanerobranchien entsprächen den Nudibranchien von Cuvier. Letztere umfassen außer jenen noch die Protriaula und Sacoglossa, während andererseits die Inferobranchia von Cuvier auf Phanerobranchia und Triaula zu verteilen sind. Aehnlich steht es mit den Tectibranchia Cuviers, welche nur zum Teil den Steganobranchia entsprechen. Richtig ist, daß Branchiopneusta und Nephropneusta den Pulmonata basommatophora und stylommatophora gleichwertig sind, man kann aber diese Termini nur beibehalten, wenn man eine Klasse der Pulmonata für begründet ansieht. Wo eine Terminologie eine Theorie involviret, fällt oder steht sie mit dieser. Beliebige gut eingeführte Namen anders zu verwenden als es beabsichtigt war, geht nicht an. So z. B. ist es nicht zulässig, die Tectibranchia Cuvier beizubehalten und ihnen die Pteropoden Cuvier einzureihen. Ich muß

diese Verschmelzung verwerfen, wer sie aber befürwortet, kann auf den Namen *Heterobranchia* Leuckart 1841 zurückgreifen.

Peiseneer hat 1892 eine ganz verkehrte Darstellung meiner Unterabteilung der Gastropoden gegeben und Spengels Namen, welche mit den meinen synonym sind, vorgezogen. Ich stelle daher nochmals fest, daß ich der erste war, welcher *Prosobranchia* und *Heteropoda* zu einer Klasse der *Cochliden* vereinte und daß Spengels Name *Streptoneura* genau dasselbe bezeichnet wie *Cochliden*. Nicht Spengel sondern ich selbst habe zuerst die *Pteropoden* (1877 und 1880) den *Ichnopoden* angeschlossen. Die Ausdrücke *chastoneur* und *orthoneur* haben ebenso wie ihre Synonyma *streptoneur* und *euthyneur* nur noch rein anatomische Bedeutung.

Pelseneers Einwürfe gegen mich entspringen lediglich dem Axiom von der Einheit der Gastropoden. Wer in dieser Streitfrage sich eine Meinung bilden will, muß die von mir nachgewiesenen Entwicklungslinien prüfen. Gerade daran aber lassen es meine Gegner fehlen. Wenn sie die *Nudibranchien* als degenerierte Formen hinstellen wollen, müssen sie nachweisen, daß ich im Nervensystem, Genitalapparat usw. verkehrte Angaben und Vergleichen gemacht habe. Solange das nicht geschieht, bleiben die Ergebnisse meiner Untersuchungen zu Recht bestehen.

Subphylum *Amphineura* v. Ihering 1876.

Leicht deprimierte oder zylindrische marine wurmartige Mollusken von symmetrischem Baue, bei welchen Mund und After in der Medianlinie an den Körperenden gelegen sind. Die Körperwand ist resistent, durch kalkige Stacheln (*spiculae*) gestärkt, zuweilen dorsal durch acht Kalkplatten geschützt. Der Fuß ist als breite Kriechlehle entwickelt oder auf eine ventrale Rinne reduziert. Eine Mantelhöhle existiert nicht. Kiemen sind kranzförmig unter dem Mantelrande oder in der Kloake entwickelt. Der Kopf ist nicht abgesetzt, reduziert. Der Schlundkopf ist mit einer nur selten fehlenden *Radula* und Speicheldrüsen ausgestattet. Das Gefäßsystem ist wenig entwickelt, insofern zwar ein Herz ausgebildet ist,

aber das Blut nur in Sinusbuchten der Leibeshöhle zirkuliert. Das Zentralnervensystem besteht aus einem ganglionösen Schlundringe und vier davon abgehenden starken Längsstämmen, von welchen die pedalen durch Querkommissuren untereinander verbunden sind, die visceropallialen hinten über dem Enddarme sich vereinigen. Ein Subradularorgan und sein Ganglienpaar ist entwickelt bei Chiton. Es sind paarige Gonaden und Nieren vorhanden, welche bei den Placophoren schon gesondert ausmünden, indessen bei den Solenogastres die Geschlechtsprodukte zunächst in das Zölom resp. das Pericardium gelangen und dann durch die Nieren in die Kloake und von da nach außen entleert werden. Die Entwicklung ist eine Metamorphose. Die Larven sind mit einem praeoralen Wimperkranz und einem apikalen Wimperschopfe versehen. Schalenteile von Chitoniden kennt man fossil vom Silur an. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den Scaphopoden und vor allem zu den archaischen Cochlidien, besonders seitens der placophoren Amphineuren.

2. Subphylum Arthromalakia v. Ihering 1876.

Bilaterale, zumeist symmetrisch gebaute Tiere, abgesehen von der Mehrzahl der Cochlidien, bei welchen durch Aufrollung von Eingeweidesack und Schale ein Teil der paarig angelegten Organe verkümmert. Die ursprünglich mediane Lagerung von Mund und After wird bei den Cochlidien durch die Ausbildung der Spiralschale wenigstens für den After aufgehoben. Der an der ventralen Seite des Körpers gelegene Fuß hat entweder eine breite Sohle zum Kriechen oder ist in anderer Weise für die Zwecke der Bewegung umgebildet. Der Kopf ist bald wenig entwickelt, bald gut abgesetzt, in der Regel mit einem Paare von Tentakeln ausgestattet. Die als Mantel bezeichnete Rückenfläche verlängert sich in je einer seitlichen Falte nach unten. Kiemen liegen bald unter dem Mantelrande in paariger Anordnung (so bei den Lamellibranchia), bald als bipinnate Ctenidia in einer ventralen (Cephalopoda) oder dorsalen Mantelhöhle (Cochlidien). Während der Mantel der Amphineuren durch eingelagerte kalkige Spiculae oder Platten geschützt wird, kommt bei diesen Gruppen eine äußere

einheitliche Schale aus kohlensaurem Kalke zur Ausbildung, welche röhrenförmig (Scaphopoden), zweiklappig (Lamellibranchia), napfförmig oder spiralig (Cochliden) ist, oder endlich kommen sowohl äußere wie innere oft degenerierte Schalen vor (Cephalopoda). Bei einigen Cochliden wird die Schale durch Umwachsung von den Mantelrändern zu einer inneren oder geht verloren. Unter den Cochliden gibt es auch Familien, bei welchen die Kiemenhöhle in eine Lunge umgewandelt ist.

Das Herz ist einfach, das Gefäßsystem kaum ausgebildet wie bei den Amphineuren (Solenococonchen). Bei den übrigen Gruppen ist eine Herzkammer mit je nach der Kiemenzahl 2—4 Vorhöfen vorhanden, welche von der Seite einmünden. In der Regel liegen die Kiemen vor dem Ventrikel; die Tiere sind prosobranch. Bei den archaischen Lamellibranchien und Cochliden ist die Herzkammer vom Enddarme durchbohrt. Das Zölom ist wohl entwickelt und außer in dem Pericardium in der Höhle der Gonaden erhalten, manchmal noch in weiterem Maße. Der Schlundkopf ist nur bei den Lamellibranchien ohne Bewaffnung, sonst immer mit einer Radula und oft auch mit Kiefern ausgestattet; eine Leber ist stets vorhanden. Das Zentralnervensystem besteht bei den Lamellibranchien und Scaphopoden aus einem Paare von Cerebropleuralganglien, welche je ein Paar Konnektive zu den pedalen und visceralen Ganglien entsenden, die ihrerseits nicht durch äußerlich sichtbare Konnektive verbunden sind. Ähnlich verhalten sich die Cephalopoden. Bei den Amphineuren war es noch nicht zur Bildung von Ganglien gekommen, es gehen vielmehr von einem ganglionären Schlundringe zwei pedale, durch Quercommissure unter einander verbundene ganglionäre Längsstämme aus, sowie zwei ähnliche visceropalliale, welche am Hinterrande des Körpers mit einander zusammen hängen. Bei den Cochliden gehen aus den mittleren Längsstämmen die pedalen Ganglien hervor, mit welchen die pallialen Ganglien verschmolzen sind, und es bildet sich eine Visceralkommissur aus, welche aus rechts gelegenen Ganglien linke Organe innerviert und umgekehrt und als chiasmoneur bezeichnet wird. In der Nähe des Ctenidium liegt oft ein Sinnesorgan, das Osphradium.

Die Augen sind bei den archaischen Formen der Cephalopoden und Cochliden offene Grubenaugen ohne Linse, bei den höherorganisierten Formen Blasenaugen mit Linse. Kopfaugen fehlen den anderen Gruppen. Die Otocysten liegen dem Pedalganglion an und werden zumeist vom Cerebralganglion aus innerviert, entstehen aber am Seitenteile des Fußes und sind oft bei archaischen Formen durch einen Kanal mit der Außenwelt verbunden.

Bei typischer Ausbildung sind zwei Nieren und zwei Gonaden vorhanden. Letztere entleeren die Geschlechtsprodukte durch die Nieren ins Wasser. Im Laufe der Entwicklung wird dieser Zusammenhang gelöst und gewinnen die Genitalorgane eine eigene Ausmündung, oftmals auch Neben- und Begattungsorgane. Das Zölom ist gut entwickelt, ein besonders charakteristischer Teil desselben ist das Pericardium, welches durch eine wimpernde Oeffnung mit der Niere in Verbindung steht. Die Geschlechter sind meistens getrennt. Zu einer Begattung durch einen Penis kommt es außer bei den höherstehenden Cochliden nirgends, und bei ihnen ist der Penis ein fleischiger Anhang des Körpers; Uterus und vas deferens werden in der Kiemenhöhle sekundär gebildet. Die Regel ist bei den Arthromalakia die Entleerung der Geschlechtsprodukte in das Wasser. Die Entwicklung vollzieht sich bei den marinen Vertretern durch Metamorphose. Sehr verbreitet ist eine Trochophoraartige Larve, welche mit einem praeoralen Velum ausgestattet und mit einer Schale bedeckt ist.

Geologisch reichen sie in das Cambrium und Silur zurück. Unter den Cochliden schließen sich die Docoglossa, zumal im Nervensysteme, eng an die placophoren Amphineuren an. Andererseits bieten die Solenoconchen Vergleichungspunkte sowohl zu den Muscheln als zu den Cochliden, da sie in der oberen Oeffnung der Schale Aehnlichkeit haben mit archaischen Zeugobranchien, den Fissurelliden und ähnlichen Formen mit Schlitz oder Löchern im vorderen dorsalen Teile des Mantels, welche beweisen, daß die Mantelhöhle der Prohipidoglossen schon ein Trachelom war. Chaetognathen, Anneliden und andere Gruppen der Würmer nähern sich den Stammformen der Arthromalakia durch das strickleiterförmige Bauchmark, die Duplizität von Nieren und Gonaden, sowie die Rolle,

welche die Nieren bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte in das Wasser führen.

I Klasse: Scaphopoda Bronn 1862.

Schalentragende marine Weichtiere ohne deutlich entwickelten Kopf, ohne Augen und ohne Kiemen. Der Mantel umhüllt bis auf zwei endständige Oeffnungen den Körper. Die Schale ist röhrenförmig mit einer Oeffnung an dem verschmälerten hinteren Ende und einer weiteren an der Basis. Durch einen ringförmigen Muskelwulst am Hinterende der Schale ist an diese der Mantel angeheftet. Der blasige Mundkegel ist mit Lippenfortsätzen ausgestattet; an seiner Basis entspringen zahlreiche fadenförmige, am Ende erweiterte Cirren. Neben dem Mundkegel liegt, an der konvexen oder ventralen Partie der Schale, der zylindrische Fuß. Die Mundmasse ist mit einem unpaaren Kiefer und einer Radula ausgestattet, die Leber ist gut ausgebildet, der After mündet an der Basis des Fußes. Das zentrale Nervensystem ähnelt mit seinen drei Paaren von Ganglien jenem der Muscheln. Ein Subradularorgan und seine Ganglien sind entwickelt. Die Otocyste liegt dem Pedalganglion an. Das Blut strömt in Lakunen der primären Leibeshöhle; es existiert ein sehr einfaches Herz mit unvollkommenem Pericardium. Es sind zwei Nieren vorhanden. Die Gonade entleert ihre Produkte in die rechte Niere, die Geschlechter sind getrennt. Die Entwicklung erfolgt mit Metamorphose. Die Larve hat einen apikalen Wimperschopf, mehrere Zilienkränze und eine napfförmige Schale.

Die Solenoconchen oder Dentaliiden kriechen im Schlamm; fossil reichen sie bis in das Devon zurück. Sie leiten nach Lacaze-Duthiers zu den Muscheln, nach Plate zu den primitiven Cochlidien, nach Grobben zu den Cephalopoden hin.

II. Klasse: Cephalopoda Cuvier.

Marine Weichtiere, bei welchen der Kopf außerordentlich stark entwickelt und mit Fangarmen umgeben ist, welche kreisförmig um den Mund angeordnet sind. Der Körper ist von

einer äußeren oft gekammerten und kompliziert gebauten Schale umgeben, oder es existiert eine innere Schale, welche hornig, verkalkt oder (Octopoda) rückgebildet ist. In der bald derben, bald gallertartigen Haut liegen Chromatophoren. Das Nervensystem ist in einen Kopfknochen eingeschlossen, auch in den Armen und am Verschlußapparate des Mantels usw. liegen als ein inneres Skelett Knochen, unter denen besonderes Interesse der Nackenknochen verdient, weil er dem fossil erhaltenen Aptychus der Ammonitiden entspricht, welche deshalb als Dibranchiaten anzusprechen sind. In einer ventral gelegenen Mantelhöhle, dem Gastrom, liegen ein oder zwei Paare von bipinnaten Kiemen, der in einen Trichter umgewandelte Fuß, und münden After, Nieren und Geschlechtsorgane. Der Trichter entleert das Wasser aus der Kiemenhöhle und kann durch den Rückstoß des gewaltsam ausgepreßten Wassers die Schwimmbewegung hervorrufen. Wo neben dem After der drüsenartige Tintenbeutel mündet (Dibranchiata), wird dessen dunkler, die Sepia liefernder, Saft auch durch den Trichter entleert, wodurch das Tier in eine wolkenartige Zone trüben Wassers eingehüllt wird, die es der Verfolgung seiner Feinde entzieht.

Die Arme des Kopfes sind bei Nautilus in großer Zahl als retraktile Tentakeln, bei den Dibranchiaten als 8—10 kräftige und lange mit Saugnapfen und Haken ausgestattete Greif- und Fangorgane ausgebildet. Die Mundmasse enthält zwei starke Kiefer, einen oberen und einen unteren, sowie die Radula. In den Magen mündet eine ein- oder zweiteilige Leber. Am Zentralnervensystem sind die Ganglienpaare sehr konzentriert, wenigstens bei den Dibranchiaten. Das hochentwickelte Auge ist bei Nautilus ein offener Becher ohne Linse, bei den Dibranchiaten geschlossen. Von der Otocyste geht ein blindsackartig geschlossener Kanal ab, der als ein Rest eines nach außen mündenden Kommunikationsganges anzusehen ist. Die weite Zölomhöhle umschließt das Herz und die Gonaden und kommuniziert mit Nieren und Pericardium. Die Geschlechter sind bei den Cephalopoden getrennt. Es ist kein Penis vorhanden; die Uebertragung der in Spermatophoren eingepackten männlichen Geschlechtsprodukte in die Mantelhöhle des Weibchens fällt einem der für

diesen Zweck modifizierten, resp. hektocotylisierten, Arme des Männchens zu.

Die Cephalopoden leben an der Küste oder als gute Schwimmer pelagisch und nähren sich von Crustazeen, Mollusken und anderen Tieren. Ihre Eier sind groß und werden in traubenförmigen Massen abgelegt. Aus dem dotterreichen Ei entwickelt sich der Embryo aus einer Keimscheibe. Geologisch reichen sie durch alle Formationen und in das Silur zurück.

III. Klasse: Lamellibranchia Blainville.

Schalentragende, symmetrisch gebaute Tiere, welche im Meere oder im Süßwasser leben. Der Körper ist komprimiert, jederseits von einer großen Falte des Mantels umgeben, welche die Schale absondert. Der Kopf ist nicht abgesetzt, weshalb die Muscheln auch als Acephala bezeichnet wurden, es fehlen ihnen Kiefer und Radula. Zur Seite des Mundes stehen jederseits zwei Mundlappen. Der Fuß hat eine Beil- oder zungenförmige Gestalt und enthält öfters eine Byssusdrüse, welche Haftfäden zur Verankerung des Schaltieres absondern. Zuweilen (Ostrea) fehlt der Fuß. Zwischen Fuß und Mantel sind jederseits zwei Kiemen suspendiert, welche in einfachster Form aus lose aneinander gehefteten Fäden, in der vollendeten Ausbildung aus gittrig durchbrochenen Blättern bestehen. Die Schale besteht von außen nach innen aus einer Epidermis, Prismen- und Perlmutterschicht, wird durch ein federndes, dorsal gelegenes Ligament geöffnet, durch Adduktormuskeln geschlossen und oft auch durch Zähne des Charnieres in ihrem Zusammenhalten gefestigt.

Die Mantelränder verwachsen oft in geringerer oder größerer Ausdehnung, immer aber bleiben eine Oeffnung frei für den Durchtritt des Fußes und zwei kleinere am Hinterende des Tieres, von welchen die dorsale der Ausfuhr, sowie der Entleerung von Kot und Produkten der Nieren und Gonaden die ventral davon gelegene der Einfuhr von Wasser dient. Wenn diese Oeffnungen sich in Röhren (Kloaken- und Kiemensiphon) verlängern, so tritt an der Anheftungsstelle des Mantels an die Schale, der Mantellinie, ein Sinus auf. Mit dem zur

Atmung bestimmten Wasser gelangt auch die in ihm suspendierte Nahrung in die Mantelhöhle, in deren Mittelebene vorn der Mund, hinten der After gelegen ist. Das zentrale Nervensystem besteht aus je einem Paare von cerebralen, visceralen und pedalen Ganglien, von welchen aber die beiden letzteren nicht durch Konnektive verbunden sind, weil das vordere viscerele Zentrum, das Pleuralganglion, mit dem Cerebralganglion verschmolzen ist. Eine Ausnahme bilden darin nur die archaischen Protobranchiaten, bei denen das Pleuralganglion frei ist und auch die Otocyste noch durch einen seitlich am Fuße mündenden Kanal mit der Außenwelt in Verbindung steht. Kopfaugen sind bis auf Spuren verschwunden, aber am Schalenrande kommen oft Sehorgane zur Entwicklung. Das im Herzbeutel gelegene Herz besteht aus einer Kammer und zwei Vorhöfen. Die Herzkammer umgreift in der Regel den unter ihr gelegenen Mastdarm, resp. ist von ihm durchbohrt. Es sind zwei Nieren (Bojanus'sche Organe) und zwei Gonaden vorhanden. Die Geschlechter sind bei den Muscheln in der Regel getrennt. Die Geschlechtsprodukte werden bei den archaischen Formen durch die Niere entleert, indessen bei den höher stehenden beide Organe getrennt ausmünden.

Die Befruchtung der reifen Eier erfolgt im Wasser, zuweilen auch in der Mantelhöhle, zumal bei Süßwassermuscheln. Die Larven der marinen Arten ähneln jener der Trochophora, haben ein kreisförmiges Velum, meist auch einen apikalen Wimperschopf. Fossil erscheinen die Muscheln schon im Silur, doch sind zuerst nur Gattungen mit ganzer Mantelrandlinie vertreten. Erst in der Sekundärzeit erscheinen Veneridae, Mactridae und andere Sinupalliatæ.

IV. Klasse: *Cochlides* v. Ihering 1878.

Gastropoda pars G. Cuvier 1817.

Prosobranchia Miln. Edw. 1848 et Heteropoda Lam. 1812

Scutibranchia, Cyclobranchia et Pectinibranchia

G. Cuvier 1817

Arthrocochlides v. Ihering 1876.

Unvollkommen symmetrische oder asymmetrische Schnecken, welche auf der Rückenseite eine in der Regel rechtsgewundene Schale tragen, deren Form meist spiralig,

seltener napf- oder kegelförmig ist, und welche zumeist durch einen am Fuße angewachsenen Deckel verschlossen werden kann. Nur selten wird die Schale, vom Mantelrande aus überwachsen, zu einer inneren (Marseniadae), oder abgeworfen (einige Heteropoden). Die Schale ist meist solide, oft dick und bei den marinen Formen von porzellanartigem Aussehen. Der Fuß hat eine breite Kriechsohle und ist nur bei den pelagischen Heteropoden zu einer Flosse umgebildet. Die meisten derselben leben im Meere, einige im Süßwasser oder auf dem Lande.

Das Zentralnervensystem ist mit ganglionären im Fuße gelegenen Pedalsträngen, welche durch Querkommissuren vereint werden oder mit zwei durch Kommissuren verbundenen Pedalganglien und mit schwach gedrehter, oft noch der pallialen Ganglien entbehrender Visceralkommissur bei den archaischen Zeugobranchien ausgestattet, mit einander berührenden einfachen Pedalganglien und typisch ausgebildeter Chiastoneurie bei den Anisobranchien, welche jedoch durch neue Konnektive zwischen den Ganglien einer Seite Orthoneurie vortäuschen kann. Die Arteria pedalis verläuft mit der vorderen Aorta durch den pedalen und visceralen Schlundring. Der Kopf trägt vorn jederseits einen kontraktilen Tentakel, an dessen Basis das Auge sitzt, welches bei den Zeugobranchien und Docoglossen becherförmig offen, bei den Anisobranchien geschlossen ist. Die Otocyste liegt dem Fußganglion an. Ein Subradularorgan mit entsprechenden Ganglien ist bei archaischen Rhipidoglossen und bei den Docoglossa ausgebildet. Der Kopf endet in eine Schnauze (rostrum) oder in einen austülpbaren Rüssel (proboscis). Die Mundmasse ist meist mit zwei chitinösen Kiefern ausgestattet und mit einer Radula, deren Zähne in Bau und Anordnung ausgezeichneten Anhalt bieten zur Unterabteilung der großen artenreichen Klasse.

Die Kiemenhöhle, im Nacken gelegen, ist ein nach vorn sich öffnendes Trachelom, in welches Enddarm, Niere und Genitalapparat sich öffnen. Es sind bei den Zeugobranchien zwei bipinnate an der Spitze freie Kiemen (ctenidien) vorhanden, von denen bei den Anisobranchien nur die linke erhalten aber angewachsen und einseitig gefiedert oder kamm-

förmig ist. An der Kiemenbasis liegt je ein Osphradium, ein heteropleur innerviertes Sinnesorgan, welches bei vielen der höheren Anisobanchien einer Kieme gleicht (Pseudobranchie), bei den Zeugobanchien noch wenig entwickelt ist oder fehlt. Bei den dem Landleben angepaßten Pneumonopomen ist die Kieme verkümmert, und die Kiemenhöhle in eine Lunge umgewandelt. Kiemen und Vorhöfe sind vor der Herzkammer gelegen, so daß die Lage der Kieme eine prosobranche ist.

Von einzelnen Ausnahmen abgesehen sind bei den Cochlidien die Geschlechter getrennt. Die Gonaden sind bei den archaischen Formen ohne Ausführgang und entleeren ihre Produkte durch Dehiscenz in die Nieren oder öffnen sich in sie dauernd durch eine Pore, wogegen bei der Mehrzahl der Anisobanchien Nieren und Gonaden sich getrennt in die Kiemenhöhle öffnen. Vas deferens und Eileiter liegen bei den höheren Anisobanchien medial vom Enddarm, also in der Regel rechts in der Kiemenhöhle. Bei den Zeugobanchien und archaischen Anisobanchien werden die Geschlechtsprodukte ins Wasser entleert. Bei der Mehrzahl der Anisobanchien ist das Männchen mit einem Penis ausgestattet, einem soliden Fortsatze der Körperwand, auf welcher sich das vas deferens als Rinne oder Röhre fortsetzt.

Die Entwicklung ist nur selten und besonders bei den Süßwassergattungen eine direkte innerhalb des Eileiters, zumeist entsteht aus dem abgelegten Ei ein mit Velum und Larvenschale ausgerüsteter frei schwimmender Embryo.

Paläontologisch reichen die Cochlidien bis in das Silur und Cambrium zurück, gehören somit zu den ältesten Bewohnern des Meeres. Mehrfach hat man Bellerophon und verwandte Formen zu den Heteropoden stellen, resp. wie es Naef (1913, p. 146) versuchte, im Gegensatz zu meiner Darstellung, diese Gattung als exogastrisch mit schwimmender Lebensweise von den verwandten absondern wollen. Dem gegenüber ist zu bemerken, daß der Schalenschlitz von Bellerophon durchaus jenem von Scissurella, Emarginula usw. entspricht und dorsal orientiert ist, daß pelagische Cochlidien eine leichte Schale haben, die schwere von Bellerophon aber einer Schnecke mit kriechender Lebensweise entstammt und daß Bellerophon den Pleurotomariiden nahe steht, durch die Sym-

metrie sich unterscheidend, welche aber in ähnlicher Weise auch bei anderen verwandten Familien oder Gattungen vorkommt, wie z. B. bei *Tubina*. Zittel, De Konink, Fischer u. a. hervorragende Kenner fossiler Mollusken haben längst diese Frage gelöst. Es gab also schon im Cambrium symmetrische und asymmetrische Zeugobranchien resp. Prorhipidoglossen mit Trachelom. Die phylogenetische Ursprungslinie der Cochliden hat nichts zu tun mit jener der Ichnopoden, mit denen man sie irrigerweise als Gastropoda zusammenfaßte, sondern knüpft in Verbindung mit den übrigen Arthromalakia an Würmer an, bei welchen paarige Nieren und Gonaden bestanden, und die Geschlechtsprodukte durch die Niere entleert wurden, vermutlich also an erloschene Gruppen der Würmer, welchen Anneliden, Gephyreen, Chaetognathen nahe stehen.

1. Ordnung: Zeugobranchia von Ihering.

Schale spiralig oder napfförmig, vorne mit Schlitz oder Löchern, meist ohne operculum oder Deckel. Spindelmuskel hufeisenförmig, Mund ohne Rüssel, *Radula* rhipidogloß. Chiasstoneurie wenig ausgebildet, Pedalstränge erhalten, in Strickleiterform oder in zwei durch Querkommissuren verbundene Pedalganglien umgebildet. Augenblasen offen, ohne Linse. Otocyste mit Otoconien. Die beiden Kiemen sind symmetrisch gelegen, bipinnat, an der Spitze frei. Das an der Basis der Kieme gelegene Osphradium ist schwach entwickelt oder fehlt (*Fissurella*). Das Herz hat zwei Vorhöfe, die Kammer ist vom Mastdarm durchbohrt. Nieren und Gonaden sind doppelt, aber ungleich entwickelt. Penis und Uterus sind nicht vorhanden.

Ausschließlich marine Schnecken, von denen Vertreter schon im Cambrium und Silur reichlich angetroffen werden.

2. Ordnung: Dococlossa Trosch.

Marine Schnecken mit napfförmiger Schale und hufeisenförmigem Haftmuskel, ohne Deckel. Das zentrale Nervensystem, durch die starke Entwicklung der pallialen und pedalganglionären Längsstränge und die Querkommissuren der letzteren ausgezeichnet, hat die Chiasstoneurie nur schwach entwickelt. Die Sehorgane sind offene Grubenaugen ohne Linse. Otocyste mit Otoconien. Es sind ein oder zwei Osphradien vorhanden. Das docoglosse Gebiß ist durch haken-

förmige Zähne mit verlängerter Basis ausgezeichnet. Eine Nackenkieme, das linke Ctenidium, ist bei einigen Gattungen vorhanden, bei anderen kommt nur ein Kranz von Mantelkiemen vor oder bestehen beide Kiemenformen nebeneinander. Das Herz hat nur einen Vorhof, der Ventrikel wird nicht vom Enddarm durchbohrt. Es sind zwei Nieren vorhanden, von denen die linke rudimentär ist, die rechte zur Zeit der Fortpflanzung mit der Gonade verschmilzt und die Entleerung der Geschlechtsprodukte vermittelt. Auch dieser Schneckentypus reicht geologisch bis ins Cambrium zurück.

3. Ordnung: Anisobranchia v. Ihering 1876.

Schale fast immer mit Deckel, bei den höheren Formen, den Siphonostomen, mit einem Einschnitte der Mündung für die Atemröhre (sipho) versehen, welche ein rinnenförmiger Fortsatz des Mantelrandes ist. Spindelmuskel meist asymmetrisch. Mundmasse in einer Schnauze oder in einem Rüssel gelegen, welcher ausstülpbar und rückziehbar ist und räuberische Lebensweise anzeigt. Radula nach verschiedenen Typen gebaut, von denen der rhipidoglosse, taenioglosse, rhachiglosse und toxoglosse die wichtigsten sind. Das Zentralnervensystem ist bei den Rhipidoglossen noch jenem der Zeugobranchien ähnlich, bei den anderen Gruppen mit einfachen aneinanderliegenden Pedalganglien versehen und durch Zygoneurie pseudorthoneur geworden. Die Augen sind geschlossene Blasen mit einer Linse. Otocyste mit Otoconien oder einem Otolithen. Es ist lediglich ein Ctenidium, das linke, vorhanden, dessen Bau pectiniform ist, auch nur ein Osphradium. Das Herz hat einen Vorhof; der Ventrikel ist, von einigen Rhipidoglossen abgesehen, nicht vom Mastdarm durchbohrt. Nieren und Gonaden sind unpaar, Penis und Uterus sind bei den höheren Familien entwickelt.

Trochiden und Turbiniden reichen bis in das älteste Paläozoikum zurück, die Siphonostomen, zu welchen alle Rhachiglossen und Toxoglossen gehören, treten erst sekundär auf. Es sind dies kriechende Schnecken des Meeres, des Landes und des Süßwassers und weitaus die größte Ordnung der Cochliden.

4. Ordnung: Heteropoda Lamarck 1812.

Pelagische Schnecken mit durchsichtigem gelatinösem oft zylindrischem Körper, bald mit einer kleinen Schale versehen, bald ohne solche. Besonders charakteristisch ist die Umwandlung des Fußes in eine runde, lateral komprimierte Flosse, an welcher die Sohle in einen Saugnapf umgewandelt ist oder fehlt. Kopf vorragend, mit großer Schnauze, ohne Kiefer aber mit taenioglosser Radula und großen hochentwickelten Augen. Otocyste mit einem Otolithen. Je ein Ctenidium und Osphradium finden sich vor. Chiastoneurie deutlich entwickelt. Herz einfach mit einem Vorhofe und einem Ventrikel. Eine Niere und eine Gonade sind entwickelt. Der Penis liegt entfernt von der weiblichen Geschlechtsöffnung und ist mit ihr durch eine Flimmerrinne verbunden. Man kennt einige tertiäre Heteropoden; die vermeintlichen paläozoischen Vertreter gehören zu den Zeugobranchien.

3. Subphylum. Platymalakia v. Ihering 1876.

Meist asymmetrisch gebaute Tiere, welche nur selten symmetrisch organisiert sind (Nudibranchia), und bei welchen niemals Nieren und Gonaden paarig entwickelt sind und niemals die Geschlechtsprodukte durch die Niere entleert werden. Häufig ist der Eingeweidesack erhoben und spiralig gewunden. Der Mund liegt stets median vorn, der After hat nur selten eine mediane Lagerung. Der Fuß ist ein breites Kriechorgan, fehlt nur selten (Phyllirrhoidae) oder ist seitlich in Schwimmorgane ausgezogen, die Epipodien, welche bei den pelagischen Pteropoden allein die Bewegung besorgen. Der Kopf ist gut ausgebildet, in der Regel mit ein oder zwei Paaren von Tentakeln und mit Augen ausgestattet. Der Mantel nimmt bei nackten Formen den Rücken oder einen Teil desselben ein, ist bei den beschalten im Gehäuse verborgen bis auf den hervorragenden Rand. Wo durch Einstülpung eine Mantelhöhle zustande kommt, liegt sie ventral (Gastrom) oder seitlich (Pleurom). Die Kiemen treten in sehr verschiedener Form auf und können auch fehlen; sie stehen bei nackten Formen auf dem Mantel oder unter seinem Rande, wogegen sie bei den beschalten zur Seite des Körpers oder in der Mantelhöhle

liegen. In der Mantelhöhle wird öfters ein einfaches, homopleur innerviertes Sinnesorgan, das Lacaze'sche, angetroffen. Osphradien und Ctenidien kommen nie vor. Zuweilen ist die Mantelhöhle in eine Lunge umgewandelt (Branchiopneusta), oder es bildet sich eine Lunge durch Umgestaltung aus dem Endteile des Ureter (Nephropneusten).

Die Schale ist napfförmig oder spiralig, meist verkalkt, seltener hornig, oder auch vom Mantelrande aus umwachsen, eine innere. Nur selten (*Actaeon*, *Spirialis*) existiert ein Deckel zum Verschlusse der Schale. Der Schlundkopf, welcher nur selten (*Porostomata*) in einen Saugnapf umgewandelt ist, umschließt in der Regel Kiefer, obere oder seitliche, und *Radula*. Auch der Magen ist zuweilen (*Steganobranchia*, *Branchiopneusta* und Larven von *Phanerobranchia*) mit Kalkplatten oder Dornen bewaffnet. Die Leber ist immer gut entwickelt, kompakt oder in verästelte Kanäle aufgelöst.

Das Zentralnervensystem besteht in seiner einfachsten und ursprünglichen Form aus einer über dem Schlunde gelegenen Ganglienmasse, welche durch eine Schlundkommissur die Form eines Siegelringes erhält, und welcher ein Paar Augen und dahinter zwei Otocysten aufliegen. An der Protoganglienmasse lassen sich jederseits drei Abschnitte unterscheiden, ein cerebraler, ein visceraler und nach außen ein pedaler. Während nun die Cerebralganglien immer ihre Lage über dem Schlunde beibehalten, rücken die beiden anderen Paare von Zentren an die ventrale Seite des Schlundes, wobei sie unter sich und mit den Cerebralganglien durch Konnektive verbunden bleiben. Die Protocommissur spaltet sich dabei in vier isolierte, so daß außer dem buccalen noch vier andere Schlundringe vorhanden sind, von denen einer, der paracerebrale, sich nicht erhält, wogegen die beiden Kommissuren, welche die Pedalganglien verbinden, die pedale und hinter ihr die subcerebrale, sich zäh erhalten. Die meisten und charakteristischsten Veränderungen erleidet die viscerele Kommissur, indem von ihr Nerven entspringen oder auf sie vom Protovisceralganglion aus übertreten, an deren Ursprung sich neue Ganglien bilden, die Deuterovisceralganglien. Wenn alle Nerven des Protovisceralganglion auf die Visceralkommissur übergetreten sind, so wird es zu einem Zentrum, aus welchem sich nur Konnektive ab-

lösen, das Kommissuralganglion. Im Zusammenhang mit diesen Veränderungen rücken die Augen an die Basis der Tentakel oder selbst (Nephropneusten) auf deren Spitze, die Otocysten in den Fuß an die Pedalganglien.

Von Nieren kommen embryonal zwei Urnieren, die bald vergehen, zur Anlage. Die Niere des erwachsenen Tieres ist ein unpaares entweder verästeltes oder kompaktes Organ, welches durch eine Flimmeröffnung mit dem Pericardium kommuniziert und durch eine Pore in der Nähe des Afters nach außen mündet. Das Pericardium repräsentiert das Zölom und umschließt das Herz, welches aus einem Ventrikel und einem Vorhofe besteht. Der arterielle und venöse Kreislauf ist immer wohl entwickelt. Je nach der Lage von Kieme und Vorhof vor oder hinter der Herzkammer unterscheidet man prosobranche oder opistobranche Formen. Niemals hat das Herz zwei Vorhöfe, niemals ist es vom Mastdarme durchbohrt.

Der stets hermaphroditische Genitalapparat, welcher keine Beziehung hat zum Zölome, besteht aus einer Zwitterdrüse, Anhangsdrüsen und Samenblasen, sowie einem geräumigen Ausführungsgange, welcher einfach ist (monaul), oder der Länge nach in zwei (diaul) oder drei (triaul) Kanäle sich spaltet. Der Penis ist entweder eine terminale Umbildung des vas deferens (pyxicaul) oder von der weiblichen Oeffnung entfernt gelegen (eremocaul) als ein ausstülpbares Organ. In letzterem Falle steht er mit der weiblichen Oeffnung durch eine an der Seite des Körpers verlaufende Flimmerrinne in Verbindung oder durch ein von diesem der Länge nach sich abschnürendes Gefäß, das vas deferens. Kein Teil des Genitalapparates bildet sich innerhalb der Mantelhöhle und die Oeffnungen des Apparates liegen außerhalb dieser Höhle.

Die Schnecken sind teils marine nackte (Nudibranchien), oder marine beschalte, teils luftatmende Landschnecken oder amphibisch lebende Süßwasserbewohner. Die Eier werden einzeln oder in Laichmasse abgelegt, seltener im Uterus ausgebrütet. Eine Metamorphose tritt dabei oft auf, zumal bei den marinen Arten, deren Larven einen als Velum entwickelten präoralen Wimperkranz und eine zuweilen gedeckelte nautiloide Schale besitzen.

Der Ursprung der Platymalakia knüpft an turbellarien-

artige Plattwürmer an. Die Protocochliden stehen zwischen beiden; es gibt auch marine Nacktschnecken (Limapontiidae), welche ebenso wenig wie die Protocochliden eine Larvenschale besitzen. So wie die Turbellarien und Protocochliden sind auch die paläozischen Platymalakia Nacktschnecken gewesen, bei denen die Schale nur als Larvenorgan auftrat. Erst seit der Karbonformation kennt man fossile schalentragende Vertreter und zwar von Steganobranchien und Nephropneusten. Während bei den Arthromalakia Begattungsorgane dem Genitalapparate fehlen und nur bei den höherstehenden Cochliden in und an der Kiemenhöhle gebildet werden, kommt bei allen Platymalakia eine Begattung durch einen ausstülpbaren Penis vor. Eine merkwürdige Mittelstellung nimmt Rhodope ein, eine Protocochlida, bei welcher mit der Mundmasse auch Kiefer und Radula fehlen und Herz und Gefäßsystem nicht entwickelt sind.

Obwohl nicht von großer Bedeutung, verdient hier doch noch ein Merkmal erwähnt zu werden, in bezug auf welches sich Cochliden und Ichnopoden charakteristisch unterscheiden. Bei den Cochliden laufen wie bei allen Arthromalakia die vordere Aorta und die Fußarterie durch die Schlundringe hindurch. Bei den Ichnopoden ist das Verhältnis das gleiche wie bei den marinen Nacktschnecken, aber bei den Gruppen, bei welchen die Visceralkommissur wohlentwickelt und mit Deuterovisceralganglien ausgestattet ist, verlaufen diese Gefäße zwischen den pedalen und visceralen Ganglien durch (Nephropneusta, Branchiopneusta), oder zwischen der pedalen und der parapedalen Kommissur (Steganobranchia).

Der systematischen Gliederung dieser Klasse stellen sich nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Cuvier schuf für die hier in Betracht kommenden Schnecken folgende Sektionen der Gastropoda: Tectibranchia, Nudibranchia, Inferobranchia, Pulmonata. Diese Gruppen sind zum mindesten in bezug auf die beiden letzten Sektionen ganz unhaltbar, auf Grund unserer heutigen Kenntnis von ihrer Organisation. Etwas anders steht es mit den Tectibranchia. Scheiden wir von ihnen die Pleurobranchidae und die Oxynoidae aus, welche nach der Cuvier'schen Diagnose ihnen zugerechnet werden müssen, so können wir die Bezeichnung Tectibranchia beibehalten. Die

Tectibranchia Cuviers umfassen diejenigen opisthobranchen marinen Schnecken, welche eine innere oder äußere Schale und eine an der rechten Seite gelegene Kieme, mit oder ohne Kiemenhöhle, besitzen. Die Steganobranchia v. Ihering umfassen opisthobranchie marine Schnecken, welche in einer seitlich gelegenen Kiemenhöhle, dem Pleurome, eine Kieme einschließen, eine innere oder äußere Schale besitzen, und deren Geschlechtsapparat monaul ist und einen eremocaulen Penis nahe dem Tantakel besitzt, welcher in der Regel durch eine Flimmerrinne mit der weiblichen Genitalöffnung verbunden ist, außer bei einigen primitiven Formen (Umbrellidae, Peltidae), bei welchen Genitalöffnung und Penis noch nahe aneinander liegen.

Es ist danach klar, daß Tectibranchia und Steganobranchia nicht synonym sind. Die anatomische Fassung der Begriffe ist eine andere, wenn auch die Gruppen sich größtenteils decken. Aus praktischen Gründen wird man gewiß fortfahren, die bequemen Cuvier'schen Termini zu verwenden mit Ausnahme der Inferobranchia, bei welchen diaule Nudibranchien aus der Verwandtschaft der Aeoliden mit triaulen, welche den Dorididen nahestehen, vergesellschaftet sind.

I. Klasse: Ichnopoda v. Ihering 1876.

Pulmonata G. Cuvier 1817 et Opisthobranchia H. Milne Edwards 1848.

Dies sind die typischen Vertreter der Platymalakia und ihre auf dem Boden lebenden marinen Formen sind mit breiter zum Kriechen ausgebildeter Fußsohle ausgerüstet. Daneben kommen zuweilen (Steganobranchia und Sacoglossa), etwas höher stehend, flügelartige Epipodien als Organe der Schwimmbewegung vor. Der gut ausgebildete Kopf trägt ein oder zwei Paare von Tentakeln. Die Augen liegen bald auf dem Gehirne oder in der Kopfhaut, bald an der Basis oder auf der Spitze der oberen Tentakel.

Unter den Ichnopoden sind nackte und beschaltete, marine wie fluviatile und terrestrische Schnecken vertreten. Nur ausnahmsweise (Phyllirrhoidae) kommt es zur Anpassung an pelagische Lebensweise.

I. Ordnung: Protocochlides H. v. Ihering 1876.

Protocochlides H. v. Ihering Jahrb. D. Mal. Ges. III.
1876 p. 48

und H. v. Ihering Verg. Anat. Nerv. 1876

Protocochlides H. v. Ihering Zeitschr. w. Zool. Bd. 45
1887 p. 523

Protocochlides L. Böhmig Zeitschr. w. Zool. Bd. 56, 1893
p. 40 ff.

Marine kleine planarienähnliche Nacktschnecken, ohne Tentakel, welche durch den rechts gelegenen After von den Turbellarien, durch Mangel von Schlundkopf und Gefäßsystem von den Nudibranchien sich unterscheiden. Niere verästelt und ohne terminale Wimpertrichter. Zentralnervensystem (nach Graff) aus einem über dem Oesophagus gelegenen Protoganglion bestehend, welchem die Augen und hinter ihnen die Otocysten aufliegen, und das nach unten durch eine suboesophageale Ganglienmasse wie mit einem Schlundringe den Darm umfaßt. Genitalöffnungen an der rechten Körperseite gelegen, die männliche mit Penis. Entwicklung ohne Larvenschale.

Einzigste Gattung ist Rhodope Köl liker. Früher rechnete ich hierher die Nudibranchiengattungen Melibe und Tethys. Dem Widerspruche Bergh's nachgebend, habe ich letztere Gattungen entfernt, wie dies auch Böhmig empfahl, der letzte gründliche Bearbeiter von Rhodope, welcher sie den Icnopoden zuwies. Bei Tethys fehlen ebenfalls Kiefer und Radula, aber davon abgesehen ist auch das zentrale Nervensystem das primitivste, welches wir bei den Nudibranchien kennen, denn an der Ganglienmasse sind Grenzen zwischen cerebralen, pedalen und visceralen Abschnitten kaum angedeutet (v. Ihering l. c. 1887, p. 522) und die Schlundkommissur ist einfach. Bei Dorididen kommt ein ähnliches Nervensystem vor, aber die drei Schlundkommissuren, in welche die einfache Protokommissur, wie wir sie bei Tethys, Rhodope und Turbellarien kennen, sich gespalten hat, liegen noch in einer gemeinsamen Scheide. Man hat auch viel Wert darauf gelegt, daß die Larve von Rhodope keine Schale hat, sich aber nicht darüber aufgeregt, daß die Limapontiide Cenia ebenfalls keine Larvenschale aufweist. Gerade Limapontia und verwandte Genera sind aber durch ihr planarienartiges Aussehen, ohne Kiemen

und ohne abgesetzten Mantel, mit oder ohne Tentakel, und ohne Kiefer sicher Formen aus der näheren Verwandtschaft der Protocochliden. In diesem Sinne ist auch die supra- und suboesophageale Anordnung der Ganglien zu verstehen, welche nicht dem Typus der Phanerobranchien entspricht, mithin Protocochliden und Sacoglossa einander nähert.

2. Ordnung: *Phanerobranchia* v. Ihering 1876.

Marine Nacktschnecken, bei welchen der Kriechfuß wohl entwickelt ist, abgesehen von der pelagischen, fuß- und kiemenlosen Gattung *Phyllirrhoë*. Es gibt Gattungen ohne Kiemen (*Dermatobranchidae* oder *Pleuroleuridae*), und *Tritonidoxia* (*Tritoniidae*), solche mit einem Kranze kleiner Blättchen unter dem Mantelrande (*Pleurophyllidiadae*), und andere mit blatt- oder keulenförmigen oft verästelten Kiemen auf dem Rücken und einem Teile der oft wenig gegen das notaeum abgesetzten Seiten. Kranzförmige Anordnung von Kiemen um den After kommt nicht vor. Im Mantelrande der *Pleurophyllidien* kommen *Cnidocysten* vor, ebenso in terminalen Nesselsäcken bei den *Aeolidiiden*, wobei der Nesselkapselsack geschlossen (*Embletonia*), oder mit dem Leberschlauche in Kommunikation sein kann, welcher in der Achse der Rückenpapille bei den *Aeoliden* verläuft. Der Kopf ist wohl abgesetzt, mit zwei Paaren von Tentakeln versehen. Die Lage des Afters ist eine rechtsseitige oder eine dorsolaterale, seltener, wie bei den Gattungen *Janus* und *Proctonotus*, eine dorsomediane. Der Schlundkopf ist (ausgenommen bei den *Tethyden* und *Melibiden*) mit Kiefern und *Radula* ausgerüstet, die Leber ist verästelt — und dann liegt ein Teil der Schläuche in den dorsalen Kiemen - oder kompakt (*Tritoniidae*).

Am Zentralnervensysteme sind die drei Paare von Ganglien kaum oder deutlich von einander abgegrenzt, über dem Schlunde gelegen und untereinander durch vier Schlundkommissuren, von der buccalen abgesehen, unter dem Oesophagus verbunden. Zuweilen ist die Zahl der Commissuren reduziert bis auf eine (*Tethys*) oder alle liegen in einer Scheide zusammen. Nicht selten ist die viscerele Commissur von den anderen etwas abgetrennt und entsendet den Genitalnerven, mit oder ohne Ganglienzellen an der Abgangsstelle. Nie

kommt es zur Bildung eines Kommissuralganglion. Dem Gehirn liegen Augen und Otocysten auf, oder das Auge liegt an der Tentakelbasis, hat aber einen ganz kurzen nervus opticus. Der Vorhof des Herzens ist opisthobranch. Die Nieren sind verästelt, zwischen Eingeweidesack und Körperwand gelegen. Der After liegt auf dem Rücken oder an der rechten Seite. Der Genitalapparat ist diaul, der Penis pyxikaul. Dem weiblichen Leitungswege sitzt nur eine Samenblase, das receptaculum seminis, an.

Die Phanerobranchien sind zarte Geschöpfe, vielfach mit herrlichen Farben geschmückt und leben an Algen und anderen Wasserpflanzen oder an Hydroidpolypen und Corallinen, von denen sie sich ernähren. Ihr Laich, wie bei den anderen Nudibranchien in Band- oder Schnurform abgelegt, läßt Larven aus sich hervorgehen, welche mit einem zweilappigen Velum und Spiralschale mit Deckel ausgerüstet sind.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit in der Entwicklungsgeschichte der Aeolidien ist die Ausstattung des Magens der Larve mit harten Platten oder Dornen, wie wir sie weit verbreitet bei den erwachsenen Tieren der Steganobranchien antreffen und auch im Magen einiger Phanerobranchien, wie den Tethymelibiden, Scyllaeiden, Bornelliden. Ein anderer in phylogenetischer Hinsicht bemerkenswerter Umstand ist die Anordnung der Leber der meisten Phanerobranchien, vor allem der Aeolidiiden, in einen starken hinteren und zwei kleine seitliche und vordere Teile und ebenso viele Hauptgallengänge, ganz wie das auch von den Onchidiiden und Vaginuliden gilt, den archaischen Nephropneusten, deren Organisation Anklänge an jene der Phanerobranchien aufweist.

3. Ordnung: Protriala H. v. Ihering 1892 (op. 117 p. 399).

Triala H. v. Ihering 1887 (op. 78 p. 525 partim.)

Symmetrisch gebildete Nacktschnecken, bei welchen Mantel (notaeum) und Hyponotaeum in der Regel gut gegen einander abgesetzt sind, die Haut, zumal dorsal, oft durch zahlreiche Kalkspikel gesteiht ist. Der meist mit zwei Tentakeln ausgestattete Kopf tritt wenig unter dem Mantelrande hervor. Die Kiemen bestehen aus einer um den After hinten auf dem Mantel angeordneten Rosette von meist verzweigten Blättern

oder liegen als ein Kranz kleiner Blätter unter dem Mantelrande. Bei den Porostomata ist noch eine Pericardialkieme entwickelt. Das zentrale Nervensystem wird durch eine stark verschmolzene Protoganglienmasse mit aufliegenden Augen und Olocysten gebildet und umfaßt durch 3 bis 4, oft durch eine Scheide zusammengehaltene, Kommissuren den Schlund, wobei der buccale Schlundring nicht eingerechnet ist. Eine Blutdrüse liegt auf dem Zentralnervensysteme. Kieme und Vorhof des Herzens liegen hinter dem Ventrikel, die Tiere sind opisthobranch. Der Schlundkopf ist mit Kiefern und Radula versehen oder (Porostomata: Phyllidiidae, Doriopsidae) in einen Saugapparat umgewandelt. Die Leber ist kompakt, die Niere verästelt. Der Genitalapparat ist triaul, mit zwei Samenblasen, Spermatheke und Spermatocyste, ausgestattet, durch Spaltung des Uterus in Ovidukt und Vagina. Der Penis ist pyxikaul.

R. Bergh hat diese Gruppe als *Nudibranchia holohepatica* bezeichnet, wegen der kompakten Leber und im Gegensatz zu den *Nudibranchia cladohepatica*, deren Leber verästelt ist. Eine Einteilung nach dem Baue der Leber müßte aber die Tritoniidae den Dorididae zugesellen und von den nahe verwandten Dendronotiden und Aeolidien losreißen. Aus diesem Grund glaube ich, daß meine Einteilung, welcher der Genitalapparat zugrunde liegt, die natürlichere ist. Die Bezeichnung triaul, welche ich zuerst für diese Gruppe verwandte, wurde untunlich, sobald ich nachweisen konnte, daß es drei natürliche Gruppen triauler Schnecken gibt, und deshalb habe ich den Namen in *Protriaula* umgeändert. Zu oft werden immer dieselben Irrtümer wiederholt in bezug auf die Lage des Afters, namentlich mit Bezug auf die Lage von After und Nierenpore bei *Peronia* (H. v. Ihering op. 22, 1877, p. 25 ff.); ich weise daher hier noch kurz auf die Tatsachen hin. In der Familie der Phylliidae liegt der After bei *Phyllidia* oben hinten auf dem notacum, bei *Fryeria* hinten unter dem Mantelrande über dem Fuße, also im hyponotacum wie bei *Peronia*. Genau ebenso ist bei der Dorididengattung *Hypobranchiaea* (Corambe) der After unter dem Mantelrande gelegen. Immer dürfte es sich hierbei um sekundäre Verlagerung des Afters nach hinten handeln. Die Entwicklung entspricht jener der Phanero-

branchien, doch enthält die Larve in der Otocyste einen Otolithen anstelle der bei dem alten Tiere vorhandenen Otoconien.

4 Ordnung: Sacoglossa v. Ihering 1876.

Ascoglossa R. Bergh 1878.

Marine nackte oder schalentragende (Oxynoeiden) Schnecken, welche bald jeglicher Kiemen bar (Pellibranchia: Elysiidae, Limapontiidae), bald mit keulen- oder blattförmigen Anhängen des Rückens versehen sind, oder eine Kieme in einer rechts gelegenen Mantelhöhle besitzen (Oxynoeidae). Das Nervensystem besteht aus 7 aneinander gedrängten Ganglien, die Otocyste enthält einen Otolithen, die Augen sind sessil, nahe der Tentakelbasis. Der Schlundkopf entbehrt der Kiefer, die Radula ist einreihig und die verbrauchten Zähne fallen in ein an ihrem vorderen Ende liegendes Säckchen. Der obere Teil des Schlundkopfes ist mit halbkreisförmigen Muskelbändern umgeben, wie ein Faß von den Reifen (doliärer Typus), der ventrale Teil bildet einen meist abgeplatteten als Saugorgan dienenden Sack. Am Oesophagus hängt ein Divertikel, der Vormagen. Fortsätze der Leber treten bei den mit Rückenpapillen ausgestatteten Gattungen in diese ein, zugleich mit Ausläufern der röhrenförmigen Drüse des weiblichen Genitalapparates. Die Niere hat verästelte Kanäle. Der weibliche Teil des Geschlechtsapparates ist mit Eiweißdrüse, röhrenförmiger Drüse und zwei Samenblasen (Spermatocyste und Receptaculum seminis) ausgestattet, sein ausführender Teil spaltet sich in zwei gesondert ausmündende Gänge, den Uterus und die Vagina. Der eremokaula Penis liegt entfernt von der weiblichen Genitalöffnung an der Basis des rechten Fühlers und ist durch einen Gang (vas afferens) mit dem zur weiblichen Oeffnung hinlaufenden vas deferens verbunden. Das vas afferens ist von einer Flimmerinne abgeschnürt, welche von der Genitalöffnung zum Penis hinzieht. In der Familie der Oxynoeiden ist bei Lobiger noch die Flimmerrinne erhalten, bei Oxynoe statt ihrer das vas afferens ausgebildet.

Die Oxynoeiden schließen sich durch den Besitz einer Schale und einer Mantelhöhle mit Kieme den Steganobranchien an, der triaule Genitalapparat, das Nervensystem und der doliare Typus der in einen Saugapparat umgewandelten Mund-

masse gestatten aber nicht, sie aus der Reihe der Sacoglossen zu entfernen. Man wird die Oxynoeiden auch aus diesen Gründen nicht zu einer die Sacoglossen und Tectibranchien verbindenden Uebergangsform machen können, sondern annehmen müssen, daß die Aehnlichkeit sich durch gleichen Ursprung von Prosteganobranchien erklärt.

5. Ordnung: Pleurobranchia v. Ihering 1921.

Der breite, bald gut, bald wenig abgesetzte Rücken resp. Mantel ist durch Kalkspikeln gesteiht wie bei den Doriden und wie bei letzteren existiert auch über dem Zentralnervensystem eine Blutdrüse. In der unter dem notaeum ausgebildeten, der Schalendrüse entsprechenden, Höhlung liegt eine membranöse, bei Pleurobranchaea kaum nachweisbare Schale. Der kurze Kopf trägt vorn große Mundlappen, dahinter ein Paar ohrförmiger Tentakeln (rhinophoria). In dem Schlundkopfe sind paarige Kiefer und Radula wohl entwickelt. Eine bipinnate Kieme liegt rechts an der Seite. Vor der Kieme liegt eine Pore, durch welche Wasser in das Blut eingelassen werden kann. An dem Zentralnervensysteme sind die drei Ganglien jeder Seite noch nebeneinander gelegen oder es rücken die Pedalganglien ventralwärts ab, in die Visceralkommissur ist ein Ganglion eingelagert; das Protovisceralganglion gibt noch Nerven ab. Das Auge ist sessil, aber der nervus opticus ist pigmentiert. Der Genitalapparat ist diaul, der Penis pyxikaul, beide Genitalöffnungen liegen dicht beieinander, vor der Kieme. Es sind ein Receptaculum seminis und eine Spermatocyste vorhanden. Hinter der Kieme ist der After gelegen.

Diese Ordnung umfaßt nur die Familie der Pleurobranchiden. Fischer und andere Autoren haben sie mit den Umbrellidae zu einer Gruppe der Notaspidae verbunden. Dieser Vereinigung setzt sich nicht nur der verschiedene Bau der Schale entgegen, sondern auch der Genitalapparat, welcher von jenem der Steganobranchien verschieden, eher jenem der Phanerobranchien gleicht, von welchen aber der Besitz einer Schale sie ausschließt. Die Pleurobranchiden verbinden somit Charaktere niederer Steganobranchien mit solchen von Phanerobranchien und Triaulen, es fehlt ihnen aber die bei den Steganobranchien wohl entwickelte Kiemenhöhle, das Pleurom.

6. Ordnung: Steganobranchia v. Ihering 1876.

Tectibranchia Cuvier 1817 partim.

Marine asymmetrische Schnecken mit äußerer oder innerer Schale und einer seitlich gelegen Einstülpung des Mantels, dem Pleurome, welche, als Kiemenhöhle dienend, eine unpaare Kieme birgt. Nur selten ist die Schale geräumig, gedeckelt und instande, das Tier aufzunehmen, meistens ist sie klein, dünn und oft teilweise oder ganz überwachsen. Der Kopf ist in einigen Familien wohl ausgebildet mit ohrförmigen Tentakeln (Tethyidae), bei anderen in eine scheiben- oder schildförmige verdickte Partie umgewandelt. Das Herz liegt opisthobranch. In dem Schlundkopfe fehlen oft die Kiefer, ist aber die Radula gut ausgebildet. In den muskulösen Magen sind verkalkte Kauplatten eingebettet. Die Kieme ist kein Ctenidium, sondern eine von dem Pleurom herabhängende Faltenkieme. Das Sinnesorgan der Mantelhöhle von Tethys und anderen Genera entspricht nicht dem Osphradium, sondern dem Lacaze'schen Organe. Das zentrale Nervensystem ist bei den archaischen Formen noch eine über dem Schlunde gelegene Protoganglienmasse (Peltidae, Umbraculidae, d. h. Umbrellidae aut.), bei den typischen Formen mit Deuterovisceralganglien in der oft langen Visceralkommissur versehen, sowie mit einer akzessorischen parapedalen Kommissur hinter den Pedalganglien. In bezug auf die paracerebrale Kommissur ist zu sagen, daß deren Bedeutung noch nicht erkannt ist und sie vielleicht der Subcerebralkommissur entspricht. Die Arteria pedalis senkt sich zwischen der pedalen und der parapedalen Kommissur in den Fuß. Der Genitalapparat ist monaul, mit zwei Samenblasen versehen, der Penis eremokaul und durch eine Flimmerrinne mit der Genitalöffnung verbunden. Bei den oben genannten archaischen Gattungen fehlt die Flimmerrinne oder ist, wie bei Umbraculum, eine kurze Flimmerrinne vorhanden, und liegen Penis und Genitalöffnung nahe beieinander, aber bei Acteon ist aus der Flimmerrinne ein vas deferens hervorgegangen. Acteon ist eine Gattung, bei welcher es zu einer leichten Chiastoneurie gekommen ist und welche man deshalb gern als eine archaische ansprechen möchte, welche aber in Wahrheit der höchst modifizierte Typus ist. Dies wird durch das komplizierte Nervensystem und den hochentwickelten Geschlechtsapparat erwiesen.

Die Steganobranchien, über deren systematische Stellung das oben p. 4 Bemerkte zu vergleichen ist, erscheinen geologisch spät, erst in der Karbonepoche (Acteonina). Die archaischen Familien Peltidae und Umbraculidae nähern sich in vieler Hinsicht den Phanerobranchien. Der Penis ist noch nicht von der Genitalöffnung weit entfernt und durch Flimmerrinne an sie geknüpft, das Protovisceralganglion ist noch in Funktion, die Kieme liegt unter dem Mantelrande, eine Mantelhöhle zu ihrer Aufnahme fehlt. Als möglicherweise archaische Momente kommen noch hinzu: die mediane nach hinten gerückte Lage des Afters und das Auftreten einer kleinen, nur den Eingeweidesack schützenden, Schale von napfförmiger Gestalt und mit einem geschlossenen ringförmigen Haftmuskel.

7. Ordnung: Branchiopneusta v. Ihering 1876.

Pulmonata basommatophora A. Schmidt.

Schalentragende Schnecken des Süßwassers. Nur die Familien der Siphonariiden und Amphibolidae leben im Meer- und Brackwasser. Die Schale ist napfförmig oder spiralig gewunden, nur bei Amphibola mit Deckel versehen. Der Haftmuskel der Schale ist hufeisenförmig (Ancylidae, Siphonariidae) oder ein unpaarer Spindelmuskel. Der Mantel bildet an der rechten Seite durch Einstülpung eine Mantelhöhle, welche dem Pleurome der Steganobranchien homolog ist. Diese Tasche war ursprünglich eine Kiemenhöhle und enthält auch noch bei mehreren Gattungen (Isidora, Protancylus, Miratesta) eine oder mehrere Kiemenblätter, welche eine Faltenkieme darstellen. Meistens sind diese Falten verschwunden, die Kiemenhöhle ist durch den Gefäßreichtum der Wandung in eine Lunge verwandelt, welche aber auch unter gewissen Umständen sich mit Wasser füllen und der Atmung im Wasser dienen kann. Vorhof und Kiemen liegen vor dem Ventrikel des Herzens; diese Schnecken sind sonst prosobranch, nur die Amphiboliden und Siphonariiden sind opisthobranch. Der gut ausgebildete Kopf trägt zwei kontraktile Fühler, an deren Basis die Augen gelegen sind. Der Schlundkopf ist in der Regel mit Kiefern, immer mit Radula ausgestattet. Der Kiefer ist unpaar, einfach oder dreiteilig. Der Magen hat wie bei den Steganobranchien einen starken Muskelmagen, in welchem aber Kauplatten (außer bei Auricula) fehlen.

Am zentralen Nervensysteme sind die Deuterovisceralganglien wohl entwickelt; die Pedalganglien werden durch drei Kommissuren verbunden, von denen die hinterste, welche in der Mitte einen Nerven abgibt, die parapedale ist. Die Aorta anterior verläuft zwischen dem visceralen und pedalen Schlundringe hindurch, und zwar über die Pedalganglien hin. Das Lacaze-Duthier'sche Organ nahe dem Pneumostome ist ein eingestülptes Säckchen, welches so wenig mit dem Ophradium etwas zu tun hat wie die Kieme mancher Branchiopneusten mit dem Ctenidium, und homopleur innerviert wird. Bei Siphonaria ist der Genitalapparat dial mit einer Samenblase und mit einem erektilen Penis, welcher durch eine Flimmerrinne mit der Genitalöffnung verbunden ist. In dieser Hinsicht kommen jedoch merkwürdige Verschiedenheiten vor. Bei Siphonaria liegt der Penis nahe an der Genitalöffnung, ebenso bei Amphibola. Bei den Auriculiden besteht eine Flimmerrinne oder ein von dieser abgeschnürtes vas afferens. Bei den Lymnaeiden und Verwandten liegt das vas afferens in der Körperwand oder es rückt aus dieser in die Leibeshöhle.

Die Entwicklung vollzieht sich innerhalb der Laichmasse ohne nennenswerte Metamorphose, dagegen kommt es bei den marinen Auriculiden zur Bildung einer freien Larve, welche ganz derjenigen der Steganobanchien entspricht. Auch Siphonaria besitzt eine mit gedeckelter Schale ausgestattete Larve.

Die Branchiopneusten, welche geologisch in der Sekundär-epoche auftreten, sind zumeist Süßwasserbewohner. Sie leben von Pflanzenkost. In Meer- und Brackwasser leben die Amphiboliden, Siphonariiden und die Mehrzahl der Auriculiden. Archaische Charaktere im Baue des Nervensystemes und des Geschlechtsapparates usw. lassen Amphiboliden und Siphonariiden als Gruppen erkennen, welche den marinen Steganobanchien nahe stehen, aus denen die Branchiopneusten hervorgingen. Das gilt zum Teil auch für die marinen Auriculiden, welche sich durch freischwimmende Larven und Flimmerrinne zwischen Genitalöffnung und Penis den Steganobanchien sehr nähern aber prosobrach sind. Uebergangsformen von der Opisthobanchie der Steganobanchien zu der Prosobanchie der Branchiopneusten scheinen bis jetzt nicht bekannt zu sein.

Die Anknüpfung der Branchiopneusten an die Stegano-

branchien ist eine augenscheinliche, dagegen gibt es keine Brücke, welche von den Branchiopneusten zu den Nephropneusten leitet. Man findet zuweilen in Abhandlungen und Lehrbüchern die sonderbare Angabe, die Gattung *Succinea* bilde einen Uebergang in dem oben angeregten Sinne. Die Schale von *Succinea* ist nicht leicht von jener der *Limnaea* zu unterscheiden, der Kiefer von *Physa* hat am oberen Rande ein Faserbündel, welches man dem akzessorischen Kieferfortsatze von *Succinea* hat vergleichen wollen, und die beiden Genitalöffnungen von *Succinea* liegen gesondert aber neben einander. Das sind gewisse äußere Aehnlichkeiten, welche den Laien täuschen können. Der Malakologe kommt weder in bezug auf die Schale noch in anatomischer Hinsicht in die Gefahr, sich zu irren.

Der Genitalapparat ist der typische der Nephropneusten mit pyxikaalem Penis (cf. H. v. Ihering op. 19, 1877), und das Gebiß ist bei *Succinea* dasjenige der Heliceen. Ueberhaupt kann *Succinea* nicht von den anderen Nephropneusten mit elasmognathem Kiefer und solchen auch mit anderer Kieferform abgetrennt werden. Solche dilettantische Entgleisungen sind immer das Werk von Zoologen der alten Schule, welche von den Begriffen Gastropode und Pulmonate nicht loskommen können und die Wege nicht sehen, welche zur Scheidung des Fremdartigen und zur Vereinigung des natürlich zusammengehörenden führen, die genetische Detailforschung durch Forscher, welche systematisch wie anatomisch mit Mollusken vertraut und imstande sind, auch über deren palaeontologisches Auftreten sich ein Urtheil zu bilden.

8. Ordnung: Nephropneusta v. Ihering 1876.

Pulmonata stylommatophora A. Schmidt 1855.

Luftatmende nackte oder beschaltete Schnecken des Landes. Nur die Onchidiidae sind amphibisch und leben im Meere. Die Schale ist in der Regel groß genug, um das Tier ganz aufzunehmen. in anderen Fällen (*Testacella*, *Daudebardia*, *Vitrina* u. a.) klein und mehr oder minder bedeutungslos. Die Schalen sind immer ungedeckelt, nur embryologisch kommt ein Operculum der Larvenschale zur Anlage bei *Onchidium* und *Parmacella*. Zuweilen umwächst der Mantelrand die Schale, so daß sie eine innere wird (*Limax*), doch gibt es auch

primäre Schalenlosigkeit. Der Mantel, welcher bei *Limax* und *Arion* klein und schildförmig ausgebildet ist, bedeckt bei *Onchidium* und *Vaginulus* den Körper ganz. Bei den Gattungen *Onchidium*, *Vaginulus*, *Arion* sind die Retraktormuskeln symmetrisch angeordnet, bei *Limax* und ähnlichen sekundär schalenlos gewordenen Nacktschnecken existiert ein einheitlicher Spindelmuskel wie bei den schalentragenden Landschnecken. Einem Teile der Nephropneusten eigentümlich ist die Fußdrüse, welche unter dem Munde sich öffnet.

Der Kopf ist wohl ausgebildet und mit zwei Paaren einstülpbarer Fühler versehen, von denen das obere Paar auf der Spitze die Augen trägt. In dem Schlundkopfe liegt ein unpaarer Kiefer, welcher nur den räuberischen *Agnatha* abgeht und eine mit sehr zahlreichen Zähnen besetzte *Radula*. In den Magen mündet die Leber, nur bei den *Onchidiiden* und *Vaginuliden* sowie bei *Triboniophorus* sind neben der großen hinteren noch zwei vordere kleinere Lebern vorhanden, was an Verhältnisse bei den marinen Nacktschnecken erinnert. Bei diesen archaischen Typen kommt auch ein Muskelmagen vor. Der After liegt bei *Onchidium* hinten median unter dem Mantel, sonst meistens an der rechten Seite bei dem Atemloche. Bei *Onchidium*, *Vaginulus*, *Janella*, *Testacella*, bei welchen die Lunge weit hinten liegt, ist der Vorhof hinter der Herzkammer gelegen, diese Schnecken sind *opisthopneumon* und *opisthobranch*. Hiervon abgesehen sind die *Nephropneusten* *prosobranch*. An dem Zentralnervensysteme sind bei den *Onchidiiden* noch die *Protovisceralganglien* erhalten und liegt nur ein *Deuterovisceralganglion* in der *Visceralkommissur*, indes bei den übrigen ersteres zum *Kommissuralganglion* geworden ist und in der *Visceralkommissur* 3 *Deuterovisceralganglien* liegen. Die *Pedalganglien* sind durch zwei *Kommissuren* untereinander verbunden, die *pedale* und die *subcerebrale*. Plate wies bei *Onchidium* auch die *paracerebrale* *Kommissur* nach.

Die *Aorta cephalica* tritt zwischen den visceralen und pedalen Ganglien hindurch in die Fußsohle. *Protovisceralganglion* und *Paracerebralkommissur* weisen *Onchidium* und *Vaginulus* den Platz von archaischen Formen an, wie das auch durch die Fühler der *Onchidien* geschieht, welche zwar schon

das Auge auf der Spitze tragen und durch den Retraktor rückziehbar aber noch nicht umstülpbar sind. Onchidium und Vaginulus erweisen sich auch durch ihre Lunge als die tiefststehenden Nephropneusten, denn bei ihnen ist die enge Lunge in die Körperwand eingebettet. Lunge und Niere sind getrennt, gehören aber zusammen, weil die Lunge nichts anderes ist als der modifizierte Endabschnitt des Ureter. Bei allen primitiven Nephropneusten öffnet sich die Niere in die Lunge. Eine Ausnahmestellung nimmt Onchidium ein, wo Lunge und Niere sich getrennt haben und letztere in den Enddarm sich öffnet, eine Abnormität, welche sonst bei Mollusken nirgends beobachtet wurde.

Der Ureter von *Helix* ist eine sekundäre Bildung (v. Ihering, op. 53, 1884). Der Genitalapparat ist bei den primitiven Nephropneusten (*Onchidiidae*, *Vaginulidae*) triaul, bei den höheren pseudodiaul, denn Brock wies nach, daß embryologisch das Geschlechtsorgan von *Helix* triaul ist. Am weiblichen Leitungswege ist nur eine Samenblase, das Receptaculum seminis oder die Spermatheca ausgebildet, außerdem kommt am Ende des Zwitterdrüsenganges ein Divertikel vor, die Vesicula seminalis. Von Anhangsdrüsen des weiblichen Leitungsweges kommt nur eine Eiweißdrüse vor, nicht die bei marinen Nacktschnecken neben dieser sich findende Schleimdrüse. Der Penis liegt bei *Onchidium* und *Vaginulus* weit ab von der Genitalöffnung, weshalb diese Gattungen als Ditremata bezeichnet werden. Eine lange Samenrinne verbindet Penis und Genitalöffnung bei *Onchidium*, von welcher sich aber ein vas afferens abgeschnürt hat, wogegen bei *Vaginulus* sich die Flimmerrinne nicht mehr erhalten hat. Bei *Vaginulus* bildet der erweiterte Endabschnitt des Ureters, die Lunge mit dem Enddarm zusammen eine Cloaque, so daß Exkremente und Urin in die Lunge entleert werden. Bei *Onchidium* hat die Lunge ihre Mündung (pneumostom) gesondert.

Der Ursprung der Nephropneusten, welche geologisch in der Carbonformation erschienen, ist noch in Dunkel gehüllt. Man hat anfangs meine Deutung ihrer Lunge als eines Endteiles des Ureters heftig zurückgewiesen. Dann aber kam Joyeux Laffuie mit der Erklärung, daß die Atmung der Onchidien „durch die Niere vor sich gehe“ und Plate sprach

ihnen eine echte Pulmonatenlunge zu. Sarassin versuchte die alte Schullehre zu retten. Er gab zwar zu, daß die Vaginuliden Nephropneusten sind, fügte aber hinzu, „die Stammformen der Pulmonaten sind nicht in diesen opisthopneumon Onchidiiden und Vaginuliden, sondern in prosobranchier- resp. tectibranchienartigen Vorfahren zu suchen“. Es ist ja klar, daß wir diese Vorfahren nicht kennen. Schon Onchidiidae und Vaginulidae sind recht bedeutend untereinander verschieden. In bezug auf diese Verhältnisse sind wir nur auf Vermutungen angewiesen, aber da wir bei archaischen Ichnopoden den Penis nahe bei der Genitalöffnung antreffen, später beide durch eine Flimmerrinne verbunden sehen, so scheint es klar, daß die enorm lange Flimmerinne der Onchidiiden eine sekundäre Erscheinung darstellt, mit welcher die Verlegung des Afters an den hinteren Pol des Körpers in Verbindung stehen mag. Andererseits müssen die Nephropneusten von opisthobranchen marinen Ichnopoden abstammen und es läßt sich, zumal angesichts des triaulen Genitalapparates, nicht sagen, ob nicht etwa dorididenartige Schnecken mit weit hinten gelegenen After in die Verwandtschaft der älteren Nephropneusten gehören. Das Verhältnis der schalentragenden und der primär nackten Gattungen können wir auch nicht überschauen — so wenig wie das Heer der nicht lebend erhaltenen Zwischentformen. Nur das scheint mir festzustehen, daß meine Ordnung der Nephropneusten wohl begründet ist und daß die Pulmonaten von Cuvier nicht annehmbar sind, weil in ihnen zwei verschiedene Gruppen unnatürlicher Weise zusammengeschmolzen werden. Bei den Branchiopneusten, deren Lunge einer Mantel- oder Kiemenhöhle entspricht, finden sich noch Kiemen vor, und wo sie fehlen tritt, z. B. im tiefen Wasser von Binnenseen, die Lunge wieder in den Dienst der Wasseratmung, denn sie wird mit Wasser gefüllt. Wäre die Lunge von Onchidium morphologisch eine Kiemenhöhle, so würde auch sie bei langem Aufenthalte unter Wasser als Kieme dienen, sie wird aber fest geschlossen. Alle diese Fragen sind durch meine Arbeiten nur aufgeworfen, gefördert und in Diskussion gebracht worden, sie müssen weiter verfolgt werden.

Die embryologische Untersuchung hat wenig Wichtiges

bei den Nephropneusten zutage gefördert. Bei *Onchidium* ist eine typische Nudibranchien-Larvenschale mit Deckel und Velum nachgewiesen, bei *Vaginulus* kann kaum von einer Metamorphose die Rede sein, die Larvenschale fehlt. Bei den typischen *Helices* kommen pulsierende Schwanz- und Nackenblasen vor, als Anpassungen an die Atmung im Eie. Nur eine wichtige Beobachtung danken wir der Embryologie, die Feststellung, daß der Lobus accessorius des Cerebralganglion durch Einsenkung eines Cerebraltubus entsteht, welcher nach Sarassin und F. Schmidt der Kopfgrube der Anneliden und Nemertinen entspricht. Andere Vorgänge, wie die gesonderte Anlage der Ganglien, sind cenogenetische Vorgänge, so daß F. Schmidt sich schwer im Irrtum befindet mit seiner Meinung: „daß die Entwicklungsgeschichte es ist, die den Entscheid zu liefern hat über die Frage nach dem morphologischen Werte der fraglichen Ganglien.“ Wie weit zurück ist die wissenschaftliche Zoologie noch, solange solche Gegensätze noch bestehen. Wirkliche phylogenetische Forschung freilich betritt solche Irrwege nicht.

Es ist nicht leicht, über die Entstehung der Lunge von *Vaginulus* und *Onchidium* eine zutreffende Vorstellung zu gewinnen. Aus der Niere von *Vaginulus* entspringt ein durch Windung dreischenkligter Ureter, welcher sich in die Lunge öffnet. Letztere öffnet sich mit dem Enddarme zusammen in einer Kloake. Bei *Vaginulus willeyi* münden nach Keller Rektum und Lunge gesondert, aber ein Divertikel der Lunge öffnet sich in das Rektum. Sarassin zeichnet für *V. dijiloleensis* auch dieses Divertikel, welches den amerikanischen Arten zu fehlen scheint. Nach Plates Darstellung öffnet sich bei *Onchidium* der kurze Ureter nicht in die Lunge, sondern in den Enddarm. Es liegt nahe zu vermuten, daß Plates Ureter dem Lungendivertikel von *Vaginulus* entsprechen möchte, dann würde nur noch eine Pore der Niere in die Lunge nachzuweisen sein, um die Befunde vergleichbar zu machen. Lassen wir vorläufig die Onchidiiden außer Betracht, so wird es unsere Aufgabe sein, die absonderlichen Verhältnisse von *Vaginulus* so zu verstehen, daß wir den primitiven Zustand herauschälen.

Die Kommunikation des Enddarmes mit Lunge oder Ureter

dürfte wohl auf einer sekundären Verwachsung beruhen, denn sie repräsentiert eine sonst bei Mollusken nicht anzutreffende Absonderlichkeit. Auch die Verschmelzung von Enddarm und Lunge resp. Ureter zu einer Kloake muß einen erworbenen Zustand repräsentieren. Sehen wir uns unter den übrigen Zitterschnecken nach Vergleichspunkten um, so kennen wir in *Phyllidia* und *Hypobanchiaea* (Cerambyx) protiaule Gattungen, bei welchen der After hinten median unter dem Mantelrande liegt wie bei Onchidiiden. Neben dem After liegt, wie immer bei den marinen Nacktschnecken, die Nierenpore und an ihrer Stelle treffen wir bei *Onchidium* die Lungenöffnung. Oeffnen wir die Lunge, so finden wir bei *Vaginulus* einen schmalen in die Körperwand eingebetteten Gang, die Lunge, wie eine Fortsetzung des Ureters. Lunge und Ureter haben die gleichen zirkulären Falten, die gleiche Vaskularisation durch Blutlakunen. „Die Faltenbildung der Lunge greift auch auf die Ureterschenkel über und verwischt die Grenze zwischen Ureter und Lunge“, sagt W. Keller von *Vaginulus*. Sinroth, Willey

Fig 9, nach Sarasin.

Uropneumatischer Apparat von *Vaginulus dijiloloensis*.

ren = Niere	di = Gang von der Lunge zum
pe = deren Perticarial-	Enddarm
	öffnung
ur = ureter	rec = Enddarm
pul = Lunge	cl = Kloake
	oe = deren Oeffnung

und andere Autoren trennen daher die Lunge und Ureter nicht. „Die Vaginuliden sind allerdings, wenn man die Sache so ansehen will, Nephropneusten“, bemerkt Sarasin. „Die Vagi-

nuliden sind also in gewissem Sinne nephropneust“, bemerkt Plate, welcher in Uebereinstimmung mit mir deren Beziehungen zu den Opisthobranchien anerkennt. Seiner Meinung, daß bei Phanerobranchien eine mediane posterodorsale Lage des Afters nicht vorkomme, stelle ich Genera entgegen, wo dieser Fall vorliegt, wie Janus und Proctonotus. In bezug auf die Gattung Atopos ergibt sich aus Simroths Untersuchungen die Herleitung der Lunge von der Niere. Ähnlich Philomycus.

Wenn die Onchidiiden von marinen Tectibranchien abstammten, würden sie bei der Atmung unter Wasser die Mantelhöhle mit Wasser füllen, wie die Limnaeen. Onchidiiden und Vaginuliden sind keine Vorläufer lebender Nephropneusten, aber Seitenzweige der Stammformen. Ihre Lunge ist nichts anderes als der modifizierte Endteil des Ureters oder der Kloake.

II. Klasse: Pteropoda Cuvier 1804.

Pelagische Schnecken des Meeres, beschalt oder nackt, mit hyalinem Körper und glasartiger Schale. Der Kopf ist nur bei den nackten Vertretern deutlich entwickelt. Der Fuß ist in seinem zentralen Teil schwach oder kaum ausgebildet, trägt aber seitlich je einen flügelartigen Schwimmlappen, das epipodium von Huxley, neuerdings als parapodium bezeichnet. Die Schale fehlt den Gymnosomata, ist eine innere, hyaline bei den Cymbuliiden, eine schwach kalkige äußere bei den übrigen Thecosomata, bei welchen die Schale von Spirialis mit einem Deckel verschließbar ist. Der Mantel birgt bei den beschalteten Arten eine Kieme in der ventral gelegenen Mantelhöhle, dem Gastrom. An dem zentralen Nervensysteme sind drei Paare von Ganglien zu unterscheiden und drei nach unten den Oesophagus umfassende Schlundkommissuren. Augen fehlen meistens, eine Otocyste ist vorhanden. Ein Wimperorgan in der Nähe der Mantelhöhle kann dem Lacazeschen Organe verglichen werden. Bei den Gymnosomata sind zuweilen zwei Tentakel als retraktile mit Saugnäpfen besetzte Fangarme ausgebildet. Im Schlundkopfe trifft man einen rudimentären Kiefer oder eine wohl entwickelte Radula. Der After liegt an der Basis der Flosse oder in der Mantelhöhle. Bei Pneumo-

dermon kommt neben dem Schlundkopfe ein ausstülpbares mit Haken besetztes Säckchen vor, welches an jenes der Chaetognathen erinnern. Das Herz, welches eine starke Aorta abgibt, liegt in einem Pericardium, in welches sich eine Pore der Niere öffnet. In bezug auf die Lage des Vorhofes gehören die Pteropoden zu den Opisthobranchien. Pelseneer zufolge geht die Aorta zwischen der pedalen Kommissur und der parapedalen hindurch, wie bei den Tectibranchien. Der hermaphroditische Genitalapparat ist mit einer Samenblase und einem Uterus ausgerüstet. Der eremokaula Penis liegt neben der weiblichen Geschlechtsöffnung. Die Larve ist in der Regel mit Schale und Velum versehen, bei den Gymnosomata ist die Larve verlängert und mit mehreren Wimperreifen umgürtet. Sichere fossile Arten kennt man aus dem Tertiär. Ob die den Pteropoden zugerechneten paläozoischen Schalen von Hyolithes, Tentaculithes, Conularia usw. wirklich den Pteropoden zugehören oder etwa den Cephalopoden, läßt sich kaum entscheiden.

Man hat früher die Pteropoden wegen des Vorkommens von saugnapftragenden Tentakeln gern den Cephalopoden verglichen. Ich selbst habe 1876 die Pteropoden noch den Arthromalakia zugesellt, aber schon 1877 (op. 18 p. 559) und 1880 (op. 38, 1880, p. 5) den Irrtum berichtigt. Später haben Boas und Pelseneer die Pteropoden als eigene Ordnung aufgelöst und den Tectibranchien eingereiht. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen. Es fehlen uns alle Anhaltspunkte zur Beurteilung der Stammformen der Pteropoden, auch ist es fraglich, in welchem Verhältnisse Thecosomata und Gymnosomata zu einander stehen. Vermutlich handelt es sich um eine uralte Gruppe.

Die Rückbildung des Fußes und die starke Entwicklung der Epipodien, die Anwesenheit von Chromatophoren und von Tentakeln, welche mit Saugnapfen besetzt sind, die Ausbildung einer ventralen Mantelhöhle, des Gastromes, sind Merkmale, welche die Pteropoden den Cephalopoden annähern und sie ebenso wie die seitlichen Hakensäcke im Munde usw. von den Steganobranchien entfernen. Müssen wir auch an einen gleichen Ursprung mit den Tectibranchien denken, so vermag doch keine Spekulation uns über die Unzulänglich-

keit unserer Kenntnisse in bezug auf die ausgestorbenen Zwischenformen hinwegzutäuschen.

Pelseneer hat in seiner Abhandlung über Klassifikation der Mollusken 1892 eine von der meinigen abweichende Auffassung vertreten und die Pteropoden ganz den Tectibranchien eingereiht. Da uns alle Zwischenformen fehlen, war das ein Vorgehen, welches man annehmen mag oder nicht. Tatsache ist eben doch, daß die Pteropoden durch die Anpassung an das pelagische Leben und auch durch Uebertragung von den uns unbekannten Stammformen Eigentümlichkeiten in Bau und Leben zur Schau tragen, welche sie auf den ersten Blick von den übrigen Ichnopoden scheiden. Man hat z. B. bei den Insekten die verschiedenen Gruppen der Neuropteren als gesonderte Ordnungen geschieden, obwohl ihr enger genetischer Zusammenhang nicht in Frage gezogen wird. Mit viel mehr Recht bleiben die Pteropoden von den Tectibranchien gesondert. Wie bei den Insekten muß auch bei den Mollusken die Scheidung der genetisch nicht enger verbundenen Gruppen des Systemes konsequent durchgeführt werden.

14. Naturphilosophische Schlußbetrachtungen.

Die vorausgehenden Erörterungen über Mantel und Schale haben uns einen Einblick gewährt in die Entstehung der Schale bei den Tectibranchien und verwandten Gruppen der Ichnopoden. Wir lernten die Anfänge der Schale kennen als funktionell bedeutungslose Gebilde, als kaum vergrößerte Larvenschale, deren Dimension zum Teil nur Bruchteilen eines Millimeters entspricht, oder als überwachsene innere Schale, welche in der durch Verwachsung geschlossenen und zeit-lebens erhaltenen embryonalen Schalendrüse ruht. Diese Erstlingsstufen sind von so geringfügiger funktioneller Bedeutung — oder ehrlicher gesagt, ohne solche —, daß sie ganz undenkbar Gegenstand natürlicher Zuchtwahl sein können. Wie aber kommt dann überhaupt die Bildung einer Schale zustande?

Den Weg, auf dem sich die Ausbildung der Schale vollzieht, sehen wir klar vor uns liegen; es ist ein Larvenorgan, welches statt abgeworfen zu werden, wie es ursprünglich die Regel war, ins Dauerleben übernommen wurde. Wenn aber

diese Uebernahme ohne funktionellen Gewinn für den Organismus vor sich ging, welches ist dann die Ursache, die Triebfeder dieses Entwicklungsganges?

Wir moderne Uebermenschen glauben vielfach das Gras wachsen zu hören und sind mit der Erklärung rasch bei der Hand. Für den zarten Körper der Mollusken ist der Besitz einer schützenden Schale ein enormer Gewinn, so argumentieren wir, ihre Ausbildung bezeichnet daher den Fortschritt auf der aufsteigenden Bahn. Das klingt sehr gut, so etwa wie eine Rechtfertigung des allwissenden Schöpfers, aber dessen Werk bedarf solcher Begründung nicht, die nur Menschenwitz ist und Stümperei. Für die Mollusken ist das ganz gleichgültig, ob sie als Weichtiere oder als Schalentiere ihren Weg durchs Leben gehen. Ungezählte Millionen von Jahren hindurch haben die Ichnopoden im älteren Paläozoikum ohne Schale existiert und viele von ihnen haben sich so bis auf unsere Tage erhalten und können als Nacktschnecken ebenso gut bestehen wie das große Heer der Würmer. Diesen Fortschrittsgedanken tragen wir in die Natur hinein, in welcher in Wahrheit ein stetes Werden und Vergehen besteht, aber neben „besser“ organisierten Wesen die primitiven Typen sich unverändert erhalten und oft die höchsten Spitzen der Entwicklung eher wieder dem Untergange anheimfallen als auf der Anfangsstufe verharrenden Geschöpfe.

Legen wir uns einmal die Frage vor, worin denn der Wert spezialisierter höherer Organisation besteht. Bleiben wir zunächst bei dem, was uns klar überschaubar ist. Nehmen wir die Modifikationen von Schloß und Schlüssel. Vom alten Holzschlosse zu dem aus Schmiedeeisen und endlich zu jenen moderner Koffer und Geldschränke gibt es eine immense Summe von Typen. Als niedere Formen mag man solche ausscheiden, die sich nicht lange halten, welche mit Nachschlüsseln leicht zu öffnen sind, jene aber, welche allen Bedingungen der Technik genügen, sind alle vollkommen. Worauf es ankommt, ist die tadellose Funktionierung, die absolute Zusammengehörigkeit von Schloß und Schlüssel. Ist dieser Forderung Genüge geleistet, so gibt es nur noch Wandlungen, aber keine Verbesserung, keine Vervollkommnung. Jeder Malakologe wird hier an den Schließapparat der Landschneckengattung *Clausilia*

denken. Immer entspricht Form und Lage des „Schließknöchelchen“, der terminal freien, federnden Leiste der gezähnelten Mündung, den Falten des Schlundes der Schale. Niedere und höhere Typen gibt es auf diesem Stadium nicht mehr. Vollkommenheit ist erreicht, sobald der Abschluß der Schalenmündung ein perfekter ist, Bau und Leistung in voller Harmonie stehen. Läge es im Plane der Schöpfung, durch allmähliche Vervollkommenung eine Rekordleistung zu erzielen, so müßte sie nach getaner Arbeit an diese Leistung nicht mehr rühren. Das ist aber nicht der Fall.

In meiner Arbeit über *Sacoglossa* (Nr. 117, 1892) habe ich diese Frage erörtert und über meine nie publizierten Clausiliastudien berichtet, durch welche ich nachwies, daß die Variation nicht nur die Skulptur der Schale und deren Schließapparat, sondern auch die ganze Anatomie ständig umwandelt. Bei der einen Gruppe ist dieses, bei der anderen jenes Organsystem konservativer und die Variationen, welche wir feststellen, sind ganz unwesentlich; sie betreffen Länge und Dicke einzelner Teile, die Einmündung eines Ganges höher oben oder mehr unten, die Form und Zahl der Zähne usw., alles unwesentliche Verhältnisse, aber die Variation ist da, sie hält nie ein, sie betrifft die inneren Organe so gut wie die äußerlich sichtbaren Teile. Der Darwinismus, wenn er die im Kampfe ums Dasein wesentlichen Charaktere zum Objekte der Selektion macht, übersieht ganz, daß die Variation nicht nur solche in die Augen fallende Merkmale betrifft, sondern alle Teile des Körpers. Ich bin daher von jeher ein Gegner des Darwinismus gewesen und habe in dem Buche über Regionenbildung der Wirbelsäule (Nr. 26, 1878) und in der *Sacoglossen*arbeit den Standpunkt des vergleichenden Anatomien scharf vertreten. Die Gegner haben diese unbequemen Darlegungen stets tot geschwiegen.

Es gibt konservative alte Typen wie etwa *Nautilus*, bei welchen die Variation wenig Bedeutung hat, andere Gruppen, bei denen sie im vollen Flusse uns vor Augen tritt, immer aber ist Gegenstand der Variation nicht nur das äußere Gerüst des Tieres, sondern auch die innere Organisation. Nicht selten betrifft diese Umwandlung Teile, die nebensächlich sind. Mit Freude beobachtet der Conchyliologe die herrliche Skulptur

und Färbung der Conusschale, aber diese glänzende Pracht der Schale ruht im Halbdunkel des Meeres unter einer dicken zottigen Epidermis. Das sind im Haushalte der Natur neben-sächliche Dinge, wertlose Spielereien des Bildungstriebes, von denen man noch eher annehmen könnte, ein gütiger Schöpfer habe sie zur Freude für die Krone der Schöpfung gebildet, als daß man sie der Selektion als Guthaben bucht. Deshalb habe ich auch noch keinen schaffenden Malakologen kennen gelernt, welcher dem Darwinismus Wert beigemessen hätte.

Im wesentlichen steht es auch mit den Entomologen so, wenn wir von dem sehr strittigen Mimicrygebiete absehen wollen. Auch hier ein Beispiel. Zu den wundervollsten Einrichtungen im Insektenkörper gehört der Stachel der Hymenopteren. Bienen und Wespen sind bekannte Beispiele, aber die sozialen Bienen von Brasilien sind stachellos. Ich habe nun nachgewiesen, daß embryonal der Stachel normal zur Anlage kommt, nur in der Entwicklung zurückbleibt. Die Bienen können auch ohne ihn leben. Wie aber soll man das verstehen, daß mit unendlicher Mühe ein Organ allmählich auf hohe Stufe entwickelt wird, welches dann wieder wie etwas Gleichgültiges preisgegeben wird? Vielleicht stammt der Stachel aus einer Zeit, in welcher durch ihn Spinnen, Raupen usw. getötet resp. betäubt wurden und ist er dann für Bienen, welche Pollen und Honig einsammeln, überflüssig geworden. Jedenfalls würde die Arbeitsbiene ebenso gut ohne Stachel existieren können wie ihre tropischen Verwandten *Melipona* und *Trigona*. Und doch stellt die Preisgabe einer so wertvollen Waffe gewissermaßen einen unüberlegten Schritt dar, denn bei den brasilianischen *Trigona* ist das Bedürfnis nach Verteidigung aufs Neue wieder erschienen. Mehrere Arten greifen den Menschen an und verwickeln sich in Haar und Bart oder gehen an die Augen und Ohren, andere sind in den Besitz eines ätzenden Drüsensekretes gekommen, welches sie in die kleine Bißwunde spritzen, wodurch sie den Namen Feuerkaker bekamen, oder sie sind im Besitze von enorm vergrößerten Kiefern.

Ein Seitenstück zu dieser Preisgabe mühsam errungener Organisationsstufen liefern uns unsere Gartenschnecken. Ich habe zuerst die Unterabteilung der Gattung *Helix* nach dem

Genitalapparate unternommen und dabei festgestellt, daß es Arten gibt, bei denen der Liebespfeil samt den zugehörigen Drüsen primär, andere, bei denen er sekundär fehlt. Dieser Pfeil ist ein großartiges Reizorgan bei der Begattung. Wie es aber Wilde z. B. in Neu-Guinea gibt, welche vor Ausübung des Coitus sich einen Dornenkranz um die Eichel legen, die übrige Menschheit aber solcher Reizmittel nicht bedarf, so ist auch der Liebespfeil bei *Helix* keine Notwendigkeit. Einfach oder doppelt, gerade oder gebogen, glatt oder mit schneidenden Kanten versehen, ist er einer fast zügellosen Variation preisgegeben, welche auch schließlich wieder zur Degeneration, zum Schwund führt.

Solche Erfahrungen müssen uns davor warnen, alle Details der Organisation für wesentlich zu halten. Wir beobachten Organe im Entstehen und Vergehen, wir sehen, wie ohne Eingreifen äußerer Einflüsse nur infolge innerer treibender Kräfte neue Arten und Gattungen entstehen, aber wir vermögen das Ziel, den Zweck aller der Vorgänge, nicht zu begreifen. Durch einen solchen Vorgang ist es gekommen, daß die Ampullariaarten von Amerika einen hornigen, diejenigen der Tropen der alten Welt einen kalkigen Deckel haben. Die lange räumliche Isolierung hat die Ausbildung dieses an sich gleichgültigen Gegensatzes begünstigt, das begreifen wir, -- warum aber hat die gesamte Masse aller Ampullarien in Amerika einen anderen Weg eingeschlagen als in Afrika oder Asien? Hier liegt eine in ganz bestimmter Richtung vor sich gehende Entwicklungstendenz uns vor. Ich kenne noch manche derartige Beispiele, aber der Durchschnitts-Systematiker forscht nicht, er beschreibt und ein Anhang mehr am Krebsbein bestimmt ihn schon eine neue Unterfamilie zu kreieren und so die ursprüngliche Zusammengehörigkeit zu verschleiern.

Solche Fälle ganz bestimmt gerichteter Entwicklung müssen in Zukunft mehr beachtet werden. Ich habe in meiner Arbeit über die Nudibranchien des Mittelmeeres eine Reihe von *Chromodoris*-arten nachgewiesen, in welcher, von kleineren zu größeren Arten fortschreitend, Kieme, Radula, Färbung usw. immer in gleichbleibender Richtung sich mehr und mehr modifizieren oder komplizieren.

Es ist unmöglich, sich eine solche planvolle Ausbildung,

von der neben wichtigen auch unwesentliche Teile des Körpers betroffen werden, ohne den schaffenden Willen vorzustellen. Wäre die Schöpfung ein einmaliger Vorgang gewesen, ja hätte ihr auch nur die Absicht zugrunde gelegen, durch allmähliche Vervollkommnung auf ein vorgestecktes Ziel loszuarbeiten, so hätte sie einmal ihr Ziel erreichen müssen. Das trifft aber nicht zu. Wir sehen den unerschöpflichen Born des Lebens immerdar an der Arbeit, wir sehen, wie eine mühsam erreichte Stufe sorglos wieder preisgegeben wird. Vor unseren Augen haben wir die Spezialisierung, die Vervollkommnung, aber auch den Rückschritt, die Degeneration bis zur Unkenntlichkeit. Manche Parasiten, Krebse wie Schnecken, sind wurmartige Gebilde geworden, deren Bau zum Teil schwer zu verstehen ist, deren systematische Verwandtschaft erst die Entwicklungsgeschichte erschlossen hat durch den Nachweis allbekannter Larvenformen.

Es ist erforderlich, alle diese Irr- und Kreuzwege der Schöpfung im Auge zu behalten, um nicht mit seinen Gedanken in eine falsche Richtung zu geraten. Als ich meine wissenschaftliche Karriere begann, schien es, als ob zwischen Naturwissenschaft und Glauben eine unüberbrückbare Kluft sich vertiefe. Ich ging von der so viel Gesundes bietenden Auffassung Leuckarts hinüber in das Lager von Haeckel und Gegenbauer, aber die Grundidee, welche mich heute beherrscht, muß schon damals in mir lebendig gewesen sein, denn in dem Streite zwischen Haeckel und Virchow, in dem begeisterte Propaganda und kühle Zurückhaltung miteinander kämpften, stand ich auf des letzteren Seite. Obwohl Gegner des Darwinismus, von jeher, habe ich doch in der Deszendenzlehre die Leuchte für alle meine Lebensarbeit gefunden und der Gegensatz, welcher in bezug auf Entstehung und Fixierung der Variation zwischen Haeckel und mir bestand, hat weder meiner Verehrung für den Meister noch seiner Teilnahme an meinem Schaffen ein Hindernis bereitet.

Zum Philosophen bin ich nicht geboren, und ich möchte mir nicht anmaßen, meinen Gedanken über metaphysische Fragen Wert beizulegen, aber ich würde es auch nutzlos finden, die Konsequenzen nicht zu ziehen aus dem, was ich hier erörtert habe. Je älter und wissender ich geworden, um

so klarer ist mir die Unmöglichkeit vor Augen getreten, mehr als die äußere Seite, als den Mechanismus der organischen Welt, des Lebens zu erfassen und ich komme zurück auf Hallers Ausspruch: „ins Innere der Natur dringt kein erschaffener Geist“. Diese Ueberzeugung von der Beschränktheit unseres Erkenntnisvermögens hat mich aber nie bedrückt, ich fühle mich vielmehr dem Geiste unseres Dichterfürsten nane, wenn er sagt:

Das schönste Glück des denkenden Menschen ist: Das Erforschliche erforscht zu haben und das Unerforschliche ruhig zu verehren.

Damit trifft mein Gedankengang in vieler Hinsicht zusammen mit jenem meines verehrten Kollegen, Pater Wasmann. Sei es mir verziehen, wenn ich hier in eine wissenschaftliche Studie Aeußerungen über die Weltauffassung eingefügt habe, welche, aus fast fünfzigjähriger Forscherarbeit erwachsen, nichts anderes sind, als ein Ausdruck des Bedürfnisses, welches der menschliche Geist empfindet, zu dem Wunder des Lebens und der Schöpfung in ein gesundes innerliches Verhältnis zu gelangen.

15. Nomenklatur-Bemerkungen.

Kaum ein anderes Gebiet der Zoologie ist in bezug auf seine Nomenklatur so schlimm daran, als die Malakologie. Im Nachrichtenblatte der Deutschen Malakozool. Ges. 1906, p. 1 bis 12, habe ich das Thema erörtert. Es gibt gewisse Nomenklaturregeln, welche uns in vielen Fällen helfen könnten, wollte man sie nur befolgen. Die Genusnamen sind lateinische Worte, oder wo es barbarische Namen sind, latinisiert. Wie kann man gleichwohl Namen wie Gari, Colibri beibehalten? Im allgemeinen sind grammatikalische Korrekturen unzulässig; für diesen Spezialfall aber würde als Regel genügen, durch angehängtes s die Silbe i zu latinisieren.

Schlimmer ist der Mißbrauch Namen zu dulden, welche Büchern entstammen, die nie publiziert worden sind, wie der Katalog von Link, welcher bis auf zwei Handexemplare des Autors in ganzer Auflage verbrannte. Händlerkataloge, Verkaufs- und Auktionsliste, Tageszeitungen und sonstige Ma-

kulatur sind keine literarischen Quellen, mögen sie nun anonym erschienen sein oder einen mutmaßlichen Autor haben. Auf diese Weise haben die Amerikaner Preislisten von Humphrey, Bolten usw. zu literarischen Quellen gemacht. Deutsche und französische Autoren haben das abgelehnt, ich glaube überhaupt die europäischen Kollegen. Wie dem auch sei: Makulatur ist keine wissenschaftliche Publikation.

Ein weiterer Sport fin de siècle ist die Ausgrabung irgend welcher alten nie beachteten Scharteken. Es existiert eine energische Strömung zur Abwehr solcher Kalamität, welche solche vor 1830 erschienenen mehr oder minder wertlosen Lehrbücher der Zoologie für verjährt erklärt, wenn sie 30 Jahre lang nie beobachtet worden sind. Es wäre Zeit, solche und ähnliche Fragen ernster vorzunehmen. Unter allen Umständen ist es Pflicht jedes verständigen Menschen, sich der Konfusion in Nomenklaturfragen so lange zu widersetzen als möglich und Aenderungen nur anzunehmen, wo sie nicht zu vermeiden sind. Leider gibt es solcher Fälle eine ganze Anzahl; auf sie muß ich hier näher eingehen.

Die schöne große marine Nacktschnecke, welche allgemein als *Tethys leporina* bekannt ist, wurde von Linné 1767 benannt, wogegen derselbe Autor den gleichen Gattungsnamen 1758 für den *Lepus marinus* benutzt hat, welcher allgemein als *Aplysia* bekannt ist. Es muß demnach, wie Pilsbry richtig dartut, für die Tectibranchie der Name *Tethys* 1758 bleiben, wogegen die große Nudibranchie den Namen *Phoenicurus* 1819 erhält, wozu also *Tethys* L. 1767 *Rudolphi* synonym ist.

Ich habe (Nachrichtsbl. d. D. Malakozool. Ges. 1907, p. 219f.) diese Verhältnisse erörtert, es geschah daher nicht aus Unkenntnis, wenn ich die in der Literatur allgemein benutzten Namen *Tethys* aut. und *Aplysia* aut. weiter behielt, gelegentlich auch *Umbrella* für *Umbraculum* benutzte. In einer Liste der Nacktschnecken benutze ich die zoologisch richtigen Namen, in einer anatomischen Studie, wie der vorliegenden, muß ich sehr befriedigt sein, wenn der Leser von diesen Seeschnecken überhaupt etwas weiß; wenn ich aber statt Hase Rebhuhn und statt Katze Gemse schreibe, so wird er mich nicht verstehen. Es ergibt sich die Notwendigkeit, in der vergleichend-anatomischen Literatur die seit hundert Jahren üb-

lichen Namen nicht leichthin aufzugeben und das läßt sich machen, wenn wir statt *Phoenicurus* Rud. schreiben *Tethys* aut. und statt *Tethys* L. schreiben *Aplysia* aut. Damit ist gesagt, daß die Literatur bis auf die Neuzeit unter den angeführten Worten ein anderes Tier verstand als dasjenige, was der moderne Systematiker darunter versteht. Wenn eben die Systematiker weder Ausweg noch Einigung finden, so ist der Morphologe berechtigt, sich um die ganzen Nomenklatur-Wirren nicht zu kümmern und beispielsweise unter *Tethys* noch immer die große Nudibranchie zu verstehen, welcher im zweiten Jahrhundert zoologischer Wissenschaft dieser Name noch lange gehörte — vielleicht auch in Zukunft gehören wird.

Mainkur (Kreis Hanau), 30. November 1921.

Ausgegeben: 1. Jan. 1922.

Inhalts-Uebersicht.

	Seite
1. Einleitung	1
2. Das Nervensystem der Cochliden	13
3. Das Nervensystem der Ichnopoden	20
4. Phylogenetische Bemerkungen über das Nervensystem von Cochliden und Ichnopoden	29
5. Die Augen	34
6. Das Gehörorgan	36
7. Die Sinnesorgane von Kiemen- und Lungenhöhle	39
8. Mantel und Schale	40
9. Die Torsionstheorie	53
10. Die Nieren	56
11. Der Genitalapparat	57
12. Die Phylogenie der Mollusken	59
13. Das System der Mollusken	70
1. Subphylum Amphineura v. Ih.	73
2. Subphylum Arthromalakia v. Ih.	74
1. Klasse Scaphopoda Bronn	77
2. Klasse Cephalopoda Cuv.	77
3. Klasse Lamellibranchia Blvl.	79
4. Klasse Cochlides v. Ih.	80
1. Ordnung Zeugobranchia v. Ih.	83
2. Ordnung Docoglossa Trosch.	83
3. Ordnung Anisobranchia v. Ih.	84
3. Subphylum Platymalakia v. Ih.	85
1. Klasse Ichnopoda v. Ih.	89
1. Ordnung Protocochlides v. Ih.	90
2. Ordnung Phanerobranchia v. Ih.	91
3. Ordnung Protriaula v. Ih.	92
4. Ordnung Sacoglossa v. Ih.	94
5. Ordnung Pleurobranchia v. Ih.	95
6. Ordnung Steganobranchia v. Ih.	96
7. Ordnung Branchiopneusta v. Ih.	97
8. Ordnung Nephropneusta v. Ih.	99
2. Klasse Pteropoda Cuv.	105
14. Naturphilosophische Schlußbetrachtungen	107
15. Nomenklatur-Bemerkungen	113

Druckerei P. Hartmann
Schwanheim a. Main.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00563 9042