

C. diffusa (Vahl) R. Br. und *C. decussata* (Roxb.) R. & Sch. (DC. prodr. IX, p. 64), die beide auch aus Afrika bekannt sind, unterscheiden sich von der obigen Art sofort durch die nur die halbe Länge der Kronröhre erreichenden Kronlappen.

Ich schliesse damit diesen I. Beitrag zur Kenntniss afrikanischer Gentianaceen, um dann in einem spätern zweiten auch noch die übrigen afrikanischen Vertreter dieser interessanten Familie einer Untersuchung zu unterziehen.

Zürich, im November 1891.

Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden.

Von

Arnold Lang

mit 22 Figuren im Text.

1.

Bütschli¹⁾ hat die Chiastoneurie, d. h. die Kreuzung der beiden Pleurovisceralconnective der Prosobranchier unter folgenden drei Voraussetzungen erklärt:

1. Die Vorfahren der Prosobranchier waren symmetrische Thiere; ihre Mantelhöhle lag hinten am Eingeweidesack, somit natürlich auch der palleale Organ-

¹⁾ Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gasteropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morph. Jahrb. Bd. XII 1886.

complex, d. h. der Complex der in der Mantelhöhle liegenden Organe: Ctenidien (Kiemen), Osphradien (Geruchsorgane), Nephridialöffnungen, Genitalöffnungen und — im Centrum des Complexes in der Medianlinie — der After.

2. Die Visceralcommissur oder das Visceralganglion lag unter dem Darm.

3. Der Pallealcomplex wanderte allmählich von hinten nach vorn und zwar der rechten Körperseite entlang.

Unter diesen Voraussetzungen muss der Bütschli'sche Erklärungsversuch der Chiastoneurie als vollständig glücklich gelten. Die Figuren 9—12 pag 349 und ihre Erklärung erläutern ihm hinreichend.

Als erklärt kann auch gelten die rechtseitige Lage des Pallealcomplexes bei den Tectibranchiaten unter den Opisthobranchiaten. Bei diesen hat der Pallealcomplex bei seiner Verschiebung nach vorn die vorderständige Lage noch nicht erreicht. Die Visceralconnective sind in Folge dessen nicht gekreuzt.

Bütschli hat durch seine Hypothese nicht erklärt

1. diejenige Asymmetrie der Gasteropoden, die durch das Verschwinden des einen Ctenidiums, des einen Osphradiums, der einen Nierenöffnung bedingt wird.

2. Die Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale, speciell die Aufrollung in einer rechts- oder links-gewundenen Spirale.

3. Die Beziehungen zwischen der Art der Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale einerseits und der speciellen Asymmetrie der asymmetrischen Organe (Ctenidien, Osphradien, Nephridien, After, Genitalorgane) anderseits.

4. Hat Bütschli den Grund der Wanderung des Pallealcomplexes nach vorn nicht ermittelt.

2.

Wir wollen zunächst die 3 Voraussetzungen, unter denen der Bütschli'sche Erklärungsversuch zutrifft, von alten und neuen Gesichtspunkten aus beleuchten.

Erste Voraussetzung. Dass die Vorfahren der Gasteropoden symmetrische Thiere waren, darüber wird wohl eine Discussion unnöthig sein. Alle Mollusken mit Ausnahme eben der Gasteropoden sind symmetrische Thiere: die Amphineuren, die Lamellibrauchier, die Scaphopoden und die Cephalopoden.

Die Annahme, dass der Pallealcomplex hinten lag, ist ebenfalls wohl begründet. Bei allen symmetrischen Mollusken liegt der After als Centrum des Pallealcomplexes hinten in der Mittellinie. Bei allen symmetrischen Mollusken liegen die Nephridial- und Genitalöffnungen hinten, symmetrisch zu beiden Seiten des Afters. Wo bei den symmetrischen Mollusken die Ctenidien und Osphradien sich erhalten haben, liegen sie symmetrisch auf der Hinterseite des Eingeweidesackes. So bei den Cephalopoden, so bei denjenigen Lamellibranchien, die als die ursprünglichsten gelten müssen, nämlich bei den Protobranchiata Pelsener's (Nucula, Leda, Solenomya), so selbst bei einigen Chitoniden und denjenigen Solenogastres, die noch Kiemenrudimente besitzen.

Bei zahlreichen Chitoniden findet sich jederseits in der Mantelfurche eine von vorn nach hinten reichende Reihe von Kiemen (Fig. 1 a). Ob die Vielzahl der Chitonidenkiemen eine ursprüngliche ist oder ob sie durch Hinzutreten neuer Kiemen zu zwei oder wenigen ursprünglich hinten gelegenen zu Stande gekommen ist, ist auch nach der neuesten Arbeit von Blumrich¹⁾ noch eine

¹⁾ Das Integument der Chitonen. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. 52. Bd. 1891.

offene Frage. Für uns ist hier von Bedeutung, dass, wenn die Kiemenreihe sich nicht in der ganzen Länge der Mantelfurche erstreckt, sie sich, wie dies bei einigen Chitonarten und Chitonellus der Fall ist, im hintern Theile dieser Furche vorfindet. Fig. 1, B und C.

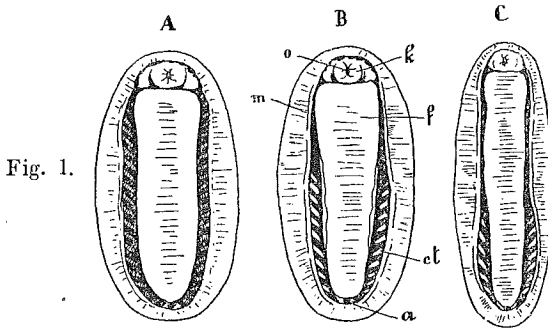


Fig. 1.

Schematische Darstellung der Kiemenverhältnisse bei den Chitoniden-
m Mantel, o Mund, k Schnauze, f Fuss, ct Ctenidien, a Anus.

Entsprechend der hinterständigen Lage des Palleal-complexes ist bei den symmetrischen Mollusken die Mantelfalte, welche die Basis des Eingeweidessackes rings umsäumt, hinten, wo sie den Pallealcomplex bedecken muss, am breitesten, d. h. hier vertieft sich die Mantelfurche zur eigentlichen Mantelhöhle.

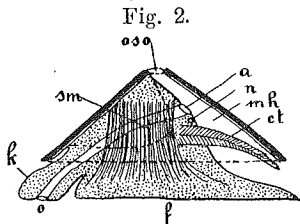
Bezüglich der zweiten oben angeführten Voraussetzung besteht nach wie vor die unbeseitigte Schwierigkeit, dass bei den Amphineuren die Commissur zwischen den Pleurovisceralsträngen über dem Enddarm hinwegzieht. Dagegen ist hervorzuheben, dass bei allen andern symmetrischen Mollusken das Visceralganglion, wie bei den Gasteropoden, unter dem Darm liegt.

Die dritte Voraussetzung wollen wir in einem besondern Paragraphen erörtern.

3.

Ursache der Verschiebung des Pallealcomplexes von hinten nach vorn: Wenn sich der Pallealcomplex in der rechtseitigen Mantelfurche von hinten nach vorn verschoben hat, so hat die Chiasmoneurie zu Stande kommen müssen; die ursprünglich linke Hälfte des Complexes hat zur jetzigen rechten — und umgekehrt — werden müssen. Das rechte Pleurovisceralconnectiv hat zum Supraintestinalconnectiv, das linke zum Subintestinalconnectiv, das ursprünglich rechte Parietalganglion zum Supraintestinalganglion, das ursprünglich linke zum Subintestinalganglion werden müssen. Warum aber hat die Verschiebung des Pallealcomplexes stattgefunden? Wir wollen versuchen die Frage in befriedigender Weise zu lösen.

Wir haben uns die symmetrische Stammform der Gasteropoden (mit hinterständiger Mantelhöhle und in dieser liegendem symmetrischen Pallealcomplex) als ein dorsoventral abgeplattetes Thier mit breiter Kriechsohle des Fusses, schnauzenförmigem Kopf mit Tentakeln und



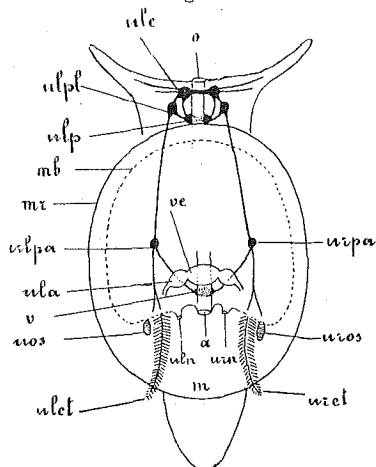
Hypothetischer Urgasteropod von der Seite. o Mund, k Kopf, sm Schalenmuskel, oso obere Schalenöffnung, a Anus, n Nierenöffnung, mh Mantelhöhle, ct Ctenidium, f Fuss.

Augen und ziemlich flacher, napfförmiger die Rückenseite des Körpers bedeckender Schale vorzustellen. Das äussere Aussehen glich also einer Fissurella oder einer Patella oder einem Chiton, wenn man sich bei letzterem die gegliederte Schale durch eine einheitliche ersetzt denkt.

Der Körper dieser Stammform war also nur vom Rücken her durch die Schale geschützt. Den Schutz der Unterseite besorgte die harte Unterlage, auf der die Thiere langsam kriechend sich bewegten und welcher sie ihre

Rückenschale durch die Contraction eines kräftigen auf dem horizontalen Querschnitt hufeisenförmigen Schalenmuskels fest andrücken konnten. Bei fest angedrückter

Fig. 3.



Hypothetischer Urgasteropod von oben. o Mund, ulc, ulpl, ulp = ursprünglich linkes Cerebral-, Pleural- und Pedalganglion, ulpa, urpa ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Parietalganglion. ula ursprünglich linker Vorhof des Herzens, uos, uros ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Osphradium (Spengel's Organ), ulet, uret ursprünglich linkes und rechtes Ctenidium (Kieme), mb Mantelbasis, mr Mantelrand, m Mantelhöhle, v Visceralganglion, ve Herzkammer, a Anus.

Schale, sich nachweislich sekundär abgeändert hat) dadurch aus, dass die die Eingeweide bedeckende Rückenintegument hoch bruchsackartig als Eingeweidesack ausgestülpt und dementsprechend die in ihrer Gestalt mit dem Eingeweidesack übereinstimmende Schale hoch thurm-förmig ist. Jede abgewickelte Schneckenschale ist in der That hoch thurm-förmig.

Man wird gewiß nicht fehl gehen, wenn man als

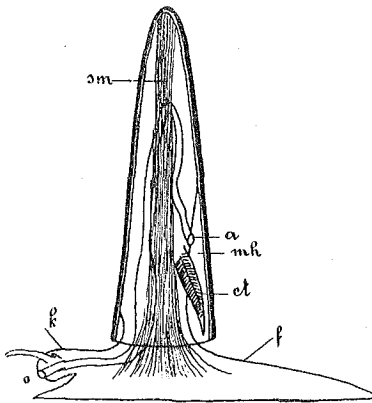
Schale vermittelte ein vom hintern Mantel- und Schalenrand ausgehender Mantel- und Schalenschlitz die Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt (Aus- und Einströmen des Athemwassers, Entleerung der Excrete, Excremente, Geschlechtsprodukte).

Im Gegensatz zu dieser Stammform zeichnen sich alle bekannten Gasteropoden (wenn man von solchen absieht, deren Körpergestalt, wohl meistens in Zusammenhang mit der

Rudimentation der

Grund der Entwicklung einer solchen Schale und des von ihr beherbergten Eingeweidesackes den vermehrten Schutz des Körpers bei entwickelterem Kriechvermögen ansieht. Der ganze Weichkörper kann jetzt in der Schale geborgen, in sie zurückgezogen werden und zur Vermehrung des Schutzes bildet sich häufig noch zum Verschluss der Schalenöffnung bei zurückgezogenem Thier der Deckel am Fusse aus. Der Schalenmuskel der Stammform dient jetzt nicht mehr dazu, die Schale an die Unterlage anzupressen, sondern dazu, Kopf und Fuss in die Schale zurückzuziehen. Er wird zum Spindel-muskel (Fig. 4 sm).

Fig. 4.



Zum Zwecke vermehrter Schärfe bei der nun folgenden Beweisführung wollen wir die für die Gasteropodenschale in Betracht kommenden Momente gesondert behandeln.

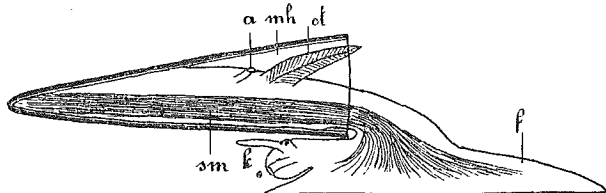
Das erste und wichtigste ist die dorsalwärts gerichtete hoch thurmformige Verlängerung der Schale. Dadurch wird aus der Napfschale der Stammform eine hoch kegelförmige, ähnlich derjenigen von Dentalium.

Würde nun eine solche Schale von der Schnecke senkrecht getragen (Fig. 4), so würde sie sich beim ruhenden Thiere im labilen Gleichgewicht befinden, das bei der Bewegung und bei den geringsten äussern Druckwirkungen gestört würde. Ausserdem wäre die Lage

einer senkrecht getragenen, hoch thurmformigen Schale bei der Fortbewegung aus unmittelbar einleuchtenden Gründen so ungeschickt und unbehülflich wie möglich.

Nehmen wir nun an, die Schale wird geneigt getragen und discutiren wir die verschiedenen Möglichkeiten.

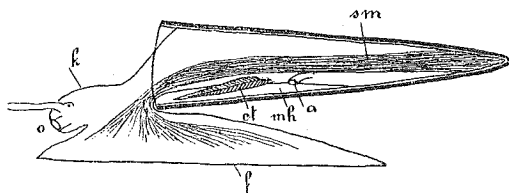
Fig. 5.



1. Die Schale wird nach vorne geneigt getragen (Fig. 5). Diese Lage ist die denkbar ungünstigste für die Locomotion, für die Funktion des Mundes und für die der Sinnesorgane am Kopfe.

Diese Lage ist die denkbar günstigste für die Funktion der Organe des hinten, jetzt oben liegenden Pallealcomplexes. Denn diese Stelle ist diejenige des geringsten Druckes der Eingeweide und speziell des Spindel-muskels auf die Mantelhöhle. Der jetzt nach unten erfolgende Druck der Eingeweidemasse wäre im Gegentheil der Erweiterung der Mantelhöhle günstig.

Fig. 6.

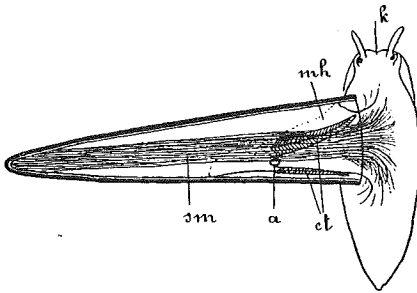


2. Die Schale wird nach hinten geneigt getragen (Fig. 6). Diese Lage ist die denkbar gün-

stigste für die Locomotion und die Funktion der Organe des allseitig frei gewordenen Kopfes.

Sie ist die denkbar ungünstigste für die Funktion der Organe des hinten, jetzt aber unter dem Eingeweidesack liegenden Pallealcomplexes. Die Mantelhöhle hat den ganzen Druck der Eingeweidemasse und besonders des Spindelmuskels auszuhalten; sie wird zusammengedrückt, die Circulation des Athemwassers in der Mantelhöhle wird gehindert oder doch erschwert, ebenso die Entleerung der Excrete, Excremente und Geschlechtsprodukte.

Fig. 7.



3. Es bleibt die Möglichkeit, dass die Schale nach der rechten oder linken Seite geneigt getragen wird (Fig. 7). Dies ist sowohl für den Kopf und die Locomotion, wie für

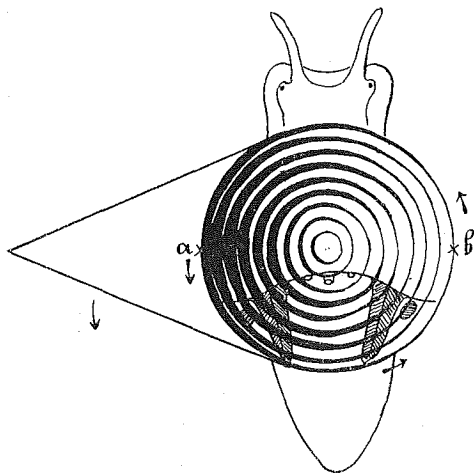
den Pallealcomplex weder die günstigste noch die ungünstigste Lage. Es ist eine denkbare Mittel-lage.

Bei Einnahme dieser Lage der Schale und des Eingeweidesackes ist zugleich ein todter Punkt überwunden. Es werden jetzt Verschiebungen möglich, durch welche die Schale die beste Lage für die Bewegung und für die Funktionen der Kopforgane einnehmen und die Mantelhöhle die beste Lage für die Ausübung der Funktionen des in ihr liegenden Pallealcomplexes gewinnen kann.

Nehmen wir an, die Schale wird nach der linken

Seite geneigt getragen (Fig. 8), so ist der Druck, der auf der hinten liegenden Mantelhöhle lastet, in den ver-

Fig. 8.



Schematische Darstellung der Druckverhältnisse des Eingeweidesackes für den Fall, dass derselbe mit der Schale nach links geneigt getragen würde. Die Dicke der concentrisch verlaufenden Kreislagen solle die Stärke des Druckes andeuten. a Stelle des grössten Druckes, b Stelle des geringsten Druckes. Die Pfeile geben die Richtung der eintretenden Verschiebungen an. Man sieht, dass die linke Seite des Pallealcomplexes einem stärkeren Druck ausgesetzt wäre, als die rechte.

schiedenen Bezirken der Mantelhöhle ein ungleicher. Er ist am grössten an der linken Seite der Mantelhöhle und wird fortschreitend kleiner bis zur rechten Seite. Es wird auf die Mantelhöhle von links vorne ein Druck ausgeübt, welcher den Pallealcomplex nach rechts — *sit venia verbo* — herausquetscht. Dabei ist noch besonders zu betonen, dass jetzt die Stelle des geringsten Druckes, ja die Stelle des grössten Zuges nach unten, auf der rechten, jetzt obern Seite des Eingeweidesackes liegt. Hier wird es der Mantelfurche am leichtesten sich zu vertiefen, geräumiger zu werden. Tritt dies ein, so be-

kommen jetzt die von links her verdrängten Organe des Pallealcomplexes Platz um nach rechts und vorn auszuweichen. Dieses ist aber der erste Anfang einer Verschiebung des Pallealcomplexes in der rechtsseitigen Mantelfurche nach vorn. Bei der geringsten Verschiebung auf der rechten Seite nach vorn kann aber die Schale und der Eingeweidesack wieder um ein Weniges von der seitwärts nach links geneigten Lage in die nach hinten geneigte Lage übergehen, welche wir als die denkbar günstigste für die Locomotion und die Funktion der Kopforgane erkannt haben.

Lassen wir diesen Vorgang sich allmählich vollenden, so nimmt schliesslich die Schale und der Eingeweidesack in der That die denkbar günstigste nach hinten gerichtete Lage ein und ebenso der allmählich in der rechten Mantelfurche nach vorn gerückte Pallealcomplex, Dieser letztere liegt also jetzt vorn an der Oberseite des nach hinten geneigten Eingeweidesackes, also an der Stelle des geringsten Druckes nach oben oder besser des grössten Zuges nach unten, an der Stelle, wo sich die Mantelfurche am leichtesten zur Mantelhöhle vertiefen und erweitern kann, wo die Pallealorgane am leichtesten und ungehindertsten ihren Funktionen obliegen können.

Die charakteristische Lage der Schale und des Pallealcomplexes der Gastropoden ist jetzt erreicht. Zugleich hat sich die Chiastoneurie und die inverse Lage der Organe des Pallealcomplexes ausgebildet.

4.

Bildung eines in einer Ebene gekrümmten Eingeweidesackes und einer entsprechenden Schale. Dieses ist das zweite, zum Zwecke der Schärfe der Beweisführung gesondert zu betrachtende Moment.

Nimmt der Gasteropodeneingeweidesack die allein geeignete geneigte Lage ein, so wird sich, sollen nicht Knickungen und Zerrungen eintreten, seine Kegeligkeit verändern. Die nunmehrige Oberseite wird gewölbt werden, die Unterseite eingekrümmt. Diese Gestalt kommt durch stärkeres Wachstum des Integumentes des Eingeweidesackes und des Mantels an der Seite zu Stande, welche bei der schief geneigten Lage des Eingeweidesackes der stärksten Streckung oder Zerrung ausgesetzt ist. Der Eingeweidesack wird in einer Ebene gekrümmt. Dieser Krümmung folgt natürlich auch die Schale, die den Conturen des wachsenden Eingeweidesackes folgt. Sie könnte auch aus dem Grunde nicht kegelförmig bleiben, weil ein grosser Theil des Rückenintegumentes (Basis des Eingeweidesackes) entblösst würde und bei der Grössenzunahme der von der Schale unbedeckten Körpertheile der Fall eintreten würde, dass diese Körpertheile nicht mehr vollständig in die Schale zurückgezogen werden könnten.

5.

Wachstum der Gasteropodenschale. Bevor wir zur Discussion des dritten Momentes übergehen, müssen wir das Wachstum der Gasteropodenschale betrachten. Dieses Wachstum ist von geometrischen Gesichtspunkten aus betrachtet ein dreifaches, nämlich ein Höhenwachstum, ein peripheres Wachstum und ein radiäres oder Dickenwachstum der Schalenwand. Das letztere fällt für uns ausser Betracht.

Das Höhenwachstum der der Einfachheit halber kegelförmig gedachten Schale geschieht in der Richtung von der Basis (Mündung der Schale) nach der Spitze.

Dieses Wachstum erfolgt durch fortschreitende Ablagerung neuer Zuwachsstreifen an der Basis (am Mündungsrand) von Seiten des fortwachsenden Mantelrandes.

Das periphere Wachstum bedingt die Vergrößerung der Peripherie der Basis, mit andern Worten, die Vergrößerung der Mündung der Schale.

Ist die Intensität des Höhenwachstums an allen Stellen der Peripherie der Basis des Hohlkegels gleich gross und gilt dasselbe für das periphere Wachstum, so vergrößert sich der Hohlkegel ohne seine Gestalt zu verändern.

Ist aber die Intensität des Höhenwachstums an der Peripherie der Kegelbasis eine ungleiche; nimmt sie von einem Punkte der Peripherie der kreisrund gedachten Basis, als dem Minimalpunkte, bis zu dem diametral gegenüberliegenden Punkte der kreisrunden Peripherie der Kegelbasis als dem Maximalpunkte jederseits symmetrisch zu — wobei aber die Intensität des peripheren Wachstums an der ganzen Peripherie dieselbe bleibt, d. h. wobei die Kegelbasis ihre kreisrunde Gestalt beibehält — so entsteht ein spiralgig aufgerollter Hohlkegel.

Liegen bei dieser Art des Wachstums die Maximal- und Minimalpunkte bei fortschreitendem Wachstum immer in einer und derselben Ebene, so entsteht eine in dieser Ebene, als der Symmetrieebene, aufgerollte symmetrische Schale.

Verschiebt sich aber bei fortschreitendem Wachstum der Maximalpunkt des Höhenwachstums aus der unmittelbar vorher bestehenden Symmetrieebene heraus z. B. nach links (wobei der Minimalpunkt sich nach der entgegengesetzten Richtung nach rechts verschiebt), so bilden die Maximalpunkte (und natürlich auch die Minimalpunkte) an der spiralgig aufgerollten Schale nicht eine gerade, sondern

eine spiralg gebogene Linie und die Kegelschale wird dann nicht in einer Ebene symmetrisch, sondern in einer Schraubenfläche asymmetrisch aufgerollt. In dem supponirten Falle würde nach der Terminologie der Conchyliologen eine rechts gewundene Schale entstehen.

Thatsächlich erfolgt das Wachsthum der Gasteropodenschale in dieser letzteren Weise.

6.

Das dritte Moment, das wir gesondert betrachten wollen, ist eben die Aufrollung der Gasteropodenschale in einer rechts- oder linksgewundenen Schraubenfläche. Nimmt der in einer Ebene gedrehte Eingeweidessack und die Schale bei fortschreitendem Wachsthum von der nach links geneigten Lage fortschreitend eine nach hinten geneigte Lage ein, so ist das identisch mit einer fortschreitenden Verrückung des Maximalpunktes des Höhenwachsthums nach links, und des Minimalpunktes nach rechts. Die nothwendige Folge davon ist die in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche aufgerollte Gasteropodenschale.

Dabei ist in Erinnerung zu bringen:

1) dass das periphere Wachsthum constant gleich bleibt, d. h. dass bei gleichbleibender Contur des wachsenden Mantelrandes auch die sich vergrößernde Schalenmündung die gleiche Form beibehält;

2) dass die Vergrößerung der Schale vom Mantelrande aus geschieht durch Bildung von Zuwachsstreifen, wobei die schon gebildete Schale als starres Gebilde ihre Form nicht mehr verändert;

3) dass sich der fortwachsende (Schalensubstanz absondernde) Mantelrand beim Wachsthum und beim allmählichen Uebergang von der nach links zu der nach

hinten geneigten Lage der Schale selbst nicht dreht, sondern seine Lage mit Bezug auf den übrigen Körper beibehält, dass also nur die Maxima und Minima der Intensität des Höhenwachsthum's sich am Mantelrand beim Wachsthum des Eingeweidesackes fortschreitend verschieben.

4) Nota bene, der strikte Beweis für die Entstehung einer rechtsgewundenen Schale ist bis jetzt nur für diejenige Zeit des ontogenetischen oder phylogenetischen Wachsthum's der Schale geliefert, während welcher die Verlagerung der Schale nach hinten und die des Palleal-complexes nach vorn erfolgt. Sind die für die Oekonomie des Thieres denkbar günstigsten Endstadien dieser Verlagerung, die vorderständige Lage der Mantelhöhle und die nach hinten gerichtete der Schale, erreicht, so tritt eine weitere Verlagerung, welche einer fortschreitenden Verschlechterung der Verhältnisse gleichkäme, nicht mehr ein. Es ist dann aber nicht ohne Weiteres ersichtlich, wesshalb bei aufgehörender Ursache die Wirkung noch fort-dauert, d. h. wesshalb von dem gegebenen Zeitpunkte an der Eingeweidesack und die Schale fortfahren, in einer rechtsgewundenen Spirale und nicht symmetrisch zu wachsen. Die Erklärung dieser Punkte weiter unten.

7.

Wir haben bis jetzt im Interesse einer schärferen Beweisführung drei wichtige, bei der Bildung des Eingeweidesackes und der Schale der Gasteropoden in Betracht kommende Momente gesondert betrachtet: 1) die Bildung einer hoch thurm förmigen Schale von kegelförmiger Gestalt; 2) die spiralige Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale und 3) die specielle Art der Aufrollung in einer rechts gewundenen Schraubenfläche. In Wirklich-

keit kamen alle drei Momente gleichzeitig zur Geltung, d. h. mit der fortschreitenden Hervorwölbung des Eingeweidebruchsackes ging Hand in Hand die Aufrollung in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche als Folge der Drehung des sich nach links neigenden Eingeweidesackes in die nach hinten geneigte günstigste Lage, wobei der Pallealcomplex rechts nach vorn verschoben wurde.

8.

Die ontogenetischen Forschungsergebnisse lassen sich zur Zeit für die hier vorgetragene Theorie nur in geringem Maasse verwerthen. Aber sie widersprechen ihr nicht. Vor allem ist die Thatsache hervorzuheben, dass der After (das Centrum des Pallealcomplexes) anfänglich hinten liegt. Er kommt ontogenetisch, worauf schon Bütschli mit Recht Gewicht gelegt hat, nach vorn zu liegen nicht durch eine active Wanderung, sondern dadurch, dass die rechtsseitige Strecke zwischen Mund und After im Wachsthum zurückbleibt, während die linksseitige allein weiterwächst. Es liegt aber nicht die geringste Schwierigkeit vor, diese Art der ontogenetischen Erreichung des Endzieles mit der Art der phylogenetischen Einklang zu bringen.

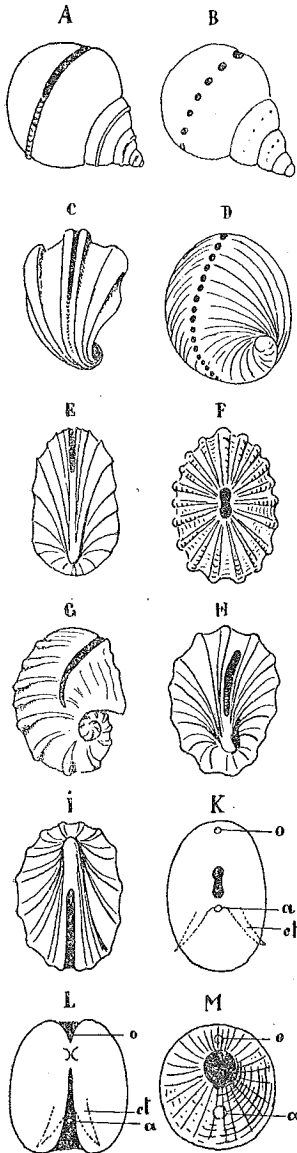
9.

Wir haben in unsern bisherigen Ausführungen die mechanisch geometrische Betrachtungsweise in den Vordergrund gestellt. Sie deckt sich und muss sich decken mit der utilitarischen Betrachtungsweise. Jede Veränderung in der skizzirten Richtung bedeutete eine Verbesserung in der Organisation, einen Vortheil, und hatte Chancen sich im Kampf ums Dasein zu erhalten. Die Ausbildung einer hoch thurmformigen Schale, die wir als den Ausgangspunkt der Entwicklung der Asymmetrie der kriechen-

den Gasteropoden erkannt haben, ermöglicht allein einen ergiebigen Schutz des gesammten Körpers und muss unter den bestimmten Verhältnissen als nützlich anerkannt werden, ganz abgesehen davon, dass die Gasteropoden sich tatsächlich hierin von ursprünglichen Mollusken, als welche mit vielem Recht die Chitoniden gelten, unterscheiden.

10.

Es könnte ein scheinbar gewichtiger Einwand gegen unsere Ansicht vorgebracht werden. Wenn die Asymmetrie des Gasteropodenkörpers in letzter Instanz von der Ausbildung einer hoch thurmförmigen Schale herrührt und wenn die specielle Asymmetrie im Nervensystem mit einer nach einer ganz bestimmten Richtung erfolgenden Aufrollung der Schale nothwendig zusammenhängt, wie verhält es sich dann mit Formen, wie z. B. *Fissurella*? Die *Diotocardiergattung Fissurella* gehört in der That zu den ursprünglichsten Gasteropoden, weil sich die Symmetrie im Pallealcomplex noch vollständig erhalten hat. Aber *Fissurella* besitzt ein asymmetrisches Nervensystem, hat die typische Chiastoneurie der Prosobranchier und trotzdem — eine flache, napfförmige, symmetrische Schale. Es gesellen sich also hier ursprüngliche Charaktere der innern Organisation zu scheinbar ursprünglichen Schalencharakteren. Letztere sind aber in der That nur scheinbar ursprüngliche, was sich systematisch und ontogenetisch nachweisen lässt. Nächste Verwandte von *Fissurella*, wie z. B. die uralte Gattung *Pleurotomaria* (Fig. 13 A), dann *Polytremaria* (Fig. 13 B) und *Scissurella* besitzen eine geräumige, spiralg aufgerollte, rechtsgewundene Schale. Die Schale wird flacher und die Aufrollung undentlicher bei *Haliotis* (Fig. 13 D) und z. Th. auch bei *Emarginula* (Fig. 13 C), bis sie



schliesslich bei *Fissurella* (Fig. 13 F) secundär wieder flach napfförmig und symmetrisch wird. Ja es durchläuft *Fissurella* ontogenetisch noch ein deutlich spiralig gewundenes Emarginulastadium (Fig. 13 G, H). Daraus schliessen wir mit aller in morphologischen Fragen erreichbaren Sicherheit, dass die äusserlich symmetrische *Fissurella* von Formen mit spiralig gewundener, hoher Schale abstammt. Ihre Rückkehr zu einer flachen, symmetrischen Mag in ähnlicher Weise auf der Anpassung an bestimmte biologische Verhältnisse beruhen, wie bei den Patelliden, Capuliden etc.

II.

Unser Erklärungsversuch scheint uns noch auf manche weitere bis jetzt nicht berührte Probleme der Molluskenmorphologie neues Licht zu werfen, so namentlich auf die Asym-

Fig. 13.

Schalen von A *Pleurotormaria*, B *Polytormaria*, C und E *Emarginula*, D *Haliotis*, F *Fissurella*, G und H Entwicklungsstadien der *Fissurella*-Schale, I Schale der umgedrehten Gasteropodenstammform mit marginalem Schalenschlitz, K idem mit apicalem Schalenschlitz, L Muschelschale, M *Dentalium*-schale vom apicalen Schalenschlitz aus gesehen. Die Löcher und Schlitz der Schale schwarz gezeichnet. o Mund, a After, ct Tentidium.

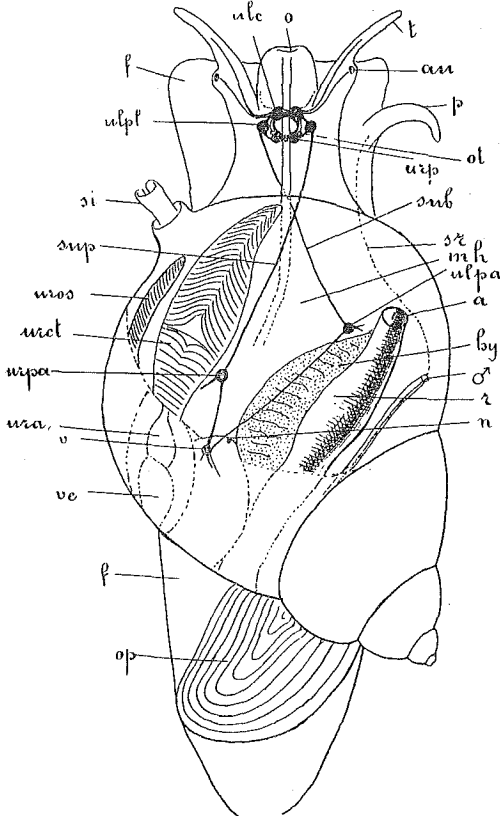
metrie des Pallealcomplexes der meisten Gasteropoden. Viele Diotocardier, alle Monotocardier, alle Opisthobranchiata und alle Pulmonata zeigen eine auffällige Asymmetrie ihres Pallealcomplexes. Diese Asymmetrie besteht zumeist darin, dass eine Kieme, ein Osphradium und eine Nephridialöffnung fehlt. Auch in der innern Organisation zeigen sich die Wiederklänge dieser Asymmetrie, so im Nervensystem, in dem Fehlen einer Niere und eines Herzvorhofes. Bei genauerem Zusehen stellt es sich heraus, dass die ursprünglich linke Hälfte des Pallealcomplexes fehlt (sie würde jetzt bei einem Prosobranchier in der Mantelhöhle rechts neben dem After liegen). Der After bildet also jetzt nicht mehr das Centrum der Pallealgruppe, sondern er liegt zu äusserst auf der einen Seite. Indem bei den Prosobranchien z. B. die ursprünglich linke Hälfte (sie würde jetzt rechts liegen) des Pallealcomplexes verschwunden ist, rücken jetzt diejenigen Organe des Complexes (die ursprünglich rechten), die sich erhalten haben, von links her in die Lücke. In Folge dessen finden wir den After nicht mehr vorn in der Mittellinie, sondern vorn auf der rechten Seite, hart auf der äussersten Rechten der Mantelhöhle.

Warum aber ist bei den Monotocardiern, Opisthobranchien und Pulmonaten die ursprünglich linke Hälfte des Pallealcomplexes verschwunden?

Zur Beantwortung dieser Frage kehren wir zu Paragraph 3 zurück, in welchem wir gesehen haben, dass, wenn die thurmformige Schale die einzig mögliche seitwärts geneigte Lage einnimmt, dabei die Mantelhöhle mit ihrem Pallealcomplex unter ungleiche Druckverhältnisse kommt. Wird die Schale nach links geneigt getragen, so ist die Stelle des grössten Druckes in der hinterstän-

digen Mantelhöhle links, und der Druck nimmt von dieser Stelle nach rechts fortschreitend ab. Diese verschiedenen

Fig. 14.



Schematische Darstellung eines Prosobranchiaten aus der Abtheilung der Monocardier. Berücksichtigt sind die äussere Form, die Schale, der Mantel, der Pallialcomplex, das Herz und Pericard, das Nervensystem und das Operculum. Die meisten Bezeichnungen wie in Fig. 3. Ausserdem: f Fuss, si Siphon, sup, sub Supra- und Subintestinalconnectiv, op Operculum, ot Gehörorgan, p Penis, sr Samenrinne, mh Mantelhöhle, hy Hypobranchialdrüse, ♂ männliche Geschlechtsöffnung, r Rectum, au Auge, t Tentakel.

Druckverhältnisse erhalten sich auch während der ganzen Zeit, während welcher die Schale sich nach hinten, der Mantelcomplex nach vorn verlagert. Anders ausgedrückt, d. h. für unsere Theorie verwerthet, heisst das: Schon beim ersten Anfang der Ausbildung der Gasteropodenorganisation geriethen die ursprünglich linksseitigen Organe des Pallialcomplexes in ungünstige Verhältnisse. In der linksseitig eingeengten Mantelhöhle musste vornehmlich das Ctenidium kleiner, rudimentär werden und es konnte ganz verschwinden.

Bei manchen Diotocardiern (den sogenannten Azygobranchien), bei allen Monotocardiern (Fig. 14) und bei den Opisthobranchiaten ist in der That die ursprünglich linke (sie würde jetzt rechts liegen) Hälfte des Pallealcomplexes völlig verschwunden. Dass bei den Pulmonaten auch noch die einzige ursprünglich rechte Kieme verschwunden ist, hat seinen Grund im Uebergang zur Lungenathmung. Um so interessanter ist es, dass sich bei den Basommatophoren wenigstens noch das ursprünglich rechte Osphradium erhalten hat.

Wenn aber die ursprünglich linke Kieme nicht ganz verschwunden, sondern nur kleiner geworden ist, so müssen wir erwarten, dass bei denjenigen Diotocardiern, die noch zwei Kiemen besitzen, die ursprünglich linke (d. h. die nunmehrige rechte) die kleinere sei. Diess muss wenigstens für die ursprünglicheren Formen mit noch gewundener Schale gelten.

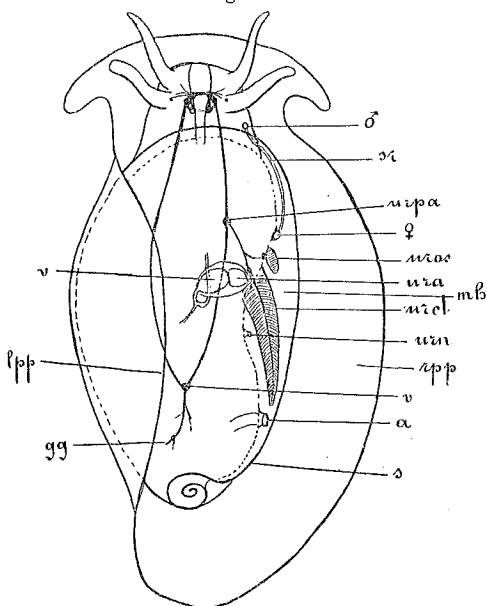
Uns sind nun die betreffenden Verhältnisse nur bei *Haliotis* und *Fissurella* bekannt. Bei *Haliotis*, dessen Schale noch gewunden ist, ist in der That die rechte (ursprünglich linke) Kieme kleiner als die linke. Bei *Fissurella*, *Submarginula* aber, wo die Asymmetrie im Mantelraum sich ausgeglichen hat, hat sich auch wieder der Grössenunterschied in den Kiemen ausgeglichen. (Fig. 12.)

12.

Wir kommen jetzt zu einem andern unerledigten Punkte. Weshalb fährt die Schale auch dann noch fort asymmetrisch zu wachsen, sich in einer rechtsgewundenen Spirale aufzurollen, wenn die primäre causa efficiens, der Uebergang von der nach links geneigten Lage der Schale in die nach hinten geneigte bei gleichzeitiger Wanderung

des Palléalcomplexes und Verschiebung der Mantelhöhle nach vorn, aufgehört hat, zu wirken, d. h. wenn die Schale ihre definitive nach hinten geneigte Lage, der Palléalcomplex die vorderständige Lage eingenommen hat? Die Erklärung liegt eben in den so frühzeitig auftretenden asymmetrischen Raumverhältnissen der Mantelhöhle, die von Anfang an rechts (jetzt links) geräumiger wurde als links, so dass die ursprünglich linksseitige Hälfte des Palléalcomplexes verkümmerte. Die Asymmetrie des Palléalcomplexes und der Mantelhöhle blieb auch nach der definitiven Ordnung der Lageverhältnisse der Schale

Fig. 15.



Schema eines Opisthobranchiaten aus der Abtheilung der Tectibranchiata. Bezeichnungen wie früher. Ausserdem: gg Ganglion genitale, s Schale, ♀ weibliche Genitalöffnung, lpp, rpp linker und rechter Parapodiallappen, der rechte auf die Seite gelegt.

und des Pallealcomplexes der Prosobranchien bestehen, d. h. das asymmetrische Wachstum und damit die fort-dauernde Aufrollung, des Eingeweidetasches und der Schale in einer rechtsgewundenen Spirale blieb bestehen.

Nur in Folge ganz besonderer Verhältnisse, die eine flache, napfförmige Schale nützlich erscheinen lassen, konnte die Ausgleichung der Asymmetrie des Pallealcomplexes und der Mantelhöhle resp. Mantelfalte sich als nützlich erweisen, indem dann ein symmetrisches Wachstum der Schale und bei geringem Unterschied zwischen dem Maximum und Minimum der Intensität des Höhenwachstums eine wenig aufgerollte Schale, bei starkem peripherem Wachstum, bei geringem Höhenwachstum eine flach napfförmige Schale entstehen konnte (*Haliotis*, *Emarginula*, *Fissurella*, *Patella* etc).

13.

Die Chiastoneurie kommt nur dann zu Stande, wenn die ursprünglich rechte Hälfte des Pallealcomplexes vorn die Mediane nach links hinüber überschreitet.

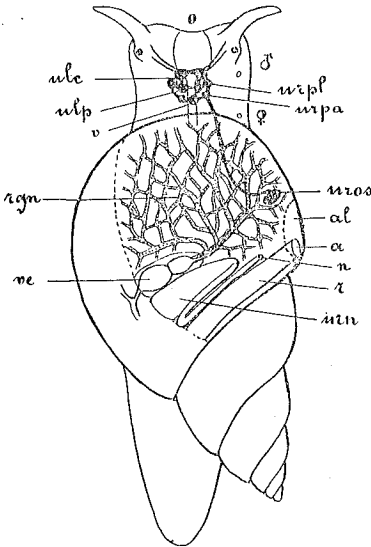
Diese Ueberschreitung der Symmetrieschwelle hat bei den Prosobranchien wirklich stattgefunden. Bei ihnen liegt die ursprünglich rechte Kieme weit links in der Mantelhöhle. Dabei hat sich bei den Azygobranchien und Monotocardien der Enddarm mit dem After aus der Mediane heraus in die engere, kiemenlose, aber für die Aufnahme des Enddarmes genügend weite nunmehrige rechte (ursprünglich linke) Hälfte der Mantelhöhle verlagert. (Fig. 14.) Die Prosobranchier sind Chiastoneuren.

Bei den in Betracht kommenden Opisthobranchien (den Tectibranchiata) finden wir den Pallealcomplex auf der rechten Körperseite. Nirgends hat er vorn die Mediane überschritten. Die Opisthobranchien sind

dementsprechend keine Chiastoneuren, ihre Visceralconnective kreuzen sich nicht. (Fig. 15.)

Bei den Pulmonaten ist zwar der Palléalcomplex weit nach vorn gerückt, aber er hat die Mediane mit keinem Organ überschritten, welches das Parietalganglion und das rechte Visceralconnectiv mit sich ziehend eine Chiastoneurie hätte hervorbringen können. Denn auch diejenige Kieme, die sich sonst allein erhält, die linke

Fig. 16.



Schema eines Pulmonaten aus der Abtheilung der Basommatophoren. al Athemloch, rgn Gefäßnetz an der Innenfläche des Mantels. Die Niere ist unrichtig dargestellt.

des Athemloches gerückt sei, oder ob man annimmt, dass der Enddarm die Mediane überhaupt nie erreicht, das Osphradium die Mediane überhaupt nie überschritten habe. (Fig. 16.)

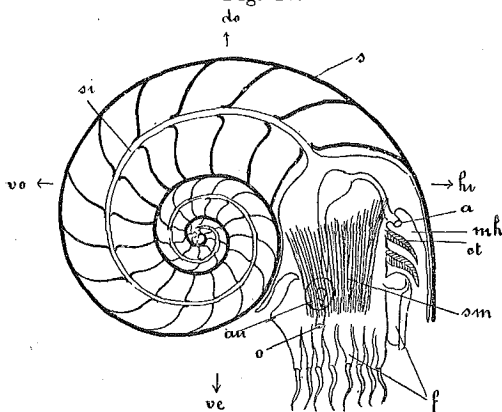
Die Pulmonaten sind keine Chiastoneuren.

(ursprünglich rechte), ist bei den Pulmonaten (offenbar frühzeitig) verschwunden. Das Osphradium, welches sich bei Wasser-Pulmonaten erhält, ist das ursprünglich rechte und liegt thatsächlich noch rechts. Dabei ist es für die Auffassung der Verhältnisse des Nervensystems ziemlich gleichgültig, ob man annimmt, dass der Enddarm secundär wieder aus der Mediane nach rechts zurückgeschoben und das Osphradium in die Nähe

14.

Wir haben oben in § 3 gesehen, dass bei der starken Entwicklung eines Eingeweidesackes und ursprünglich hinterständigem Pallealcomplex die nach vorn geneigte oder nach vorn eingerollte Schale unmöglich ist bei einem kriechenden Thiere, einem Gasteropoden. Diese Unmöglichkeit besteht aber nicht bei einer andern als der kriechenden Lebensweise. Wenn z. B. bei schwimmender Lebensweise die theilweise mit Gas erfüllte Schale zugleich als hydrostatischer Apparat dient, so ist nicht einzusehen, wesshalb bei stark entwickeltem

Fig. 17.



Nautilus, schematisch. do dorsal, ve ventral, vo vorn, hi hinten.

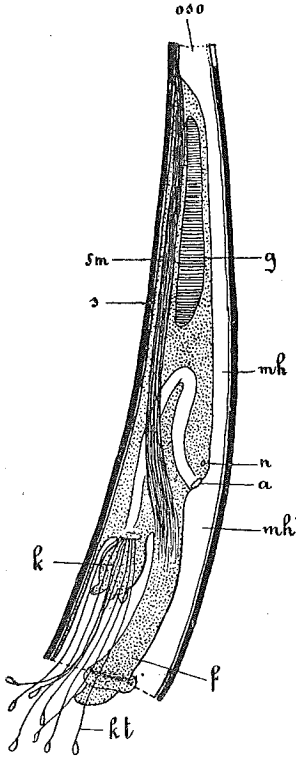
günstigste, beibehalten werden konnte. Beispiel: Nautilus und alle Nautiliden und Ammonitiden mit ihrer »exogastrisch« d. h. nach vorn eingerollten Schale und ihrem hinterständigen Pallealcomplex. (Fig. 17.)

Eine Ausnahmestellung scheint unter allen Mollusken einzig und allein Spirula einzunehmen, aber es ist zu bedenken, erstens, dass die Schale von Spirula eine

Eingeweidesack derselbe mit sammt der Schale nicht nach vorn eingerollt sein könnte, wobei zugleich die ursprüngliche Lage des Pallealcomplexes, die hinterständige, als die für diesen Fall

innere rudimentäre ist, und dass ihre nach rückwärts gerichtete Aufrollung die hinterständige Mantelhöhle durchaus nicht beeinträchtigt;

Fig. 18.



Dentalium. Schematisch von der linken Seite. g Geschlechtsdrüse, kt Kopftentakel.

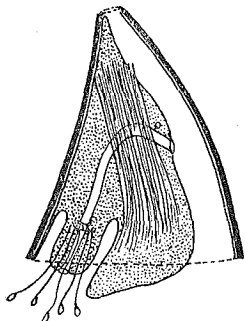
zweitens, dass nur die moderne Gattung *Spirula* eine endogastrisch gewundene Schale besitzt. Die miocäne Gattung *Spirulirostra* hat einen in endogastrischer Richtung gekrümmten aber nicht aufgerollten Phragmokon und die älteren Belemmiten besitzen überhaupt keine gekrümmte oder eingerollte Schale. Ausserdem kommt die Schale der ganzen Abtheilung als eine innere und mit Bezug auf den ursprünglichen Zweck, das Thier zu schützen und zu bergen, rudimentäre, überhaupt für uns gar nicht in Betracht.

15.

Wenn eine Schnecke eine Lebensweise führt wie eine im Schlamm lebende Muschel, so ist nicht einzusehen, weshalb sich die Schale nicht einfach thurmförmig verlängern, und weshalb der Mantelcomplex und die Mantelhöhle nicht hinten verbleiben sollte. Dentalium (Fig. 18) ist deutlich in dieser Lage, ist das an die Lebensweise im Schlamm angepasste symmetrische Urgasteropod mit thurmförmiger

Schale und hinterständigem Pallealcomplex. Die am obern aus dem Schlamme hervorragenden Schalenende liegende, morphologisch äusserst wichtige Schalenöffnung entspricht physiologisch den Siphonen der Schlammuscheln.

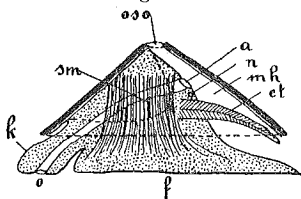
Fig. 19.



Supponirte Zwischenform zwischen Dentalium (Fig. 18) und Gasteropodenstammform (Fig. 20) von der linken Seite.

bei der wir aber mit Grobben annehmen müssen, dass ein Mantel- und Schalenschlitz bis zum Mantel- und Schalenrande reichte.

Fig. 20.



Supponirte Stammform der Gasteropoden, von der linken Seite.

Die durch Pelsener genau bekannt gewordene Anatomie der Protobranchien, vornehmlich die hinterständige Lage der zwei Kiemen, die Kriechsohle am Fuss, das Vorhandensein der Pleuralganglien, erlaubt auch eine Zurückführung der Lamellibranchien auf die Gasteropodenstammform, wobei der Schlitzrand des Mantels dem hinteren oder Siphonalrand des Mantels der Lamellibranchien entspricht.

¹⁾ Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Wien 1886. p. 13 u. ff.

Die betreffenden, in ähnlichen physiologischen Verhältnissen befindlichen Mantelränder der Fissurelliden, Halio-liden, Lamellibranchien weisen häufig in übereinstimmender Weise Tentakel, Papillen etc. auf.

Dentalium, als ein nicht frei kriechendes, sondern limicoles Thier, passt auch insofern in unsere Theorie, als die freilich nur schwach gekrümmte Schale nach vorn gekrümmt ist und der Spindelmuskel an der Vorderseite des Eingeweidesackes liegt.

16.

Rechts- und linksgewundene Schnecken. Die meisten Gasteropoden besitzen einen rechtsgewundenen Eingeweidesack und entsprechende Schale. Diese Windungsrichtung wurde bestimmt dadurch, dass der Eingeweidesack und die Schale sich ursprünglich auf die linke Seite und dann immer mehr nach hinten neigte, wobei der Pallealcomplex sich auf der rechten Seite in der Mantelfurche nach vorne verschob. Wesshalb die linke Seite die bevorzugte war, lässt sich natürlich nicht sagen. Ebensogut konnte sich die Schale zuerst auf die rechte Seite und von da aus successive nach hinten neigen, wobei dann der Pallealcomplex sich auf der linken Seite des Eingeweidesackes in der Mantelfurche nach vorne verschob. Die Asymmetrie hätte dann gerade die entgegengesetzte werden müssen. Um einen concreten Fall herauszugreifen hätte bei einem Monotocardier mit linksgewundenem Eingeweidesack und entsprechend gewundener Schale das ursprünglich linke Parietalganglion zum nunmehr auf der rechten Seite gelegenen Supraintestinalganglion werden müssen. Es wäre die ursprünglich rechte Hälfte des Pallealcomplexes verschwunden und die sich

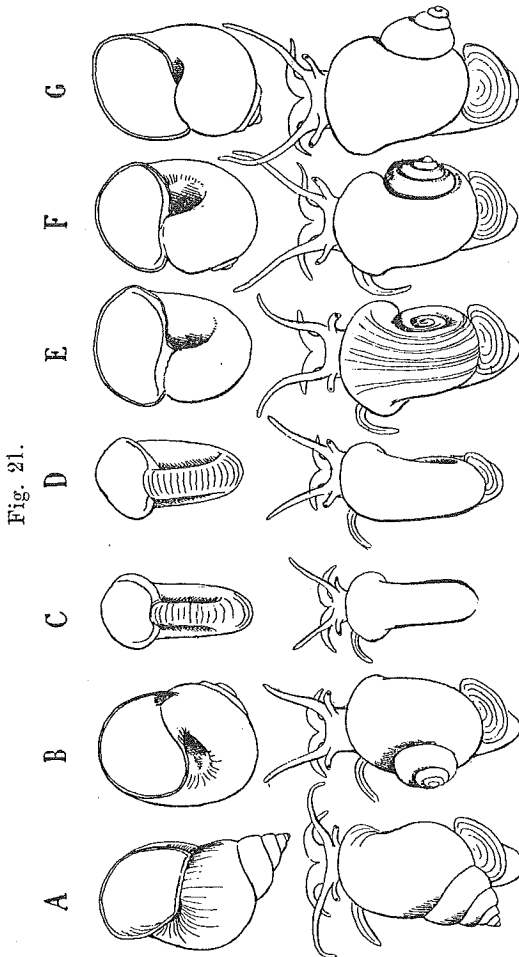
erhaltende linke würden wir jetzt auf der rechten Seite des links gelegenen Afters oder Enddarmes antreffen.

Es giebt nun bekanntlich in der That linksgewundene Gasteropoden. Viele derselben haben die dieser Windungsrichtung entsprechende inverse Lage der asymmetrischen Organe, so unter den Prosobranchien *Neptunea contraria*, *Triforis* und gelegentlich auftretende linksgewundene Exemplare von *Buccinum*; unter den Pulmonaten *Physa*, *Clausilia*, *Helicter*, *Amphidromus* und gelegentlich auftretende linksgewundene Individuen von *Helix*- oder *Limnaea*arten. Bei *Bulimus perversus*, wo die Individuen indifferent rechts oder links gewunden sind, wechselt mit der Richtung der Schalenmündung auch die specielle Asymmetrie der asymmetrischen Organe.

17.

Falsch rechtsgewundene und falsch linksgewundene Gasteropoden. Wir wissen nun aber, dass es rechtsgewundene Schnecken giebt, welche die Organisation linksgewundener besitzen. Hieher gehören unter den Prosobranchien die linksgewundene Untergattung *Lanistes* des Genus *Ampullaria*, unter den Pulmonaten *Choanomphalus Maacki* und *Pompholyx solida*, unter den Opisthobranchien diejenigen Pteropoden, welche, sei es im erwachsenen Zustande (*Limacinidae*), sei es im Larvenzustande (*Cymbuliidae*) eine gewundene Schale besitzen. Diese Thatsache lässt sich mit unserem Erklärungsversuch der Asymmetrie der Gasteropoden absolut nicht vereinigen, denn dieser weist einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Richtung der spiralgigen Aufrollung der Schale und des Eingeweidesackes einerseits und der speciellen Asymmetrie der asymmetri-

schen Organe anderseits nach. Nun haben aber Simroth¹⁾ und v. Ihering²⁾ die eben erwähnten Ausnahmen in



7 Formen von Ampullaria-Schalen (in verschiedenem Maasse verkleinert) in der oberen Reihe von der Schalenmündung aus gesehen, in der untern Reihe von der Rückenseite gezeichnet. Kopf, Fuss und Operculum sind willkürlich eingezeichnet, nur zu dem Zwecke, die rechts- und linksgewundenen Formen leichter vergleichen zu können.

¹⁾ Zeitschrift für Naturwissensch. Halle, Bd. LXXII 1889.

²⁾ Bull. Scientif. France et Belgique XXIII 1890.

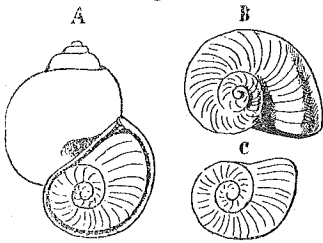
durchaus plausibler Weise erklärt. Die Spira einer rechtsgewundenen Schale z. B. kann sich immer mehr abflachen, so dass eine in einer Ebene — oder annähernd — aufgerollte Schale zu Stande kommt. Dann kann die Spira an der gegenüberliegenden Seite, wo ursprünglich der Nabel lag, wieder hervorbrechen, so dass jetzt an der Nabelseite eine falsche Spira, an der Spiraseite ein falscher Nabel zu Stande kommt.

Diese Uebergänge von einer rechtsgewundenen Schale zu einer falsch linksgewundenen, genetisch aber rechtsgewundenen, haben wir an der Hand von 7 Arten der Gattung *Ampullaria* bildlich dargestellt (Fig. 21). *Ampullaria Swainsoni* Ph.? (G) und *A. Geveana* Sam. (F) sind rechtsgewunden mit deutlich vorragender Spira. *Ampullaria crocostoma* Ph. (E) besitzt eine flache Spira, *Amp. (Ceratodes) rotula* Mss. (D) und *A. (Ceratodes) chiquitensis* d'Orb. (C) besitzen schon eine durchgedrückte oder vertiefte Spira aber trotzdem noch einen ächten Nabel auf der Nabelseite. Bei *A. (Lanistes) Bolteniana* Chemn. (B) und noch mehr bei *A. purpurea* Jon. (A) tritt die durchgedrückte Spira auf der Nabelseite als falsche Spira frei vor und an der Spiraseite findet sich jetzt ein falscher Nabel.

So plausibel diese Erklärung auch sein mochte, so hat doch den wirklichen Beweis, dass sie richtig ist, erst Pelseener¹⁾ geliefert. Er erinnert daran, dass, wo ein spiralisches Operculum vorkommt, die Richtung der Spirale an diesem der Spiralrichtung der Schale entgegengesetzt ist (Fig. 22 A, B und C) und dass überall der Spiralenanfang der Nabelseite der Schale zugekehrt ist. *Lanistes*

¹⁾ Sur la dextrosité de certains Gastéropodes dits „sénéstres“ *Compt. rendus de l'Acad. Paris.* 1891 V. 4, p. 1015.

Fig. 22.



Choristes elegans Corp. A mit Operculum in Situ (nach Verrill), B Schale von der Spiralseite, C Deckel von der Aussenseite.

hat nun zwar kein spiralig gewundenes Operculum, aber die Pteropoden besitzen ein solches. Nun ist das Operculum bei den Pteropoden, die bei linksgewundener Schale die Organisation rechtsgewundener Gasteropoden haben, genau so wie bei einer rechtsgewundenen Schale. Das

(immer von der freien Seite betrachtete) Operculum ist in der That bei *Peraclis*, bei den Larven der *Cymbuliidae* und bei *Limacina retroversa* Flemming, linksgewunden und die Anfangsstelle seiner Windung ist der (falschen) Spira zugekehrt, welche bei diesen falsch linksgewundenen Gasteropoden an der Stelle des ursprünglichen Nabels liegt.

So sehen wir die scheinbaren Ausnahmen in willkommenster Weise die Regel bestätigen.