

Aus dem Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität
Wien. (Direktor: Prof. Dr. KURT EHRENBERG.)

Über prämortalen Befall von rezenten und fossilen Molluskenschalen durch tubicole Polychaeten (Spionidae).

Von

A. F. Tauber (dzt. im Felde).

(Mit 6 Abbildungen.)

Reine Epöken (Balaniden, Hydractinien, viele Bryozoen usw.) auf den Schalen der Weichtiere scheinen für diese vielfach von geringer Bedeutung zu sein. Anders liegen die Verhältnisse jedoch, wenn sich Epöken in die Schalen einnisten („innere“ Epöken). Ein solches Verhältnis von Weichtieren und „inneren“ Epöken wirkt sich häufig schädlich für das Schaltier aus, da bei starkem Befall eine bedeutende Verminderung der Schalenfestigkeit eintreten kann. Erfolgt eine anormal hohe mechanische Beanspruchung einer solchen Schale, etwa durch Aufschlagen in der Brandung oder durch den Versuch eines Krusters, sie aufzubrechen, so kann das geschwächte Gehäuse nicht mehr standhalten und durch seine Zerbrechung den Bewohner unter Umständen dem Tode ausliefern.

Unter den zahlreichen, in Molluskenschalen wohnenden Organismen sind eine erhebliche Anzahl von Pflanzen- und Tiergruppen vertreten.¹

¹ Niederste, mikroskopisch kleine Gänge bohrende Thallophyten (z. B. *Siphonocladus voluticola*) haben zuerst BONNET und FLAHAULT (1889) in Molluskenschalen aufgefunden. Weitere hat MÄGDEFRAU (1937) beschrieben. Angriffe auf die Schalen von Weichtieren durch kalklösende Algen (*Cyanophyceae*?) haben ferner KESSEL (1937) und PAPP (1938/39) bekannt gemacht. Rosetten dichotomisch verzweigter Röhrengänge hat 1875 FISCHER (nach FRIEDRICH 1930) an rezenten Molluskenschalen beobachtet und auf Protisten zurückgeführt. Lebensspuren ganz ähnlicher Art sind an *Belemnitella mucronata* schon von QUENSTEDT (1846/49) als *Dendrina*, von HAGENOW (1880) als *Talpina* beschrieben worden; sie sind wohl erst nach dem Tode des Belemnitentieres entstanden, da ja das Rostrum im Leben vom fleischigen Mantel umkleidet war. Zu den gefährlichsten Bewohnern von Weichtierschalen gehören die sehr verbreiteten, bereits aus dem Silur bekannten Ätz-

Alle diese Organismen können, soweit wir heute wissen, Weichtierschalen noch vor dem Tode des Schalenträgers befallen. Besonders von den bohrenden Anneliden ist dies seit langem bekannt.

I. Bisher Bekanntes über die Lebensweise von *Polydora*.

Mit Rücksicht auf die später zu ziehenden Vergleiche mit fossilem Material aus dem marinen Torton des Wiener Beckens, welches ja mediterranen Charakter aufweist, interessieren hier vor allem die rezenten Mittelmeerarten der in Molluskenschalen bohrenden Spioniden: *Polydora coeca*, *P. hoplura*, *P. ciliata* und *P. hoplopleura* (FRIEDRICH 1930, DOUVILLÉ 1907).²

„Der Befall erfolgt durch die zu bestimmten Zeiten im Plankton ungleichmäßig häufigen *Polydora*-Larven, die nach der Metamorphose in allen möglichen geeigneten Gegenständen, u. a. z. B. auch im Kreidestein der Helgoländer Düne, zu bohren beginnen“ (ANKEL 1937, S. IX b, 220).³ Die Mechanik des Bohrens der Anneliden ist im einzelnen noch nicht geklärt, geht aber sicherlich unter Lösung des Kalkes durch saure Drüsensekrete vor sich (SÖDERSTRÖM 1923).⁴ Die Wohnröhren der verschiedenen

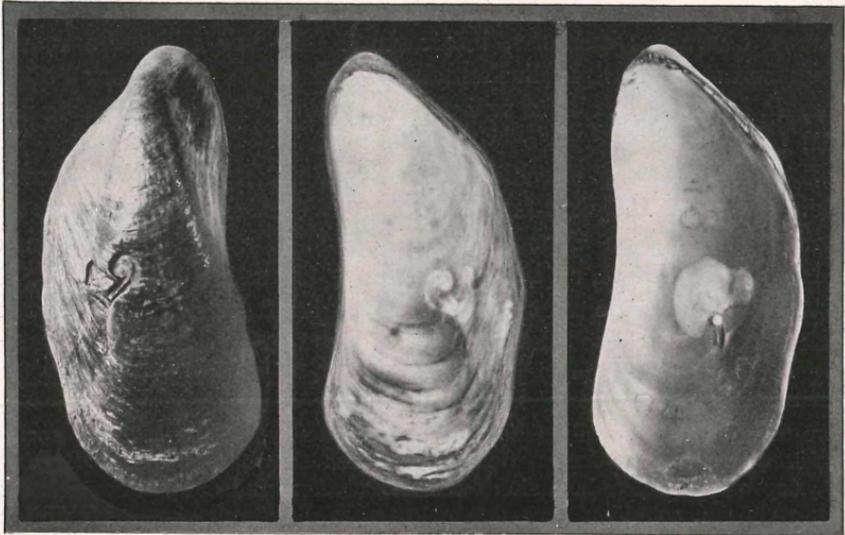
schwämme aus der Familie *Clionidae* (z. B. *Vioa typica*), welche oft noch bei Lebzeiten des Wirtes dessen Schale erheblich schwächen. Auch Bryozoen, z. B. *Lepralia edax*, welche sich auf den Schalen ansiedeln, vermögen deren Kalk zu lösen, scheiden aber den gelösten Kalk durch eigene Kalkbildung über den angeätzten Stellen wieder aus, so daß eine Verringerung der Schalenfestigkeit kaum eintritt (HINCKS 1880 nach MARCUS 1926). Auch einige Bryozoen aus den Gattungen *Terebripora* und *Spathipora* minieren in Molluskenschalen (MARCUS 1926), und können zweifellos die Schalenfestigkeit beeinträchtigen. Unter den Würmern sind es die tubicolen Polychaeten aus der Familie *Spionidae* (*Polydora*) und *Cirratulidae* (*Dodecaria*), welche den Schalen der Weichtiere oft recht gefährlich werden, während die Serpuliden die Molluskenschalen zwar nicht selten oberflächlich anätzen, dann aber ihre eigenen Kalkröhren in die geschaffene Vertiefung einbauen. Die Mollusken selbst schließlich sind unter den schalenzerstörenden Organismen mit den Bohrmuscheln (besonders *Gastrochaena*) vertreten (KÜHNELT 1933).

² Das Auftreten der Cirratulide *Dodecaria concharum*, einer bis 14 cm lang werdenden, früher zu den *Spionidae* („*Polydora concharum*“) gerechneten Form (MESNIL nach FRIEDRICH 1930), im Mittelmeer ist noch nicht gesichert (FRIEDRICH 1930).

³ Gelegentlich sieht man *Polydora* auch in Ritzen und Löchern des Helgoländer Buntsandsteines, im Torf der Zuidersee, in welchem sie Röhren aus einer zarten, gelatinösen Substanz anlegt (HOFKER in ANKEL 1937). Anscheinend ist also *Polydora* nicht allein in Kalk lebensfähig. „Ausgangspunkt für den Röhrenbau dürfte die Anlage von Gängen und Röhren im weichen Substrat gewesen sein, da auch diese Gänge meist mit schleimigem Sekret ausgekleidet sind. Andererseits führt die Entwicklung von hier aus zum Bohren in Molluskenschalen. . . und in Kalken, wie es bei zahlreichen Spioniden, bei *Dodecaria concharum* u. a. ausgebildet ist.“ (FRIEDRICH 1930.)

⁴ Früher hatte man mechanisches Bohren mit Hilfe der Borsten des

Polydora-Arten stimmen der Form nach fast völlig überein, nur in der Größe sind sie etwas verschieden,⁵ so daß eine Unterscheidung im fossilen Fall recht schwierig ist. Der Bau besteht aus einem U-förmigen Gang (Abb. 1, A; Abb. 2, 1), dessen Spreite (zwischen den beiden parallelen Teilen des Ganges) mit feingeschwungenen Wülstchen und Streifen bedeckt ist. Die beiden Öffnungen des Bohrganges bleiben in der Regel



A

B

C

Abb. 1. Rechte Klappe von *Modiola barbata* L., rezent, Sizilien, nat. Größe.

A Außenseite mit geöffneten Bohrgängen von *Polydora* cf. *hoplura*. Unregelmäßigkeiten in der Anwachsstreifung unterhalb der Schalenverletzung durch *Polydora*. B Innenseite, durchleuchtet. Die dünne Schalenschicht unter den Bohrgängen erscheint hell. C Innenseite, Auflicht. Hell die Lamelle über der Stelle, wo in B die Bohrgänge sichtbar wurden. Unter der Lamelle eine kleine weiße Perle.

getrennt (Abb. 2, Q_1), und nur wenn die obere Schicht entfernt wird, was bei Schalen z. B. durch Sandschliff sehr häufig der Fall ist, entstehen die charakteristischen schlüssellochähnlichen Öffnungen (Abb. 2, Q_2). In der Spreite wird aus einem aus Ton, Sand und Schleim hergestellten Mörtel eine Trennungswand zwischen den beiden parallelen Röhrenstücken errichtet. Nicht selten besitzt eine Öffnung eine aus gleichem Material erbaute kaminartige Verlängerung der Röhre (Abb. 2).⁶ Bio-

fünftens Segments angenommen (SÖDERSTRÖM 1920), doch konnte nachgewiesen werden, daß diese Borsten eine andere Funktion besitzen.

⁵ Bei *Polydora ciliata* beträgt der Durchmesser einer Röhre 0,5 mm, bei *P. hoplura* etwa 1 mm (DOUVILLÉ 1907).

⁶ Auf die Ähnlichkeit der Bauten von *Polydora* mit *Taonurus* SAPORTA, *Rhizocorallium* ZENKER, *Glossifungites* LOMNICKI ist wiederholt hingewiesen und für sie ebenfalls ein Wurm verantwortlich gemacht worden

logisch gesehen hat der U-röhrenförmige Bau große Vorteile gegenüber einer linearen, einseitig geschlossenen Röhre, denn infolge der dem Tiere dadurch gegebenen Möglichkeit, bald bei der einen, bald bei der anderen Öffnung herauszutreten, ist eine reinliche Abfuhr der Fäkalien ohne oronale Umdrehung möglich.

MAC INTOSH (1908) verdanken wir eine Schilderung der Lebensweise von *Polydora ciliata* (vgl. Abb. 2, 2): „Das Tier steckt seine beiden fadenförmigen Tentakeln bald bei der einen, bald bei der anderen Öffnung

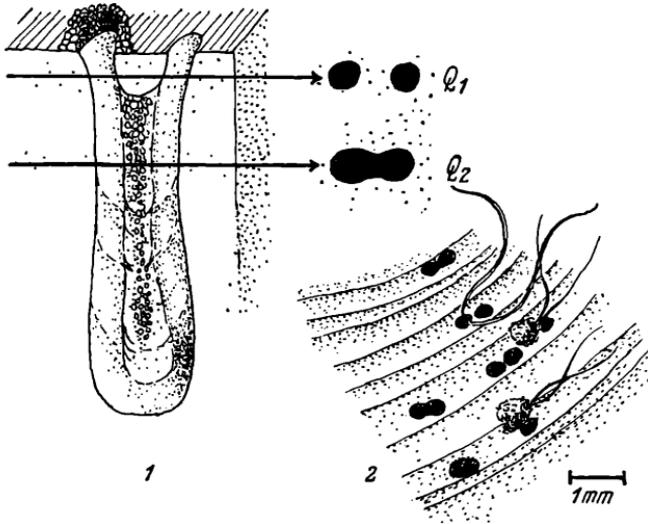


Abb. 2.

1 Längsschnitt durch den Bau von *Polydora*. U-Röhre mit der mit feinen Wülstchen und Streifen bedeckten, zum Teil mit Schleim-Sand-Mörtel erfüllten Spreite. Über dem linken Röhrenaugang ein kaminartiger Aufbau. Q_1 , Q_2 Querschnittsbilder in verschiedenen Tiefen. 2 Lebensbild von *Polydora ciliata* in der Schale von *Gibbula cineraria*. Bohrlöcher zum Teil mit Kaminen und fächernden Fangfäden der in den Röhren lebenden Tiere. (Mit Benutzung einer Abbildung von ANKEL, 1937.)

seines Baues, in dem es frei beweglich ist und den es auch verlassen kann, hervor. Die beiden Fangfäden können sich sehr leicht ausdehnen und bestreichen unter fortwährenden schlangenförmigen Windungen den Boden rings um die Öffnungen. Treffen sie ein Sandkorn oder ein Nahrungstier, so umfaßt es der Fangfaden nicht, sondern es wird längs desselben durch Papillen und Cilien zur Röhrenöffnung geschafft. Auch umgekehrt werden Partikel, die wohl von den Bohrungen des Tieres herühren“ (vgl. Anm. 4), „auf demselben Wege herausbefördert. Andere

(FUCHS 1895, REIS 1909 u. a.), welcher von DOUVILLÉ (1907) als sehr wahrscheinlich zu den *Spionidae* gehörig bezeichnet wurde. WEIGELT (1929) und HÄNTZSCHEL (1939) haben jedoch durch neo- und paläobiologische Untersuchungen gezeigt, daß als Verfertiger solcher auch Krabben in Frage kommen (vgl. EHRENBURG 1941).

Arten verschlucken die durch ihre Fangfäden herangebrachten Schlamm-partikel, kneten sie im Körper zurecht und bringen sie dann wieder hervor, um sie zur Ausmauerung zu verwenden.“ Ferner ist durch Beobachtung festgestellt, daß *Polydora* ihren Bau verläßt, um sich einen neuen anzulegen (FRIEDRICH 1930).

II. Eigene Untersuchungen über das Verhältnis von *Polydora* zu lebenden Mollusken in Gegenwart und Vergangenheit.

Für bestimmte paläobiologisch-sedimentkundlich arbeitende Untersuchungsmethoden, welche die Ermittlung vorzeitlicher Lebensräume zum Ziele haben, sind manche Fragen, die mit dem prä-mortalen Befall von Molluskenschalen durch „bohrende“ Organismen zusammenhängen, von einer gewissen Bedeutung. Gelegentlich der Niederschrift einer derartigen Arbeit (TAUBER 1942), tauchten denn auch tatsächlich solche Fragen bezüglich „bohrender“ Anneliden auf. Von Bedeutung schien die zahlenmäßige Erfassung des Verhältnisses aller (prä- und postmortal) von Bohrwürmern befallenen Schalen zu den bereits prä-mortale befallenen. Damit verband sich von selbst die Frage, ob nicht gewisse Molluskengruppen von *Polydora* bevorzugt, andere gemieden würden. Weiter interessierte die Frage, ob oberflächlicher Bewuchs und Befall der Schalen durch „innere“ Epöken, und zwar Anneliden, biologisch gleichwertig sei, schien es doch naheliegend, daß „reine“ Epöken gegen mechanische Angriffe (Abrollung, Sandschliff) empfindlicher wären als die Organismen, welche sich vielfach in die Schalen des Wirtes zurückziehen können. Von zoologischer Seite liegt zu diesem Fragenkomplex meines Wissens noch keine Stellungnahme vor, wie denn überhaupt die Anatomie der Anneliden viel besser erforscht ist als ihre Lebensweise. Die genannten Fragen sollen, soweit das mir zur Untersuchung verfügbare Material eine Beantwortung zuließ, im folgenden aufgerollt werden, wobei auf die einleitend geschilderte Lebensweise von *Polydora* des öfteren zurückzukommen sein wird.

Die Untersuchungen konnte ich vor allem an rezentem, von *Polydora* befallenen Schalenmaterial aus der Kieler Förde und solchem aus der Bucht von Saloniki, welches ich 1939 bzw. 1941 sammelte, durchführen. Fossiles Vergleichsmaterial aus dem Miozän des Wiener Beckens fand ich in reichstem Maße in den umfassenden Aufsammlungen der Zweigstelle Wien der Reichsstelle für Bodenforschung, weiter in den Sammlungen des Paläontologischen und Paläobiologischen Institutes sowie des Geologischen Institutes der Universität Wien.

Prä- oder postmortaler Befall von Molluskenschalen läßt sich an totem Schalenmaterial — wie es mir ausschließlich zur Verfügung stand — nur sehr unvollkommen auseinanderhalten, denn die Erkennung prä-mortalen Befalls basiert in der Regel auf Reaktionen des lebenden Weichtieres auf Verletzungen durch die befallenden Organismen. Solche Ver-

letzungen treten aber allem Anschein nach nur ausnahmsweise auf. An Querschnitten durch die Schalen kann man immer wieder beobachten, daß die meisten ätzenden und bohrenden Tiere in ihrem Zerstörungswerk knapp, oft nur wenige hundertstel Millimeter vor der Oberfläche der Schale innehalten und dann, einen Schalendurchbruch verhindernd, in anderer Richtung ihre Gänge weiterbauen. Diese, auch bei *Polydora* vorhandene Eigenheit ist vielfach bestimmend für die Anlage ihrer Bauten, wie weiter unten (S. 162 ff.) noch gezeigt werden kann. Schalendurchbrüche treten demnach nur ausnahmsweise auf, so daß die Annahme, daß *Polydora* eine Wahrnehmungsmöglichkeit für die Nähe der Oberfläche des bewohnten Schalen- oder Gesteinskörpers hat, wohl sehr berechtigt ist.⁷ Diesem Verhalten von *Polydora* zufolge sind von ihr erzeugte Perforationen selten. Nur in derartigen Ausnahmefällen — wenn nämlich eine Perforation der Innenwand der Schale erfolgt — tritt eine Reaktion seitens des Wirtes auf, die den prämortalen Befall als solchen kenntlich macht.

Diese Reaktion des Wirtes (Weichtier) auf einen durch *Polydora* erzeugten Schalendurchbruch ist verschieden, je nachdem, ob die Durchlöcherung am Schalenrand oder anderwärts erfolgt ist. Die sehr seltenen Beschädigungen im Bereich des Schalenrandes werden mit Hilfe des Mantelrandes ausgebessert, die betreffenden Stellen unterscheiden sich in ihrer Feinstruktur nicht von der normalen Schale und sind nur an den meist etwas verzerrten Anwachsstreifen zu erkennen (Abb. 1, A). Viel häufiger sind Durchbrüche außerhalb des Aktionsbereiches des Mantelrandes. Hier geschieht die Ausbesserung in anderer Weise: „Unter dem Schalenleck bildet sich zunächst ein organisches Häutchen; dann treten Kalkabscheidungen auf, die schließlich die entstandene Öffnung als solide kalkige Lamelle dicht verschließen.“⁸ Die Feinstruktur dieser Lamellen entspricht nicht der der Schale, sondern hat einen sphäritischen Grundplan, ähnlich dem, der in der Innenlage der dritten Schalenschicht zu bemerken ist. Allen Bildungen dieser Art fehlt ein Periostrakum.“ (ANKEL 1937, S. IX b, 200.)⁹

⁷ Wie ich in Gesprächen mit Prof. Dr. W. KÜHNELT (Wien) entnehme, hat auch er dieselbe Beobachtung bei Bohrmuscheln machen können. Eine Erklärung für diese Erscheinungen steht noch aus.

⁸ In einigen wenigen Fällen konnte eine vollständige Perforierung der Schale unter der Lamelle nicht festgestellt werden; es hat den Anschein, daß auch das Weichtier die Nähe der *Polydora* und die Gefahr des drohenden Schalendurchbruches zu fühlen vermag und prophylaktisch unter den zerfressenen Stellen der Schale Kalksubstanz auflegt.

⁹ Ganz ähnliche Kalkbildungen werden von Mollusken auch ohne Zusammenhang mit derartigen Verletzungen hervorgebracht, besonders von solchen mit starkem Längenwachstum. So die bei vielen Gastropodenarten auftretenden Kalkeinlagerungen in die Gehäusespitze, welche diese durch

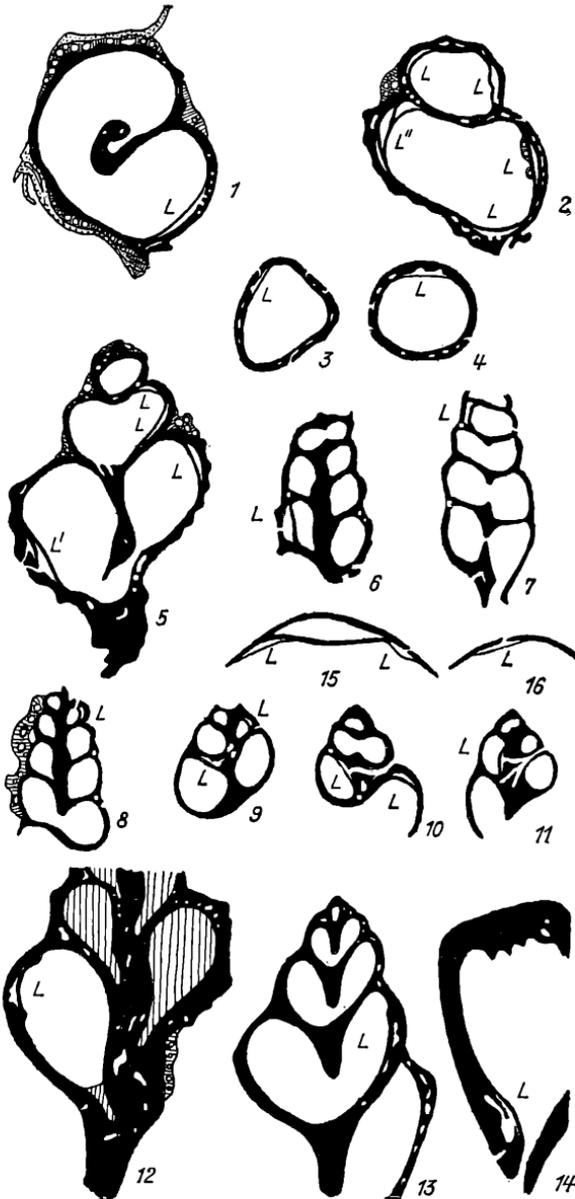


Abb. 3. Quer- und Längsschnitte durch Gastropodengehäuse. L, L', L'' Lamellen zur Absperrung von durch *Polydora* erzeugten Schalendurchbrüchen. 1, 2 *Murex trunculus*, rezent, Saloniki. 3 *Vermetus arenarius*, Torton, Gainfarn, N.-D. 4 *Vermetus* sp., Mitteleozän, Halfar (Palmyrene). 5 *Murex trunculus*, rezent, Saloniki. 6, 7, 8 *Cerithium vulgatum*, rezent, Veglia (Adria). 9, 10, 11 *Littorina littorea*, rezent, Kieler Förde. 12 *Murex trunculus*, Torton, Taranto. 13 *Murex lingua bovis*, Burdigal, Das b. Bordeaux. 14 *Conus ventricosus*, Torton, Gainfarn, N.-D. 15, 16 *Crepidula crepidula*, Torton, Gainfarn, N.-D.

An den zahlreichen Querschnitten, welche ich durch rezente und fossile Schneckengehäuse und Muschelschalen herstellte, konnte ich beobachten, daß die Verschlößlamellen an ihren Rändern meist völlig der Schale anliegen und dann nur durch ihre hellere Farbe (vgl. Abb. 1, C), bei fossilen Schalen meist allein durch die Unebenheit von außen kenntlich sind. Sehr selten ist die Umrandung der Lamelle

Versteifung vor dem Abbrechen schützen (dichte Kalkmassen bei *Terebra* und *Murex*, gewölbte Kalklamellen bei *Murchisonia* und *Triton*) oder (gewölbt-lamellöse Querbodenbildungen der *Vermetidae*) dem Verschluß der verlassenen Teile der Wohnröhren dienen. Als Bildungen, welche Schalenverletzungen abzuschließen haben, funktionell also den nach Durchbohrung von *Polydora* hergestellten Lamellen völlig gleichkommen, sind die nach Bruch der Schalenspitze erfolgenden Verschlößungen durch Kalklamellen z. B. bei *Turritella* zu nennen, welche bei *Turritella archimedis* aus dem Torton des Lindbergs bei Gainfarn (Wiener Becken) bei 62% aller Exemplare auftreten.

wulstförmig verdickt,¹⁰ wie an einem Exemplar von *Murex trunculus* aus dem Miozän von Taranto (Abb. 3, 12).

Weitere Beobachtungen betrafen die Abhängigkeit der Ausbildung der Lamellen von der artgebundenen Ausbildung der Schale, und zwar ergab sich, daß alle dünnchaligen Mollusken (z. B. *Modiola*, *Mytilus*) die

über die Perforation gelegte Lamelle im allgemeinen dichter an die Schale anfügen als dickschalige Formen (z. B. *Arca*) (Abb. 4).

Bei letzterwähnten bleibt meist ein Hohlraum zwischen Lamelle und Schale, welcher den Schotten der Schiffe zu vergleichen ist.

Enggewundene Gastropoden (*Cerithium*, *Littorina*) bilden relativ größere „Schotträume“ als solche mit größerem Windungsradius (z. B. *Murex*). So schloß z. B. *Cerithium vulgatum* aus dem Canale di Mezzo (Insel Veglia, Adria)

eine *Polydora*-Perforation mit einer Lamelle, deren „Schottraum“ ein Drittel des Umganglumens (!) betrug, ab (Abb. 3, 6).¹¹

Gelegentlich tritt neben einer solchen Lamelle eine zweite Perforation der Schale ein. Es kann dann über die erste Lamelle eine zweite, ja eine dritte gelegt werden, wie ich das an *Murex trunculus* von Saloniki beobachtet habe (Abb. 3; 5 L', 2 L'').

Interessante Lamellenbildungen nach *Polydora*-Befall beschrieb DOLLFUSS (1932) von *Littorina littorea* der holländischen Küste. Infolge außerordentlich starker Zerstörungen war der Apex abgefallen, so daß *Littorina* ihre Schale mit einer Lamelle verschließen mußte.

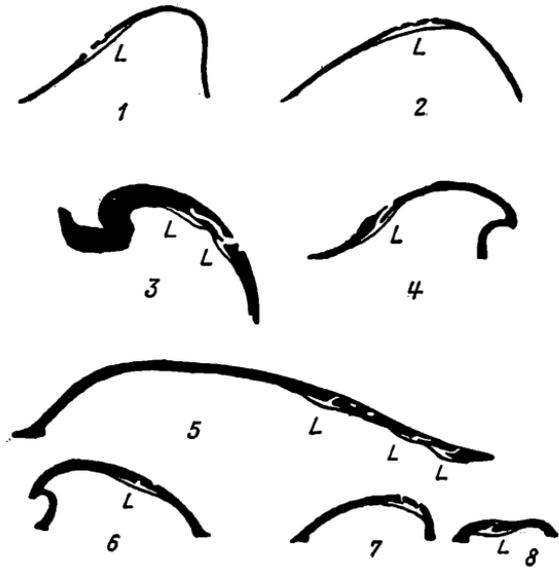


Abb. 4. Quer- und Längsschnitte durch Muschelschalen. L Lamellen zur Abspernung von durch *Polydora* erzeugten Schalendurchbrüchen. 1 *Modiola barbata*, rezent, Sizilien. 2 *Mytilus edulis*, rezent, Kieler Förde. 3 *Venus umbonaria*, Torton, Gainfarn, N.-D. 4 *Arca noae*, rezent, Veglia (Adria). 5 *Arca noae*, rezent, Saloniki. 6 *Arca branderi*, Mittelozän, Brockenhurst. 7, 8 *Arca noae*, Torton, Taranto.

¹⁰ Nicht selten treten durch eine *Polydora*perforation Fremdkörper ins Schaleninnere und geben zu Perlenbildung Anlaß, wie eine solche in Abb. 1, C zu sehen ist.

¹¹ Diese Verhältnisse sind an Hand der Abb. 3 und 4 leider nicht zu verfolgen, da bei den Abbildungen der Abstand von Schale und Lamelle übertrieben groß gezeichnet werden mußte, um die Deutlichkeit der Zeichnung nicht zu beeinträchtigen.

Kaum weniger eigenartig als jene obengenannte von Licht- und Berührungsreizen anscheinend unabhängige Wahrnehmungsmöglichkeit, welche der bohrenden *Polydora* die Nähe der Oberfläche der von ihr bewohnten Schale verrät und sie zur Veränderung der Baurichtung veranlaßt, ist die auffällige Erscheinung, daß *Polydora* mit besonderer Vor-

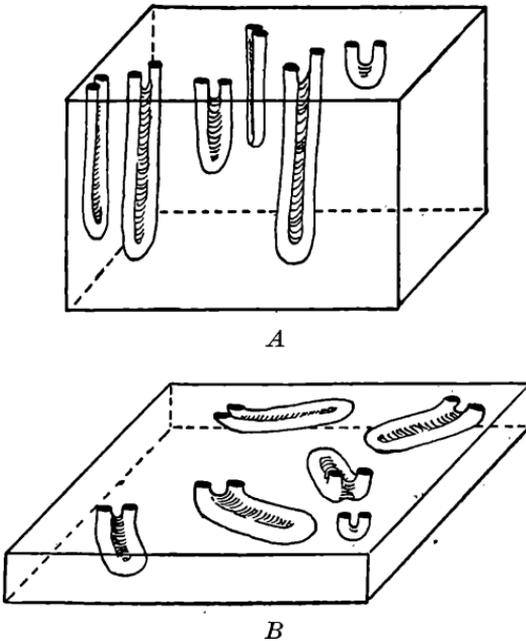


Abb. 5. Verschiedenheit der Anlage der Wohnräume von *Polydora* in Körpern verschiedener Dicke.

A in Schalen oder Gesteinstücken, deren Dicke größer als die halbe Gesamtlänge der Wohnräume ist. Die Röhren dringen senkrecht zur Oberfläche in den Körper ein. *B* in Schalen oder Gesteinstücken, deren Dicke kleiner als die halbe Gesamtlänge der Wohnröhre ist. Die Wohnröhren werden senkrecht zur Oberfläche angelegt, biegen aber dann in eine Ebene parallel zur Oberfläche des Körpers um.

Anlage einer Wohnröhre nicht gerade günstigen Stelle der Schale festgesetzt, so vermag er, dank der Fähigkeit, die Nähe der Schalenoberfläche noch vor einem erfolgten Schalendurchbruch zu erkennen, auch dann noch durch entsprechende Abänderung in der Baurichtung seiner Röhre den einmal in Beschlag genommenen Raum zu nutzen. Es kann dies freilich zu erheblichen Abänderungen der einfachen U-förmigen Grundgestalt der Röhre führen. Während z. B. in Schalen oder anderen Materialien, deren Dicke größer ist als die halbe Gesamtlänge der (U-förmigen!) Röhre (z. B. in den Klappen dickschaliger Austern, in Blöcken von für *Polydora* besiedlungsfähigen Gesteinen usw.), die Röhre senkrecht zur Oberfläche in

liebe bestimmte Stellen der Schalen zur Anlegung ihrer Wohnröhre benutzt. Bei relativ dünnen Schalen, wie z. B. bei *Littorina littorea* (Kieker Förde) und *Trochus turbinatus* (Veglia), kommt dies besonders deutlich zur Geltung. Bei diesen Formen werden nämlich die verdickten Nähte zwischen den Umgängen deutlich bevorzugt. *Polydora* beginnt den Bau ihrer Röhren meist in einer solchen Naht und vertieft diese dann durch die die Umgänge scheidenden Schalteile hindurch in die dicke Spindel hinein. Abb. 3 zeigt dies deutlich an *Littorina littorea* (Abb. 3; 10, 11, Gänge rechts von der mit *L* bezeichneten Lamelle). Dieselbe Erscheinung ist aber auch an *Cerithium vulgatum* und anderen zu bemerken.

Hat sich aber einmal der Wurm an einer dünnen, der

die Tiefe getrieben wird (Abb. 5, A), erfolgt in dünnen Schalen, deren Dicke geringer ist als die halbe Gesamtlänge der Röhre, ein Umbiegen in eine Ebene parallel zur Oberfläche. Der Bau geht dann nicht wie sonst in die Tiefe, sondern in die Horizontale (Abb. 5, B). Abb. 5 zeigt, etwas schematisiert, solche abweichend angelegte Wohnröhren von *Polydora*, und Abb. 1 bringt solche an der dünnschaligen *Modiola barbata* der sizilianischen Küste zur Darstellung.

Häufig mäandrieren die Röhrengänge nicht unerheblich (wobei sie sich aber immer in einer die beiden Äste der U-Röhre verbindenden Ebene halten). Gelegentlich ist die Ursache hierzu nicht zu erkennen, oftmals aber ist sie offensichtlich in dem Bestreben gelegen, benachbarten *Polydora*-Röhren auszuweichen (vgl. Anm. 7). Es ist in solchen Fällen

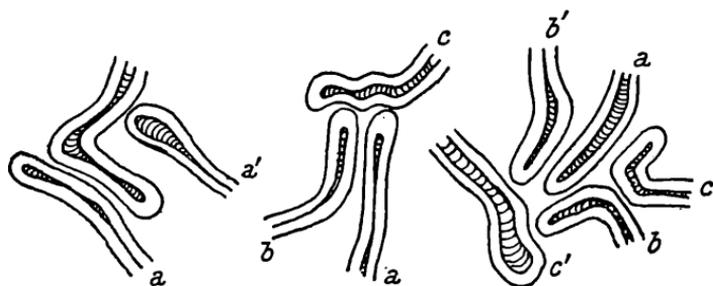


Abb. 6. Anormale Krümmungen der Röhrenbauten von *Polydora*, hervorgerufen durch das Bestreben, bereits vorhandenen Wohnräumen auszuweichen.

a, b, c (a', b', c') Altersfolge der Röhrenanlagen. Leicht schematisierte Skizze nach Lebensspuren von *Polydora* auf Schalen von *Mya arenaria* aus der Kieler Förde.

möglich, aus der Art der Lagebeziehungen der Gänge deren Entstehungsfolge zu ermitteln, wie das z. B. Abb. 6 für *Polydora*-Bohrgänge in *Mya*-Schalen aus der Kieler Förde (postmortaler Befall) veranschaulichen soll.

Wenn auch, wie oben dargelegt, prämortale Schalendurchbrüche und als Folge davon Lamellenbildungen nur ausnahmsweise vorkommen, so sind diese Ausnahmefälle doch keineswegs so selten, daß sie bei größerem zur Verfügung stehendem Material nicht zur Feststellung über Bevorzugung oder Meidung gewisser Molluskengruppen verwertbar wären. Solche Untersuchungen, welche sich also auf die Lamellenbildungen stützen, stoßen bei den meisten Gastropoden auf technische Schwierigkeiten, da die Innenseite der Gehäuse (außer bei den *Fissurellidae*, *Haliotidae*, *Patellidae*, *Capulidae* und ähnlich wenig gedrehten Formen mit weiter Mündung) der Untersuchung erst durch Aufschneiden der Schale¹² zugänglich gemacht werden muß. Bei Muscheln hingegen

¹² Die Schnitte werden am besten als axiale Längsschnitte mit einer rotierenden Stahlscheibe (Gesteinssäge) unter Carborundumzusatz ausgeführt. Bei kreidig erhaltenen Schalen genügt es häufig, sie rundum zu ritzen und in der Hand entzwei zu brechen.

ist es meist ohne Beschädigung der Exemplare möglich, die Innenseite der Schalen zu untersuchen. Die Ergebnisse der Auszählungen an einem Material von 1144 rezenten und fossilen Molluskenschalen sind in der folgenden Tabelle 1 zusammengestellt.

Zur Untersuchung gelangten ausschließlich Schalen, welche schon äußerlich beträchtliche Zerstörungen durch *Polydora* erkennen ließen. Die Gesamtzahl der untersuchten, von *Polydora* befallenen Schalen der einzelnen Arten ist in der Rubrik „Von *Polydora* befallene Schalen“ aufgeführt. Unter diesem Material finden sich selbstverständlich prä mortal, postmortal sowie prä- und postmortal befallene Schalen gemengt. Die Untersuchung dieses Materials ergab, daß ein — meist geringer, gelegentlich jedoch recht erheblicher — Teil davon Lamellenbildungen über Perforationen trug, nach obigem (S. 159) also mit Sicherheit als prä mortal befallen bezeichnet werden kann. Die Anzahl dieser Lamellen aufweisenden Schalen der einzelnen Arten wurden in der Rubrik „Davon Exemplare mit Lamellenbildungen“ festgehalten. Bei der Betrachtung dieser Rubrik, welche also das Vorhandensein oder Fehlen prä mortal Befalls angibt, springt die fast völlige Meidung lebendiger Exemplare gewisser Molluskengruppen durch *Polydora* am meisten ins Auge. Unter den Gastropoden sind es nach Tabelle 1 die *Cassididae*, *Naticidae* (mit einer Ausnahme), *Fusidae*, *Pleurotomidae*, unter den Bivalven die *Lucinidae*, *Astartidae*, *Cardiidae*, *Veneridae* (mit einer Ausnahme), *Tellinidae*, *Myidae* und *Pectinidae*.

Auf der Suche nach der Ursache für die Meidung der noch „lebendigen“, d. h. belebten Schalen aus den genannten Familien durch *Polydora* haben wir naturgemäß so vorzugehen, daß wir jene Merkmale ermitteln, welche den sich zu prä mortalem Befall eignenden Arten gemeinsam, bei den solchem Befall nicht ausgesetzten Arten jedoch nicht vorhanden sind.

Aus solchen Erwägungen scheidet die Schalenkonsistenz als Ursache aus, denn wir finden Befall sowohl bei Kalzitschalern (z. B. *Ostreidae*, vgl. Anm. S. 169, *Anomiidae*) als auch bei Aragonitschalern (z. B. *Cerithiidae*, *Pleurotomidae*), bei solchen mit dickem Periostracum (z. B. *Mytilidae*) als auch solchen mit sehr spärlich entwickeltem (z. B. *Vermetidae*).

Auch Gesamtdicke der Schale und Schalen skulptur kommen nicht in Frage, finden wir doch prä mortalen *Polydora*-Befall bei dünn schaligen (z. B. *Mytilidae*) und dickschaligen (z. B. *Ostreidae*, *Chamidae*), bei glatten (z. B. *Littorinidae*, *Myidae*) ebensowohl wie bei stark verzierten Formen (z. B. *Muricidae*, *Buccinidae*).

Nicht anders ist es mit der Ernährungsweise; carnivore (z. B. *Muricidae*, *Buccinidae*, *Naticidae*), phytophage (z. B. *Littorinidae*) und planktonophage Mollusken (z. B. *Vermetidae*, *Ostreidae*, *Arcidae*) werden gleicherweise prä mortal von *Polydora* befallen.

Tabelle 1.

Familie Genus, Art	Lebens- weise*	Von <i>Polydora</i> befallene Schalen	Davon mit Lamellen- bildungen	Fundort
A. Rezent es Material, <i>Gastropoda</i>.				
<i>Littorinidae</i>		30	4	
<i>Littorina littorea</i> .	v	30	4	Kieler Förde
<i>Vermetidae</i> ..		7	2	
<i>Verm. cf. lumbricalis</i> .	s	7	2	Sala Katerini
<i>Cerithiidae</i>		51	12	
<i>Cerithium vulgatum</i>	v	13	4	Saloniki
<i>Cerithium vulgatum</i>	v	38	8	Veglia
<i>Muricidae</i>		12	3	
<i>Murex trunculus</i> ..	v/g	12	3	Saloniki
<i>Fusidae</i>		21	—	
<i>Fusus syrakusanus</i>	g	3	—	Sala Katerini
<i>Fusus syrakusanus</i>	g	18	—	Veglia
B. Rezent es Material, <i>Lamellibranchiata</i>.				
<i>Arcidae</i>		32	11	
<i>Arca noae</i>		32	11	Saloniki
<i>Astartidae</i>		5	—	
<i>Scrobicularia piperata</i>	g	5	—	Kieler Förde
<i>Cardiidae</i>		55	—	
<i>Cardium edule</i>	g	12	—	Kieler Förde
<i>Cardium edule</i>	g	30	—	Saloniki
<i>Cardium tuberculatum</i>	g	13	—	Saloniki
<i>Veneridae</i>		54	—	
<i>Venus gallina</i>	g	17	—	Saloniki
<i>Venus verrucosa</i>	g	21	—	Saloniki
<i>Venus verrucosa</i>	g	16	—	Veglia
<i>Tellinidae</i> . .		18	—	
<i>Tellina planata</i> .	v/g	18	—	Saloniki
<i>Myidae</i>		6	—	
<i>Mya arenaria</i>	g	6	—	Kieler Förde

* v = vagil, nicht grabend; v/g = vagil, gelegentlich grabend; g = vorwiegend oder nur grabend; s = sessil.

Fortsetzung der Tabelle 1.

Familie Genus, Art	Lebens- weise	Von <i>Polydora</i> befallene Schalen	Davon mit Lamellen- bildungen	Fundort
<i>Chamidae</i>		14	1	
<i>Chama gryphoides</i>	s	14	1	Saloniki
<i>Mytilidae</i>		27	10	
<i>Mytilus edulis</i>	s	15	6	Kieler Förde
<i>Mytilus galloprovincialis</i> . .	s	9	3	Saloniki
<i>Modiola barbata</i>	s	3	1	Sizilien
C. Fossiles Material, <i>Gastropoda</i> .				
<i>Naticidae</i>		76	1	
<i>Natica millepunctata</i>	v/g	30	—	Baden
<i>Natica helicina</i>	v/g	35	1	Baden
<i>Natica redempta</i>	v/g	11	—	Vöslau
<i>Calyptraeidae</i>		8	2	
<i>Crepidula crepidula</i>	v	18	2	Gainfarn
<i>Turritellidae</i>		5	1	
<i>Turritella turris</i>	v	5	1	Gainfarn
<i>Vermetidae</i>		11	8	
<i>Vermetus arenarius</i>	s	10	7	Gainfarn
<i>Vermetus sp.</i>	s	1	1	{ Halfar, Palmyrene
<i>Cerithidae</i>		26	3	
<i>Cerithium bronni</i>	v	26	3	Gainfarn
<i>Cassididae</i>		20	—	
<i>Cassis saburon</i>	v/g	20	—	Gainfarn
<i>Buccinidae</i>		10	1	
<i>Bucc. vindobonensis</i>	v/g	10	1	Vöslau
<i>Muricidae</i>		18	3	
<i>Murex aquitanicus</i>	v/g	15	1	Gainfarn
<i>Murex trunculus</i>	v/g	1	1	Taranto
<i>Murex lingua bovis</i>	v/g	2	1	Das (Bordeaux)
<i>Fusidae</i>		40	—	
<i>Fusus vindobonensis</i>	g	20	—	Gainfarn
<i>Fusus valenciennesi</i>	g	20	—	Gainfarn
<i>Pleurotomidae</i>		233	—	
<i>Pleur. cataphracta</i>	g	17	—	Vöslau
<i>allionii</i>	g	24	—	
<i>lamarcki</i>	g	10	—	

Fortsetzung der Tabelle 1.

Familie Genus, Art	Lebens- weise	Von <i>Polydora</i> befallene Schalen	Davon mit Lamellen- bildungen	Fundort
<i>Pleur. dimidiata</i>	g	16	—	Vöslau
<i>coronata</i>	g	25	—	
<i>magdalenae</i>	g	8	—	
<i>badensis</i>	g	27	—	
<i>annae</i>	g	13	—	
<i>inermis</i> .	g	22	—	„
<i>schreibersi</i>	g	28	—	Gainfarn
<i>asperulata</i>	g	29	—	
<i>granulatocincta</i>	g	20	—	
<i>Conidae</i>		67	3	
<i>Conus ventricosus</i>	v/g	26	2	Gainfarn
<i>Conus dujardini</i>	v/g	41	1	Vöslau

D. Fossiles Material, *Lamellibranchiata*.

<i>Arcidae</i>		107	20	
<i>Arca diluvii</i> . . .	s	38	6	Gainfarn
<i>Arca turonica</i>	s	10	3	Gainfarn
<i>Arca noae</i>	s	5	2	Taranto
<i>Arca branderi</i>	s	2	1	Brockenhurst
<i>Axinea pilosa</i>	v	52	8	Gainfarn
<i>Lucinidae</i> .		14	—	
<i>Lucina dentata</i>	v/g	2	—	Vöslau
<i>Lucina incrassata</i> . . .	v/g	12	—	Pötzleinsdorf
<i>Cardiidae</i>		75	—	
<i>Cardium hians</i>	g	20	—	Vöslau
<i>Cardium turonicum</i>	g	35	—	Vöslau
<i>Cardium papillosum</i>	g	20	—	Vöslau
<i>Veneridae</i>		47	1	
<i>Venus umbonaria</i> . . .	g	22	1	Gainfarn
<i>Venus plicata</i>	g	12	—	Vöslau
<i>Venus marginata</i>	g	13	—	Vöslau
<i>Myidae</i>		8	—	
<i>Corbula gibba</i>	v/g	8	—	Vöslau
<i>Pectinidae</i>		33	—	
<i>Pect. sp. diff.</i>	v	33	—	Wiener Becken
<i>Anomiidae</i>		16	? 3	
<i>Anomia costata</i>		16	? 3	Vöslau

So bleibt nur noch die sonstige Lebensweise in Betracht zu ziehen. Und da ergeben sich allerdings ganz klare und übersichtliche Beziehungen zur Häufigkeit prämortalen *Polydora*-Befalls.

Die Rubrik „Lebensweise“ gibt in den Unterscheidungen „vagil, nicht grabend“, „vagil, gelegentlich grabend“, „vorwiegend oder nur grabend“ und „sessil“ in kürzester Form eine Charakteristik der Lebensweise der Molluskenarten.

Eine vergleichende Betrachtung der Rubriken „Lebensweise“ und „Davon mit Lamellenbildungen“ lehrt, daß die von *Polydora* gemiedenen Arten grabende, meist also siphonostome bzw. sinupalliate Formen sind. Als Ausnahmen scheinen nur einige *Tellinidae* und *Pectinidae* auf, doch können sie bloß durch das zu kleine Untersuchungsmaterial vorgetäuscht werden. Umgekehrt läßt die vorstehende Tabelle unter den Formen, wo durch Lamellenbildung prämortaler Befall festgestellt werden konnte, ausschließlich solche mit nicht „vorwiegender oder nur grabender“ Lebensweise auffinden, abgesehen von einer Schale von *Venus umbonaria*.

Die Erklärung dafür, daß grabende Mollusken von *Polydora* im allgemeinen nicht befallen werden, gibt uns deren oben (S. 155 ff.) geschilderte Lebensweise: Die planktonische *Polydora*-Larve und wahrscheinlich auch der auf der Suche nach einem geeigneten Wohnobjekt befindliche, bereits entwickelte Wurm (vgl. S. 162) können im Sediment vergrabene Schalen nicht befallen. Kommt aber ein grabendes Weichtier häufig an die Oberfläche, wie dies bei einigen der untersuchten Formen, z. B. bei *Natica* und *Cassis*, der Fall ist, so ist zwar der Befall durch die Larve oder den Wurm möglich. Doch, da das Weichtier sich bald wieder in Schlamm oder Sand einbohrt, muß die Larve wie der schon entwickelte Wurm zugrundegehen, weil die Strudeltätigkeit der Cilien, welche, wie oben geschildert, die Nahrung der Mundöffnung zuführt, in Sand und Schlamm mechanisch völlig undenkbar ist. Mit den Ernährungsschwierigkeiten stellen sich ferner wohl auch solche der Atmung ein, denn durch das Sediment wird ja der Wurm von der Zufuhr frischen Wassers abgeschnitten. Wenn auch *Polydora* eine Zeitlang durch Spaltung von Glykogenen ihren — wie bei den meisten Würmern wohl geringen — Sauerstoffbedarf decken und möglicherweise den Kalk der Molluskenschale zur Bindung des sich anreichernden CO_2 verwenden kann (wie dies KÜHNELT [1938] bei Mollusken festgestellt hat), so muß doch auch das Respirationsbedürfnis den Befall grabender Formen durch *Polydora* behindern.

Weiteren Einblick in die Beziehungen zwischen der Lebensweise der Mollusken und dem Befall ihrer Schalen durch *Polydora* erhält man, wenn man für die in Tabelle 1 unterschiedenen vier Arten der Lebensweise — und zwar für die Summe aller geprüften Schalen jeder dieser Gruppen — den Hundertsatz des sicher prämortalen Befalles ermittelt. Das zahlenmäßige Ergebnis zeigt Tabelle 2.

Tabelle 2.

Lebensweise der Mollusken	prämort. Befall durch <i>Polydora</i> nachgewiesen bei
Sessile Mollusken, rezent.	30,0%
fossil.	28,0%
Vagile, nicht grabende Mollusken, rezent	19,8%
fossil.	11,3%
Vagile, gelegentlich grabende Mollusken, rezent	10,0%
fossil	3,8%
Vorwiegend oder nur grabende Mollusken, rezent	0,0%
fossil	0,3%

Zunächst sieht man da eine kontinuierliche Abnahme der Befallsziffer von „sessil“ über „vagil, nicht grabend“, „vagil, gelegentlich grabend“ gegen „vorwiegend oder nur grabend“ hin, also eine Abnahme der Befallshäufigkeit in der eben genannten Reihenfolge. Dieses Verhalten von *Polydora* läßt nur die Deutung zu, daß die vollkommen mit dem Untergrund verwachsenen Mollusken (*Vermetus*, *Anomia*)¹³ oder solche, welche mittels Byssus angeheftet, nur geringe passive Pendelbewegungen ausführen können, für den Befall durch *Polydora* bzw. *Polydora*-Larven ideale Voraussetzungen bieten. Von besonderer Bedeutung dürfte hierbei der Umstand sein, daß sessile Mollusken meist starken tierischen und pflanzlichen Bewuchs (Hydrozoen, Bryozoen, Serpuliden, Balanen, Algen usw.) aufweisen, welcher der *Polydora* auch bei glatter Schale (z. B. *Mytilus*, *Modiola*) eine gute Möglichkeit bietet, sich in den ersten Bohrstadien festzuhalten. Umgekehrt werden wohl bei vagilen Formen durch die — wenn auch meist trägen — Bewegungen, mehr noch wahrscheinlich durch das häufige Abstreifen der Schale in Tangrasen und Zosterawiesen, den planktonischen Larven bzw. dem Wurm Festsetzen und erfolgreiche Behauptung erschwert; besonders aber bei gelegentlich grabenden oder gar bei vorwiegend oder nur grabenden Formen, wo ja auch die schon angeführten Gründe (S. 168) einem erfolgreichen Befall entgegenstehen und die Befallsziffer bis auf Null herabdrücken.

In Tabelle 2 wurde rezentes und fossiles Material auseinandergelassen. Man erkennt so, daß die Befallsziffern für das fossile Material, welches

¹³ Schalenzerstörungen durch *Polydora* an *Ostrea* sind zwar weit verbreitet, konnten jedoch zur vorliegenden Untersuchung nicht herangezogen werden, da Austernschalen im allgemeinen einen lamellosen Bau aufweisen, wodurch eine Entscheidungsmöglichkeit darüber, ob irgendeine Lamelle durch Perforation hervorgerufen wurde oder nicht, praktisch ausscheidet.

fast zu 100% dem Wiener Torton entstammt, fast immer wesentlich tiefer liegen als für das rezente. Ob dies nur ein Zufallsergebnis ist oder ob sich hierin etwa ein Fortschritt in der Eroberung der vagilen Muscheln und Schnecken als Wirtstiere, d. h. eine bessere Nutzung der vorhandenen Lebensmöglichkeiten und des Lebensraumes (ABEL 1942) seit dem Torton dokumentiert, kann nur durch weitere Untersuchungen an umfangreichem Material aus älteren und jüngeren Perioden der Erdgeschichte entschieden werden.

Und nun kehren wir zu den S. 158 aufgeworfenen Fragen zurück. Vorerst die Frage des zahlenmäßigen Anteiles des prämortalen Befalls am Gesamtbefall. Dazu muß festgestellt werden, daß an totem Schalenmaterial absolute Zahlen über den prämortalen Befall nicht zu ermitteln sind. Denn dieser ist uns an den toten Schalen nur dann kenntlich, wenn der Schalenträger auf das Eindringen des Wurmes in einer an der Schale selbst sichtbaren Weise reagiert hat, und das ist nur unter bestimmten Voraussetzungen, keineswegs aber bei jedem prämortalen Befall zu erwarten. Es gelingt aber auch kaum, relative Zahlen abzuleiten, da die Befallshäufigkeit mit der Lebensweise der betroffenen Mollusken wechselt. Nur an einem sehr großen Material wäre die Ermittlung relativer, aber auch nur örtlich geltender Zahlen auf statistischer Basis möglich. Ersprießlich wäre sie auch dann kaum, weil an rezenten Schalen quantitative Ergebnisse erhalten werden können und ihre Übertragung auf fossile Fälle — wo sich an den *Polydora*-Bauten seit ihrem ersten Auftreten (Paleozän?) nichts Wesentliches geändert hat — mit entsprechender Vorsicht zulässig scheint.

Die zweite Frage: Ob nicht gewisse Molluskengruppen von *Polydora* bevorzugt werden, ist zu bejahen, doch mit dem ausdrücklichen Bemerkungen, daß nicht etwa systematische oder morphologische, sondern biologische Momente von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Für die Beantwortung der dritten Frage: Biologische Gleichwertigkeit von *Polydora*-Befall (d. h. „innerer“ Epökäe) und Oberflächenbewuchs („reine Epökäe“) ergibt sich ein Hinweis aus der Tatsache, daß die Häufigkeitsverteilung des *Polydora*-Befalls ganz der entspricht, die ich (TAUBER 1940, 1942) für Oberflächenbewuchs feststellen konnte. Beiderlei Epökäe ist am häufigsten bei sessilen Wirten, nimmt bei vagilen meist unerheblich ab und verschwindet bei grabenden völlig. Das spräche dafür, daß wir eine biologische Gleichwertigkeit als gegeben ansehen dürften.

Abschließend bleibt noch die Einwirkung postmortalen, durch Strömung und Seegang erzeugter Bewegung der befallenen Schalen auf *Polydora* festzustellen. Dies gelingt leicht, da man bei am Strande auf- und abgerollten und daher etwas angeschliffenen Schalen bemerken kann, wie schon bei geringer Schlifffabnutzung der Schale die Röhrengänge geöffnet werden und so der Wurm zur Auswanderung gezwungen wird.

Daraus folgt, daß *Polydora* auch Ansprüche an das Schicksal der Schale nach dem Tode des Wirtes zu stellen hat wie reine Epöken.

Meinen hochverehrten Lehrern Herrn Prof. Dr. K. EHRENBURG (Wien) und Herrn Prof. Dr. K. LEUCHS (Wien) bin ich für die Erlaubnis zur Benutzung der Sammlungen des Paläontologischen und Paläobiologischen Institutes sowie des Geologischen Institutes der Universität Wien zu tiefstem Dank verpflichtet. Ebenso sei Herrn Prof. Dr. W. KÜHNELT (Wien) für Anregungen und Besprechungen herzlichst gedankt.

Zusammenfassung.

Unter Berücksichtigung der Lebensweise rezenter *Polydora*-Arten wurden an rezenten und fossilen Molluskenschalen, welche Lebensspuren von *Polydora* trugen, die Beziehungen von Wirtstier und Wurm untersucht. Vorerst wurde die Frage des Befallszeitpunktes — prä- oder postmortal, d. h. vor oder nach dem Tode des Wirtstieres — geprüft und gezeigt, daß hierüber eine generelle Entscheidung am toten Schalenmaterial nicht möglich ist; nur wenn das Eindringen in die Schale sichtbare Reaktionen ausgelöst hat, kann prämortaler Befall nachträglich eindeutig festgestellt werden. Diese Reaktionen werden näher beschrieben und in Verbindung damit Eigenheiten der Anlage der *Polydora*-Gänge erörtert.

Weiter wird untersucht, ob bestimmte Molluskenschalen bevorzugt werden. Das scheint in der Tat der Fall zu sein, und zwar ergibt sich ein Zusammenhang mit der Lebensweise derart, daß in abnehmender Häufigkeit sessile, vagile-nicht grabende, vagile-gelegentlich grabende und vorwiegend bzw. nur grabende Mollusken dem prämortalen Befall unterliegen. Auffällig ist dabei, daß der Vergleich rezenter und tortonen prämortalen Befalls eine Zunahme von diesem zu jenem ausweist.

Endlich wird noch erörtert, ob der *Polydora*-Befall mit dem Eindringen in die Schale selbst („innere Epökie“) und bloßer Oberflächenbewuchs („reine Epökie“) als biologisch gleichwertig anzusehen sind. Das Gelten der gleichen Häufigkeitsreihe in beiden Fällen wird als Hinweis für eine biologische Gleichwertigkeit betrachtet.

Literaturverzeichnis.

- ¹ ABEL, O.: Vorzeitliche Lebensspuren. Jena, 1935. — ² ABEL, O.: Die Erforschung der vorzeitlichen Lebensräume. Palaeobiologica 7, 5/6. Wien, 1942. — ³ ANKEL, W. E.: Prosobranchia. Tierwelt der Nord- und Ostsee 9 (1937). — ⁴ BONNET u. FLAHAULT: Sur quelques plantes vivantes dans le teste calcaire des Mollusques. Bull. Soc. Bot. de France 36 (1889). — ⁵ CALMAN, W. T.: Marine boring animals injurious to submerged structures. Brit. Mus. nat. hist. economic series Nr. 10. — ⁶ CORNWALL, J. E.: Rockborers and tide pools. Canad. Field Nat. Ottawa 1923. — ⁷ DACQUÉ, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin: Borntraeger, 1921. — ⁸ DOLLFUSS, R.-PH.: Sur l'attaque de la coquille des bigourneaux

(*Littorina littorea*) d'Hollande par *Polydora*. Rev. trav. sci. téchn. pêches marines 5. Paris, 1932. — ⁹ DOUVILLÉ, H.: Perforations d'annélides. Bull. Soc. Géol. de France, IV Sér., 7. Paris, 1907. — ¹⁰ EHRENBERG, K.: Über einige Lebensspuren aus dem Oberkreideflysch von Wien und Umgebung. Palaeobiologica 7, 4. Wien, 1941. — ¹¹ FRIEDRICH, H.: Polychaeta, Tierwelt der Nord- und Ostsee 6 (1930). — ¹² FUCHS, TH.: Studien über Fukoiden und Hieroglyphen. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 62 (1895). — ¹³ HAGENOW: Monographie der rügenschischen Kreideversteinerungen II. Neues Jahrb. f. Min. usw. Stuttgart, 1880. — ¹⁴ HÄNTZSCHEL, W.: Die Lebensspuren von *Corophium volutator* PALLAS und ihre paläontologische Bedeutung. Senckenbergiana 21. Frankfurt a. M., 1939. — ¹⁵ KESSEL, E.: Schalenkorrosion bei lebenden Strandschnecken (*Littorina littorea*) und ihre Ursache. Verh. Zool. Ges. Leipzig 1937. — ¹⁶ KÜHNELT, W.: Beziehungen zwischen Kalkstoffwechsel und Atmung bei Mollusken der Meeresküste. Zool. Anzeiger 124, H. 7. Leipzig, 1938. — ¹⁷ KÜHNELT, W.: Bohrmuschelstudien II. Palaeobiologica 5 (1933). — ¹⁸ MACINTOSH, W. C.: On the perforations of marine animals. Zoologist 12, 4. London, 1908. — ¹⁹ MÄGDEFRAU, K.: Lebensspuren fossiler Bohrorganismen. Beitr. naturk. Forsch. in SW-Deutschl. 2. Karlsruhe, 1937. — ²⁰ MARCUS, E.: Bryozoa. Tierwelt der Nord- und Ostsee 7 (1926). — ²¹ MICHAELSEN, W.: Die Polychaetenfauna der deutschen Meere. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland, N. F. 2 (1896). — ²² PAPP, A.: Beobachtungen über Aufarbeitung von Molluskenschalen in Gegenwart und Vergangenheit. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 88/89 (1938/39). — ²³ QUENSTEDT, F. A.: Petrefaktenkunde Deutschlands. 1846/49. — ²⁴ REIS, O. M.: Zur Fukoidenfrage. Jahrb. Geol. R. A. 59. Wien, 1909. — ²⁵ SÖDERSTRÖM, A.: Studien über die Polychaetenfamilie *Spionidae*. Inaug. Diss. Uppsala, 1920. — ²⁶ SÖDERSTRÖM, A.: Über das Bohren der *Polydora ciliata*. Zool. Bidrag 8. Uppsala, 1923. — ²⁷ TAUBER, A. F.: Die Bedeutung rezenter mariner und limnischer Geröllwanderung für das Auftreten von exotischen Geröllen mit Beispielen aus den tertiären Sedimenten des Wiener Beckens. Jahrb. d. Reichsstelle f. Bodenforschung 61. Berlin, 1940. — ²⁸ TAUBER, A. F.: Post-mortale Veränderungen an Molluskenschalen und ihre Auswertbarkeit für die Erforschung vorzeitlicher Lebensräume. Palaeobiologica 7, 5/6. Wien, 1942. — ²⁹ WEIGELT, J.: Fossile Grabgänge brachyurer Dekapoden als Lokalgeschiebe in Pommern und das Rhizocorallium-Problem. Z. Geschiebeforschg. 5, H. 1/2. Berlin, 1929.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Tauber A. F.

Artikel/Article: [Über prämortalen Befall von rezenten und fossilen Molluskenschalen durch tubicole Polychaeten \(Spionidae\). 154-172](#)