Band 81 1. Juni 1952 Nummer 1/3

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Zur Systematik der Gehäuseformen der Konchiferen.

Von FRANZ BERGER, Wien.

Mit 8 Abbildungen.

Bei der Vielfalt und Kompliziertheit der Formen der Schneckengehäuse ist es erwünscht, eine Systematik zu besitzen, die es erlaubt, diese Gehäuseformen in Gruppen und Klassen einzuteilen, ähnlich wie dies die Kristallographie bezüglich der Kristalle besorgt.

Eine solche Systematik bietet die Möglichkeit, Beschreibungen von Gehäuseformen mit ihren unbestimmten Maßangaben wie: mehr oder weniger, fast u. dgl. durch bestimmte Zahlenangaben zu ergänzen und dadurch exakt zu machen.

Dies hat zur Voraussetzung, daß man die Gehäuseformen nach Maß und Zahl erfassen kann. Dieses Erfassen und Festlegen der Gehäuseformen geschieht durch Aufsuchung der Formbildungsgesetze, die dem Entstehen bestimmter Gehäuseformen zugrunde liegen.

Zur Ableitung und Darstellung der Formbildungsgesetze geht man zweckmäßig von einer schematisch vereinfachten Gehäuseform aus und nimmt an, das Gehäuse bestehe aus einer konischen Röhre, die ausgehend von einer Kleinstform des Gehäuses (dem nucleus) schraubenförmig um eine ideelle Achse gewunden ist. Die einzelnen Windungen legen sich im Laufe des Wachstums mehr oder weniger dicht aneinander, wobei sich an der äußeren Berührungsstelle je zweier Windungen in der Regel eine Naht (sutura) bildet, die vom nucleus bis zur Mündung des Gehäuses verläuft und für jede Gehäuseform charakteristisch ist.

Die Windungsnaht eignet sich dadurch, daß sie genau vermessen werden kann, zur Festlegung der geometrischen Form des Gehäuses. Ihre Formbestimmung bildet daher im Wesentlichen die Grundlage der ganzen Systematik.

Bei Gehäusen ohne Windungsnaht kann man einen Schnitt senkrecht zur Achse durch den Nucleus führen. Man erhält dabei eine Spirale, die auf ihre besonderen Eigenschaften untersucht werden kann.

Bei den meisten Konchiferen ist die Windungsnaht scharf ausgeprägt und kann daher leicht ausgemessen werden. Bei minder gut ausgeprägten Windungs-

nähten wird man das Gehäuse in einer durch die Achse gehenden Ebene durchschneiden, was am besten durch Abschleifen geschieht. Dieses Verfahren ist übrigens grundsätzlich auch dann anzuwenden, wenn durch die Wölbung der Windungen die Windungsnaht an den zu messenden Stellen verdeckt ist.

Im Allgemeinen kommt eine Gehäuseform durch Wachstum in dreierlei Richtung zustande:

1. Durch das angulare Wachstum. Die jeweilige Mündung dreht sich um die ideelle Gehäuseachse. Der Winkel, den ein mit der Mündung verbunden gedachter, durch die Achse gehender Richtungszeiger beschreibt, werde mit φ bezeichnet.
2. Durch das radiale Wachstum: Der Durchmesser des Gehäuses wächst. Die Entfernung r irgend eines Punktes des Gehäuses von der Achse nimmt zu.
3. Durch das Längenwachstum d. i. das Wachstum in der Achsenrichtung. Die Längsachse sei mit z bezeichnet.

Wenn man das Wachstum eines Gehäuses dauernd durch Messung verfolgen könnte, so hätte man in den drei sich ergebenden Gleichungen

$$\varphi = \varphi\,(t),\ r = r\,(t) \text{ und } z = z\,(t),$$

welche die Abhängigkeit der drei Koordinaten von der Zeit t ausdrücken, die Wachstumsgesetze dieser Koordinaten festgestellt. Da dies praktisch nur schwer oder gar nicht ausführbar ist, beschränkt man sich auf Messungen an leeren, ausgewachsenen Gehäusen.

Man ermittelt dann nicht „Wachstums"-Gesetze, sondern „Formbildungs"-Gesetze, auf die es für den vorliegenden Zweck allein ankommt.

Man mißt r und z als Funktionen des Drehungswinkels φ und erhält die Gleichungen

$$r = r\,(\varphi) \text{ und } z = z\,(\varphi),$$

die man als Kurven übersichtlich darstellen kann. Diese Gleichungen werden durch Ausmessen der Windungsnaht an Hand der Abb. 1 in folgender Weise ermittelt:

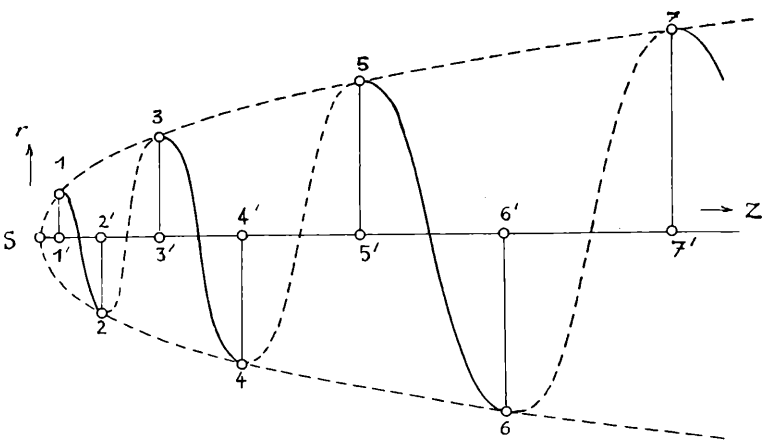


Abb. 1. Schema der Ausmessung einer Windungsnaht.

Man führt einen ebenen Schnitt durch die Gehäuseachse. In der Abbildung ist die Windungsnaht und die Gehäuseachse dargestellt. Diese achsiale Ebene schneidet die Windungsnaht in den Punkten 1, 2, 3. . . Die Lage dieser Punkte wird durch Messung der Koordinaten festgelegt. S ist die Spitze des Gehäuses und wird als 0-Punkt der z-Koordinaten angenommen, während die Längsachse S—z als 0-Lage für die r-Koordinaten dient.

Die Meßpunkte sind der Reihe nach mit 1, 2, . . bezeichnet. Für den 0-Punkt S gilt $z = 0$, $r = 0$. Punkt 1 ist der Anfangspunkt der Windungsnaht. Seine Koordinaten sind: $\varphi = 0$, $r = 1 - 1'$, $z = S - 1'$; Punkt 2 hat die Koordinaten: $\varphi = \pi$, $r = 2 - 2'$, $z = S - 2'$, usw. Man mißt also fortlaufend nach je $\varphi = 180°$ $(= \pi)$ die r und z-Koordinaten.

Die Werte von φ werden daher der Reihe nach die Werte $\varphi = 0, \pi, 2\pi, \ldots$ haben. Da jede Windung zwei Schnitte der Windungsnaht mit der Schnittebene ergibt, erhält man bei Gehäusen mit n Windungen unter Einrechnung des 0-Punktes $(2n + 1)$ gemessene Punkte.

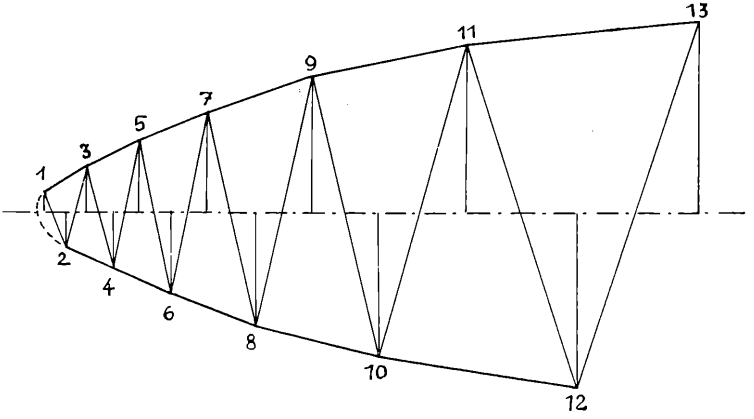


Abb. 2. Schema der Meßergebnisse bei *Ena montana.*

Als Zahlenbeispiel ist in Abb. 2 die Ausmessung eines Gehäuses von *Ena montana* schematisch dargestellt. Es wurden 13 Punkte gemessen. Die gemessenen Werte trägt man in Kurvenform auf mit $\varphi = 0, \pi, 2\pi \ldots$ als Abzissen und r bzw. z als Ordinaten. Man erhält zwei Kurven, die die Funktionen $r = r(\varphi)$ und $z = z(\varphi)$ darstellen. Abb. 3 zeigt das Ergebnis. Die Kurven stellen das radiale bzw. achsiale Formbildungsgesetz dar. Die eingeringelten Punkte bezeichnen die gemessenen Werte, die ausgezogenen Kurven sind mit den berechneten Werten gezeichnet.

Zu einer zahlenmäßigen Festlegung der Gehäuseform gelangt man dadurch, daß man die erhaltenen Kurven durch Gleichungen darstellt. Man wählt zweckmäßig drei Punkte der betreffenden Kurve aus und bestimmt die Konstanten der Gleichung so, daß die daraus berechnete Kurve sich möglichst mit der gemessenen Kurve deckt.

Die Übereinstimmung zwischen Messung und Rechnung kann dann als genügend angesehen werden, wenn die Abweichungen zwischen den gemessenen

und den aus der gewählten Kurvengleichung berechneten Werten kleiner sind, als die Meßgenauigkeit der zu den Messungen verwendeten Apparatur (z. B. Meßmikroskop).

Die bei diesen Untersuchungen anzuwendenden Verfahren und Methoden sind in einer ausführlichen Schrift erläutert, die noch nicht veröffentlicht ist.

Für das oben erwähnte Beispiel von *Ena montana* wurden als Mittel aus den Messungen an 10 Exemplaren folgende Ergebnisse erhalten:

Das radiale Formbildungsgesetz entspricht der Gleichung:

$$r = \frac{a}{1 + be^{-c\varphi}}$$

wobei a = 3,4058; b = 7,8728 und c = 0,0891.

Diese Gleichung stellt das Gesetz der monomolekularen autokatalytischen Reaktion dar, die in der Biologie von VERHULST und ROBERTSON schon als Wachstumsgesetz von Organismen festgestellt wurde. Seine biologische Bedeutung läßt sich etwa in folgender Weise kennzeichnen:

Das relative Wachstum von r bezogen auf den Wachstumswinkel ist

$$\frac{dr}{d\varphi} = cr - \frac{c}{a} r^2$$

d. h. die relative Zunahme von r besteht aus zwei Teilen, von denen der erste der schon erreichten Größe von r proportional ist, während der zweite Teil wegen des negativen Vorzeichens dem ersten Antriebsfaktor entgegen wirkt

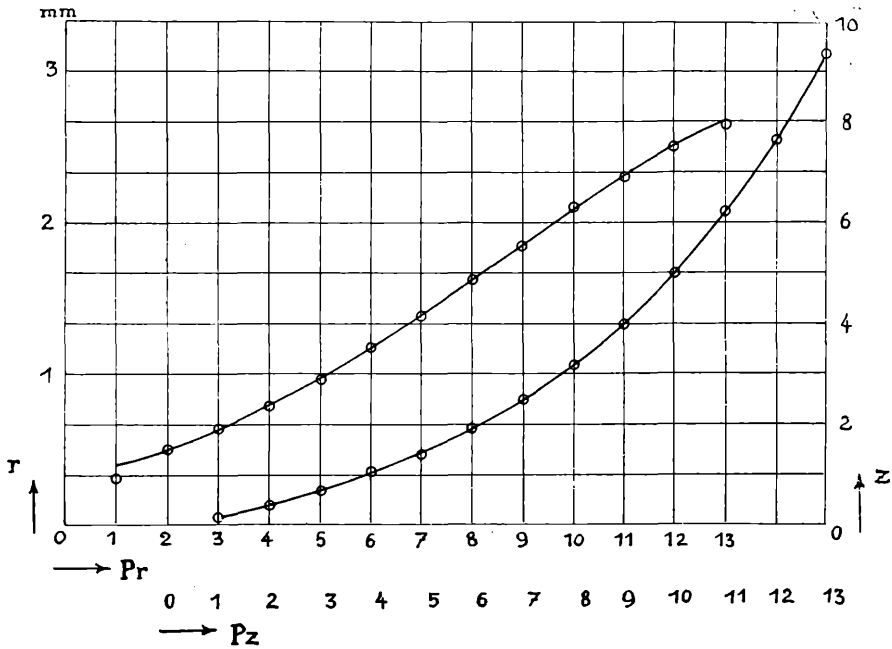


Abb. 3. Radiales und achsiales Formbildungsgesetz von *Ena montana*.

und dem Quadrat der schon erreichten Größe von r proportional ist. Der zweite Teil nimmt daher mit wachsendem r rasch zu, ist aber wegen des Faktors c/a relativ klein, wie die angegebenen Zahlen ergeben. Das relative Wachstum wird Null, wenn r a geworden ist.

Wie aus Abb. 3 zu ersehen ist, hat die Kurve des radialen Formb.-Ges. einen Wendepunkt, d. h. etwa vom 4. Windungsumgang angefangen nimmt das relative Wachstum ab.

Das achsiale Formb.-Ges. entspricht dem Exponentialgesetz

$$z = a e^{b\varphi} + c$$

mit a = 1,1651; b = 0,0580 und c = — 1,015.

Die Untersuchungen haben ergeben, daß das Exponentialgesetz besonders häufig beim Längenwachstum auftritt.

Damit ist die Gehäuseform von *Ena montana* zahlenmäßig erfaßt.

Zu einer Systematik der Gehäuseformen führt folgende Erwägung: Jede Windungsnaht liegt auf einer Umdrehungsfläche, deren Achse die Gehäuseachse ist. Diese Tatsache ist bei der asymmetrischen Gestalt des Gehäuses zunächst überraschend, erklärt sich aber sofort, wenn man sich die Windungsnaht um die Gehäuseachse gedreht denkt. Jeder Punkt der Windungsnaht beschreibt dann einen Kreis, deren Gesamtheit eine Umdrehungsfläche ergibt. Jeder Schnitt senkrecht zur Achse muß die Windungsnaht in einem Punkte schneiden.

Schneidet man die Umdrehungsfläche, in der die Windungsnaht liegt, durch eine Ebene, die durch die Gehäuseachse geht, so erhält man als Schnittlinie die Erzeugende der Umdrehungsfläche oder ihre Meridianlinie. Es ist die Linie, die in der schematischen Abb. 1 strichliert gezeichnet ist. Auch ihre Gleichung kann aus den Gleichungen der beiden Formb.-Ges. leicht ermittelt werden, indem man aus beiden φ eliminiert. Man erhält r = r (z).

Die Gleichung zeigt z. B., ob die Windungsnaht in einer Kegelfläche oder welcher sonstigen Fläche liegt.

Die Umdrehungsfläche, in der die Windungsnaht liegt, kann, da diese zahlenmäßig erfaßt werden kann, als Grundlage einer metrischen Systematik verwendet werden.

Auf Grund der Untersuchung von mehr als 1000 Gehäusen ergaben sich folgende Einteilungsgrundlagen:

Zunächst lassen sich alle Gehäuseformen in zwei Gruppen teilen: In solche m i t Windungsnaht und solche o h n e Windungsnaht, bei denen selbstverständlich andere, exakt meßbare Linien zahlenmäßig zu erfassen sind.

Beginnt man mit den einfachsten Formen der Windungsnahtflächen, so ergibt sich folgende Klasseneinteilung:

Gruppe A: Gehäuse mit Windungsnaht.

Klasse 1: Die Windungsnaht liegt in einer Ebene. Typus: *Planorbis.*

Klasse 2: Die Windungsnaht liegt in einem Kegel. Hier kann man noch eine Unterteilung vornehmen und festsetzen:

Unterklasse 2a: Die Windungsnaht liegt in einem spitzen Kegel. Der Öffnungswinkel ist kleiner als 90° Typus: *Fusus, Trochus.*

Unterklasse 2b: Die Windungsnaht liegt in einem stumpfen Kegel. Der Öffnungswinkel ist größer als 90° Typus: *Papuina tabarensis.*

Klasse 3: Die Fläche der Windungsnaht ist ein Conus mit ogivaler Spitze. Auch hier kann man wieder eine Unterteilung in zwei Formen vornehmen und setzen:

Unterklasse 3a: Der Öffnungswinkel ist kleiner als 90° (spitzwinkeliges Gehäuse). Typus: *Ena montana.*

Unterklasse 3b: Der Öffnungswinkel ist größer als 90° (stumpfwinkeliges Gehäuse). Typus: *Arianta, Cepaea.*

Klasse 4: Die Fläche der Windungsnaht ist eine Umdrehungsfläche, deren Erzeugende (Meridianlinie) konvex gegen die Achse ist. Typus: *Limnaea, Pyrula rapa.*

Klasse 5: Die Fläche der Windungsnaht ist tonnenförmig. Typus: *Dolium, Cerion.*

Klasse 6: Die Fläche der Windungsnaht ist keulenförmig. Typus: *Clausilia.*

Klasse 7: Die Fläche der Windungsnaht ist spindelförmig. Typus: *Urocoptis brooksiana.*

Klasse 8: Gehäuseformen mit mehreren Bildungsgesetzen. Der alte Teil wird abgestoßen. Der jüngere Teil kann nach einem anderen Formb.-Ges. weiterwachsen als der ältere. Typus: *Caecum, Rumina.*

Gruppe B: Gehäuse ohne Windungsnaht.

Klasse 1: Gehäuse mit Symmetrieebene senkrecht zur Gehäuseachse. Hier bietet sich eine leicht unterscheidbare Unterteilung dar in:

Unterklasse 1a: Die Gehäuse bilden eine geschlossene Spirale. Typus: *Nautilus,* Ammoniten.

Unterklasse 1b: Die Gehäuse bilden offene Spiralen oder sind hornförmig gekrümmt. Typus: *Dentalium, Capulus.*

Unterklasse 1c: Das Gehäuse besitzt eine gerade Form, die Achse der Windung ist selbst gerade (keine Spirale). Typus: *Orthoceras.*

Klasse 2: Die Gehäuse besitzen keine Symmetrieebene senkrecht zur Achse. Typus: *Cypraea.*

Klasse 3: Die Gehäuse besitzen kein reguläres angulares Wachstum. Typus: *Vermetus.*

Klasse 4: Die Gehäuse sind napfförmig. Typus: *Fissurella, Ancylus.*

Klasse 5: Die Gehäuse sind zweiteilig. Typus: Alle Bivalven. Eine zahlenmäßige Erfassung ihrer Gehäuseform ist in einfacher Form nicht möglich. Die Muscheln wurden daher von vornherein von der Untersuchung ausgeschlossen. Auf die Aufstellung der Klasse 5 kann daher auch verzichtet werden.

Klassenverzeichnis mit Zahlenbeispielen klassifizierter Arten.

Aus der großen Zahl von gemessenen und berechneten Konchiferengehäusen, deren Meßergebnisse in der oben erwähnten Schrift enthalten sind, kann mit Rücksicht auf den beschränkten Raum nur ein gekürzter Auszug wiedergegeben werden.

Gruppe A.

Klasse 1:

In dieser Klasse gibt es nur ein radiales Formbildungsgesetz. Die untersuchten Arten: *Planorbis (Coretus) corneus, Pl. (Tropodiscus) planorbis, Bathyomphalus contortus, Gyraulus laevis, G. gredleri rossmaessleri, G. gredleri gredleri* und *Anisus leucostomus* zeigten durchwegs das Exponentialgesetz als (radiales) Formbildungsgesetz:

$$r = a e^{b\varphi} + c.$$

Die Konstanten waren bei *Planorbis corneus:*

$$a = 0{,}1463,\ b = 0{,}1301 \text{ und } c = -0{,}0202;$$

bei *Planorbis planorbis*

$$a = 0{,}7774,\ b = 0{,}0805 \text{ und } c = -0{,}6642.$$

Ähnliche Werte ergaben sich bei den anderen Arten.

Bei den Arten *Anisus septemgyratus, Anisus spirorbis* und *Spiralina vortex* ergab sich dagegen ein anderes radiales Formb.-Ges., das in seiner einfachsten Form

$$r = a \sinh b\varphi + c$$

geschrieben werden kann. Da der Hyperbelsinus

$$\sinh x = \frac{1}{2}(e^{x} + e^{-x})$$

so besteht das Formb.-Ges. ersichtlich aus zwei getrennten Gesetzen, nämlich dem einfachen und dem reziproken Exponentialgesetz:

$$r = \frac{1}{2}(ae^{b\varphi} + c) + \frac{1}{2}(ae^{-b\varphi} + c).$$

Die biologische Bedeutung dieser beiden Gleichungen kann man so deuten: Die erste Gleichung stellt das allgemeine biologische Wachstumsgesetz dar, das ausdrückt, daß das relative Wachstum der schon erreichten Größe r proportional ist. Neben diesem Exponentialgesetz ist ein zweites wirksam, das dem ersten entgegenwirkt und der schon erreichten Größe von r verkehrt proportional ist, d. h. je größer die Abmessung r des Gehäuses schon gediehen ist, desto geringer wird der Einfluß des wachstumerschwerenden Momentes.

Bei *Anisus septemgyratus* waren die Werte der Konstanten

$$a = 1{,}1441,\ b = 0{,}0439 \text{ und } c = 0{,}29.$$

Abb. 4 zeigt das Ergebnis der Messungen. Es unterscheidet sich von dem einfachen Exponentialgesetz dadurch, daß der Verlauf von r in der ersten Hälfte weniger, in der zweiten Hälfte stärker gekrümmt ist, als dem Exponentialgesetz entsprechen würde.

Klasse 2, Unterklasse 2a:

Bei folgenden Arten ergab sich, daß sowohl das radiale als das achsiale Formbildungsgesetz dem Exponentialgesetz entsprach: *Columbella mercatoria, Radix (Gulnaria) peregra, Conus mediterraneus, Tectarius muricatus,*

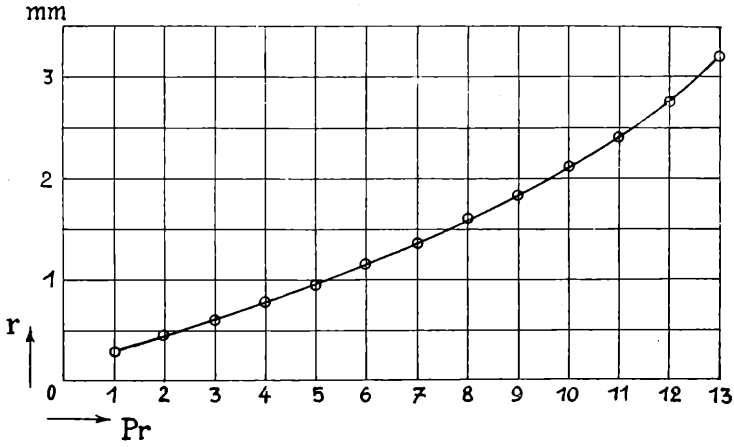


Abb. 4. Radiales Formbildungsgesetz von *Anisus septemgyratus.*

Buccinum undatum, Gibbula albida, Trochus magus, Stagnicola palustris perigriforma und *Papuina incerta.*

Bei den Arten *Fusus syrakusanus, Papuina admiralitatis* und *Papuina pulcherrima* ergab sich das radiale Formb.-Ges. als ein parabolisches, nämlich

$$r = a\varphi^b + c.$$

Bei *Pyramidella terebellum* und *Trochus maculatus* entsprach das radiale Formb.-Ges. dem Exponentialgesetz, das achsiale aber der Gleichung

$$z = a \sinh b\varphi + c,$$

welchem Gesetz wir bei *Anisus* und *Spiralina* bereits als radiales Formb.-Ges. begegnet sind. Die zugehörigen Konstanten waren bei der ersten Art

$$a = 2{,}5910,\ b = 0{,}0401 \text{ und } c = 0{,}75;$$

bei der letzteren

$$a = 2{,}3298,\ b = 0{,}0666 \text{ und } c = 0{,}40.$$

Bei *Turritella terebra* entspricht das achsiale Formb.-Ges. dem Exponentialgesetz, das radiale der Gleichung

$$r = \frac{a}{1 + be^{-c\varphi}}.$$

mit den Konstanten

$$a = 4{,}1451,\ b = 8{,}2113 \text{ und } c = 0{,}0564.$$

Dieses Formb.-Ges. wurde bereits bei *Ena montana* angetroffen. Abb. 5 zeigt den Verlauf der beiden Formb.-Ges.

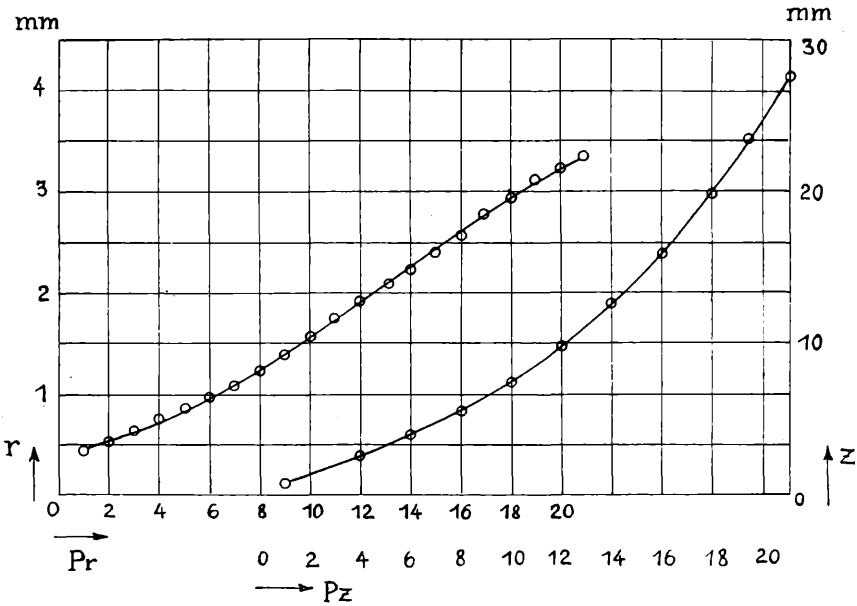


Abb. 5. Radiales und achsiales Formbildungsgesetz von *Turritella terebra.*

Unterklasse 2b:

Formen, die dieser Formenklasse entsprechen, sind selten. Wenn eine oberflächliche Betrachtung den Anschein erweckt, es handle sich um eine reine Kegelform mit stumpfem Öffnungswinkel, so stellt sich bei genauer Ausmessung meist heraus, daß die Meridianlinie der Windungsnahtfläche keine Gerade, sondern eine gegen die Achse konkave Kurve ist. Damit ist aber der Einteilungsgrund für die Einreihung in die Klasse 3b gegeben. Als Zahlenbeispiel sei genannt: *Papuina tabarensis* RENSCH.

Radiales und achsiales Formb.-Ges. entsprechen dem Exponentialgesetz

$$r \text{ und } z = a e^{b\varphi} + c.$$

Die Konstanten waren beim radialen Formb.-Ges.

$$a = 1{,}4146,\ b = 0{,}0954,\ c = -0{,}5346,$$

beim achsialen Formb.-Ges.

$$a = 1{,}1137,\ b = 0{,}0941,\ c = -0{,}6137.$$

Die Werte von b, die dafür entscheidend sind, ob die Meridianlinie eine Gerade ist oder nicht, sind, wie man sieht, einander so nahezu gleich, daß die Fläche der Windungsnaht als Kegel bezeichnet werden kann.

Klasse 3, Unterklasse 3a:

Die Zahl der Arten, die in diese Klasse zu zählen sind, ist sehr groß. Daher sind auch verschiedene Formb.-Ges. zu erwarten. Das gewöhnliche Exponentialgesetz für das radiale und achsiale Form.-Ges. hat sich bei folgenden Arten ergeben: *Zebrina detrita, Valvata alpestris, V. piscinalis alpestris, V. piscinalis*

antiqua, Galba truncatula, Stagnicola palustris, Lartetia clessini postera, Streptostele costulata, Gibbula divaricata, Aplexa hypnorum, Physa acuta, Bulimus limosus, B. tentaculatus, Hydrotia ulvae, Trochonanina bollingeri und Placostylus leoni.

Für die folgenden Arten ergab sich für das achsiale Form.-Ges. das Exponentialgesetz

$$z = a e^{b\varphi} + c$$

und für das radiale Form.-Ges. die schon erwähnte VERHULST-ROBERTSON'sche Gleichung

$$r = \frac{a}{1 + b e^{-c\varphi}}:$$

Ena montana, Cerithium vulgatum, Cochlicopa lubrica, Hydrobia ventrosa, Carychium minimum, Pleuracme veneta und *Azeka menkeana.*

Bei *Viviparus viviparus* ergab sich für das radiale Formb.-Ges. die obige Gleichung

$$r = \frac{a}{1 + b e^{-c\varphi}},$$

für das achsiale Formb.-Ges. eine neue Form

$$z = a\varphi \cdot e^{b\varphi} + c$$

mit den Konstanten a = 0,0338, b = 0,0887, c = 0,22.

Diese Gleichung ist eine Abart des Exponentialgesetzes und zeigt einen ähnlichen Verlauf. Ihre biologische Bedeutung kann man etwa so deuten: Das relative Längenwachstum bezogen auf den Winkel φ kann man schreiben

$$\frac{dz}{d\varphi} = z\left(b + \frac{1}{\varphi}\right),$$

d. h. das relative Längenwachstum ist proportional der schon erreichten Größe von z, aber der Proportionalitätsfaktor ist nicht konstant und nimmt mit fortdauerndem Wachstum ab. Der Faktor nähert sich asymptotisch einem Minimalwert.

Bei *Viviparus (Bellamya) contractus* ergab sich als achsiales Formb.-Ges.

$$z = a \sinh b\varphi + c,$$

als radiales Formb.-Ges.

$$r = a\varphi^b + c.$$

bei *V (B.) monardi* dagegen als radiales Formb.-Ges.

$$r = a\varphi \cdot e^{b\varphi} + c,$$

welches Bildungsgesetz bei *Viviparus viviparus* als achsiales Formb.-Ges. aufgetreten ist.

Bei *Limicolaria flammata* und *L. walkeri* gilt für das achsiale Formb.-Ges.

$$z = a\varphi \cdot e^{b\varphi} + c,$$

und für das radiale Formb.-Ges.

$$r = e^{a\varphi} \sin b\varphi + c.$$

Dieses Formb.-Ges. besteht aus zwei Faktoren, von denen der erste dem Exponentialgesetz entspricht. Der zweite Faktor ist stets kleiner als 1 und nimmt vom Anfang des Wachstums bis auf etwa 3/4 der Gehäuselänge zu, dann wieder ab.

Bei *Scalaria communis* entspricht das achsiale Formb.-Ges. der Gleichung

$$z = a\varphi \cdot e^{b\varphi} + c,$$

das radiale der Gleichung

$$r = a\, e^{-b\,(\varphi - c)^2}$$

Dies ist das GAUSS'sche Fehlergesetz, das auch sonst mitunter in der Biologie auftritt. Daraus ergibt sich, daß das relative Wachstum

$$\frac{dr}{d\varphi} = r \cdot 2b\,(c - \varphi)$$

proportional ist der jeweils erreichten Größe von r, multipliziert mit einem Faktor, der linear von dem zugehörigen Wachstumswinkel φ abhängt. Bei *Scalaria* nimmt dieser Faktor von 0,074 bei Punkt 1 auf 0,011 bei Punkt 15 ab.

Ein neues radiales Formb.-Ges. der Form

$$r = a\varphi^2 \; e^{-b\varphi^2} + c$$

tritt auf bei *Nassa reticulata, Chondrina avenacea* und *Acma lineata.*

Dies ist eine der Gleichungen von Verteilungskurven, die in der biologischen Statistik häufig auftreten.

Das achsiale Wachstum entspricht dem Exponentialgesetz. Bei *Abida frumentum* erfolgt das achsiale Wachstum nach dem Exponentialgesetz

$$z = ae^{b\varphi} + c,$$

das radiale dagegen nach der Gleichung

$$r = e^{a\varphi} \; \sin b\varphi + c,$$

das schon bei *Limicolaria* festgestellt wurde.

Bei *Abida secale, Jaminia tridens, Jaminia quadridens* und *Chondrina clienta* folgt das achsiale Wachstum dem Exponentialgesetz, das radiale der Gleichung

$$r = a\varphi e^{-b\varphi^2} + c.$$

Bei *Stagnicola (Omphiscala) glabra* entspricht das achsiale Wachstum dem Exponentialgesetz, das radiale der Gleichung

$$r = ae^{-b\,(\varphi - c)^2},$$

das schon bei *Scalaria* festgestellt wurde.

Bei *Bithynella alta* und *Buliminopsis subdoliolum* ist das Exponentialgesetz des Längenwachstums verbunden mit dem radialen Formb.-Ges.

$$r = a\varphi e^{-b\varphi} + c.$$

Bei *Acme (Pleuracme) spectabilis* ist das achsiale Formb.-Ges.

$$z = a\varphi^b + c$$

(parabolisch) verbunden mit dem radialen Formb.-Ges. nach der Gleichung

$$r = a \ln (b + c\varphi).$$

Hierzu ist zu bemerken, daß das daraus abgeleitete relative Wachstum in Bezug auf den Wachstumswinkel φ

$$\frac{dr}{d\varphi} = \frac{ac}{b + c\varphi}$$

von dem jeweiligen Wert von r unabhängig ist und mit zunehmendem Wachstumswinkel kleiner wird. Die Form der das Gesetz darstellenden Kurve ist das einer logarithmischen Linie.

Bei *Acme sublineata* ist das achsiale Formb.-Ges. das Exponentialgesetz, das radiale aber

$$r = a\varphi \; e^{-b\varphi} + c,$$

das schon bei *Bithynella alta* festgestellt wurde.

Bei *Sasakina plesseni* ist das gleiche achsiale Formb.-Ges. verbunden mit dem parabolischen radialen Formb.-Ges.

$$r = a\varphi^b + c.$$

Bei *Papuina josephi* ist das achsiale Formb.-Ges.

$$z = a \sinh b\varphi + c,$$

das bei *Viviparus* gefunden wurde, verbunden mit dem radialen Formbildungsgesetz

$$r = ae^{b\varphi} + c,$$

dem Exponentialgesetz, das sonst bei keiner Art dieser Unterklasse aufgetreten ist.

Unterklasse 3b.

Die Zahl der Arten, deren Gehäuseformen dieser Klassenbedingung entsprechen, ist ebenfalls ziemlich groß. Auch hiervon kann nur eine kleine Auswahl von Beispielen gebracht werden.

Bei den meisten untersuchten Arten entspricht das Formb.-Ges. des achsialen und radialen Wachstums dem Exponentialgesetz. Dies wurde bei nachstehenden Arten durch Messung an zahlreichen Exemplaren festgestellt: *Helix pomatia, Cepaea hortensis, C. vindobonensis, C. nemoralis, C. silvatica, Arianta arbustorum, Zonites verticillus, Campylea colubrina, Monacha incarnata, M. vicina, Eulota fruticum, Retinella nitens, R. nitidula, Fruticicola hispida, Isognomostoma personata, Helicella ericetorum, H striata, H. geyeri, Mono-*

donta turbinata, Papuina bühleri, Helicigona faustina, Euconulus trochiformis, Pyrochilus lampas, Natica josephinia, Perforatella bidens, Theba carthusiana, Natalina caffra und *Oxychilus alliarius.* Andere Formb.-Ges. wurden gefunden bei folgenden Arten:

Bei *Asperitas penidae* war das radiale Formb.-Ges.

$$r = a\varphi \cdot e^{b\varphi} + c$$

mit den Konstanten a = 0,2049, b = 0,0437, c = 1,60, das schon bei *Viviparus* gefunden wurde.

Bei *Sagda cookiana* ergab die Gleichung für das radiale Formb.-Ges.

$$r = (a - be^{-c\varphi})^2$$

die beste Übereinstimmung zwischen Messung und Rechnung. Das Kurvenbild ist nahezu eine Gerade. Da die Messungen nur an einem Exemplar vorgenommen wurden, ist es immerhin möglich, daß weitere Messungen ein anderes Formb.-Ges. ergeben.

Bei *Hemiplecta humphreysiana* ergab sich als radiales Formb.-Ges. die Gleichung

$$r = ae^{b\sqrt{\varphi}} + c.$$

Sie ist gleich gebaut wie die Exponentialgleichung, nur ist $\sqrt{\varphi}$ an Stelle von φ getreten. Das hat zur Folge, daß das relative Wachstum bezogen auf den Winkel φ nicht mehr einfach proportional der jeweiligen Größe von r ist.

Bei *Tayloria moncieuxi* entspricht das radiale Formb.-Ges. der Gleichung

$$r = a \sinh b\varphi + c,$$

die schon bei *Anisus* aufgetreten ist. Bei allen erwähnten Arten war aber das achsiale Formb.-Ges. das Exponentialgesetz.

Klasse 4:

Die Zahl der Arten, die in diese Klasse zu zählen wären, ist relativ klein. Ein besonders charakteristischer Vertreter dieser Klasse ist *Pyrula rapa* (Abb. 6), die einen achsialen Teilschnitt durch das Gehäuse darstellt. Einen noch besseren Einblick in den Verlauf der Windungsnaht ergibt Abb. 7, in der die Messungen der Windungsnaht maßstäblich dargestellt sind. Beide Formb.-Ges. entsprechen dem Exponentialgesetz

$$r \text{ und } z = ae^{b\varphi} + c,$$

was nach der ungewöhnlichen Form eigentlich nicht zu erwarten war. Beim achsialen Formb.-Ges. waren die Konstanten

$$a = 0{,}9001,\ b = 0{,}0505,\ c = -0{,}5501,$$

beim radialen Formb.-Ges.

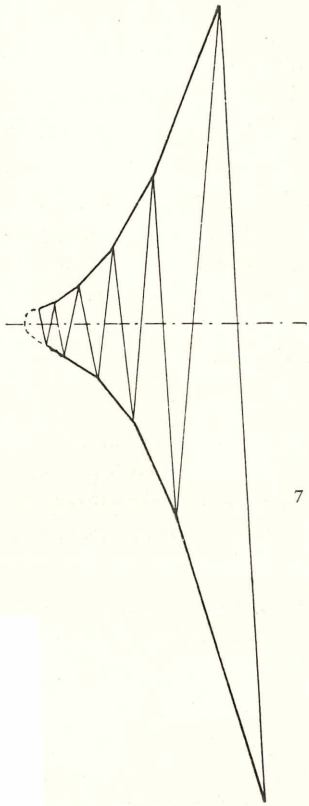
$$a = 0{,}1303,\ b = 0{,}1237,\ c = 0{,}1778.$$

Bei dieser und den folgenden Arten war sowohl das achsiale als das radiale Formb.-Ges. das Exponentialgesetz: *Limnaea stagnalis, Oliva episcopalis, Littorina littorea, Trochus niloticus, Ganesella infrastriata, Euplecta schnei-*

deriana, Trochozonites mamboiensis, Conus (fossil) aus dem Torton des Wiener Beckens.

Von besonderem Interesse ist, daß bei *Limnaea nicht* nur das F o r m b i l d u n g s - Gesetz durch Messungen an leeren Gehäusen sondern nach Messun-

6



7

Abb. 6. Achsialer Schnitt durch das Gehäuse von *Pyrula rapa.*

Abb. 7. Schema der Windungsnahlt von *Pyrula rapa.*

gen von K. Semper (1880) auch die W a c h s t u m s - Gesetze festgestellt werden konnten. Aus diesen Messungen wurde das angulare, radiale und achsiale Wachstum als Funktion der Zeit abgeleitet, worüber an anderer Stelle ausführlich berichtet wird.

Bei *Oliva reticularia* war das achsiale Formb.-Ges. zwar das exponentiale, das radiale aber ein parabolisches.

Bei *Trochonanina dendrotrochoides* entsprach sowohl das achsiale. wie das radiale Formb.-Ges. der schon bei *Anisus* festgestellten Gleichung

$$r \text{ und } z = a \sinh b\varphi + c.$$

Bei *Trochonanina gracilior* entsprach nur das radiale Formb.-Ges. dieser Gleichung, das achsiale aber dem Exponentialgesetz.

Klasse 5:

Charakteristisch für diese Formbildung ist der Umstand, daß der Durchmesser des Gehäuses von der Spitze bis zu einem Maximum zu- und gegen die Mündung hin wieder abnimmt. Bei keiner der Arten tritt das Exponentialgesetz als radiales Formb.-Ges. auf, dagegen häufig beim achsialen.

Bei den Arten: *Orcula dolium, O. doliolum, Truncatellina monodon* und *Pagodulina pagodula* war das achsiale Formb.-Ges. exponentiell, das radiale aber

$$r = a\,\varphi\,e^{-b\varphi^2} + c.$$

Bei *Vertigo alpestris, V pusilla* und *V pygmaea* war das achsiale Formb.-Ges. exponentiell, das radiale dagegen

$$r = a\,\varphi\,e^{-b\varphi} + c.$$

Bei *Pupilla muscorum, P triplicata, P sterri* und *P. bigranata* war das achsiale Formb.-Ges. exponentiell, das radiale aber

$$r = \frac{a}{1 + be^{-c\varphi}}.$$

Bei *Lauria cylindracea* und *Gulella mediafricana* war bei gleichem achsialem Wachstum das radiale Formb.-Ges.

$$r = a\,\varphi\,e^{-b\varphi^2} + c.$$

Bei *Cylindrus obtusus* war das achsiale Formb.-Ges. ein parabolisches, das radiale dagegen

$$r = a\,\varphi\,e^{-b\varphi} + c.$$

Bei *Columella edentula* ist ebenfalls

$$z = a\,\varphi^b + c$$

und das radiale Formb.-Ges.

$$r = a\,\varphi\,e^{-b\varphi^2} + c.$$

Schließlich wurde bei *Cerion uva* neben dem achsialen Bildungsgesetz

$$z = a\,\varphi^b + c$$

ein radiales Formb.-Ges.

$$r = ae^{-b(\varphi - c)^2}$$

gefunden. Es ist aus dem GAUSS'schen Fehlergesetz abgeleitet und wurde auch bei *Scalaria* schon festgestellt.

Klasse 6:

Diese Klasse weist bereits komplizierte Formen auf, deren Bildungsgesetze von den bisher angeführten abweichen. Das einfache Exponentialgesetz für das achsiale Wachstum ergibt sich bei *Clausilia bidentata* verbunden mit dem radialen Formb.-Ges.

$$r = \frac{a}{b\varphi^2 - c\varphi + 1},$$

sowie bei *Fusulus varians* mit dem radialen Formb.-Ges.

$$r = a\,\varphi^2\,e^{-b\varphi^2} + c.$$

Das gleiche radiale Formb.-Ges. in Verbindung mit dem achsialen Formb.-Ges.

$$z = a \sinh b\varphi + c$$

ergab sich bei *Clausilia pumila* und *Delima itala.*

Bei *Iphigena lineolata* war das achsiale Formb.-Ges.

$$z = a \sinh b\varphi + c,$$

das achsiale

$$r = \frac{a}{b\varphi^2 - c\varphi + 1}.$$

Bei den übrigen untersuchten Arten konnte das radiale Formb.-Ges. nicht mehr durch eine einzige Gleichung dargestellt werden, da die Windungsnaht der ersten zwei bis drei Windungen nach einem anderen Gesetz gebildet ist als bei den späteren Windungen. Die Gehäuse besitzen demnach zwei verschiedene radiale Formb.-Ges.

Das achsiale Formb.-Ges. ist dagegen durchaus einheitlich für das ganze Gehäuse.

Der Übergang von einem radialen Formb.-Ges. in das andere erfolgt so allmählich, daß kein bestimmter Punkt angegeben werden kann, an dem das eine Gesetz aufhört und das andere anfängt.

Bei *Pseudosubulina robusta* war das achsiale Formb.-Ges. das Exponentialgesetz, das radiale Formb.-Ges. der ersten 5 Meßpunkte ergab aber das Bildungsgesetz

$$r = a - be^{-c\varphi},$$

während für die weiteren Punkte das Exponentialgesetz am besten den Messungen entsprach.

Bei allen weiteren hier angeführten Arten war das achsiale Formb.-Ges. einheitlich

$$z = a \sinh b\varphi + c.$$

Bei *Clausilia laminata* und *Cl. biplicata* war das radiale Formb.-Ges. der ersten Windungen das parabolische

$$r_1 = a_1 \varphi^{b_1} + c_1,$$

das der weiteren Windungen aber

$$r_2 = \frac{a_2}{b_2\varphi^2 - c_2\varphi + 1}.$$

Die Verschiedenheit der Konstanten soll durch die beiden Indices 1 und 2 angedeutet werden.

Bei *Pseudoglessula monardi* war das achsiale Formb.-Ges. das Exponentialgesetz, das erste radiale Formb.-Ges.

$$r_1 = a_1 - b_1 e^{-c_1\varphi},$$

das zweite

$$r_2 = a_2 \varphi^2 e^{-b_2\varphi} + c.$$

Bei allen folgenden Arten war das erste radiale Formb.-Ges.

$$r_1 = a_1 - b_1 e^{-c_1 \varphi},$$

das zweite dagegen das vorstehend angegebene und zwar bei: *Clausilia plicatula, Cl. cruciata, Iphigena tumida, I. ventricosa, I. rolphi, Delima ornata, Laciniaria cana* und *L. vetusta.*

Klasse 7:

In diese Klasse sollen alle Gehäuse gezählt werden, deren Länge ein bedeutendes Vielfaches des Durchmessers ist. Die Zahl der hierher gehörigen Arten ist gering, da diese Gehäuseform verhältnismäßig selten ist.

Das achsiale Formb.-Ges. ergab sich als

$$z = a \varphi e^{b\varphi} + c$$

bei den Arten *Urocoptis brooksiana* mit dem radialen Formb.-Ges.

$$r = a \varphi^2 e^{-b\varphi^2} + c,$$

Bei *Megaspira ruschenbergiana* mit dem radialen Formb.-Ges.

$$r = a \varphi^b + c,$$

bei *Brachypodella morini mit* dem radialen Formb.-Ges.

$$r = a \varphi^2 e^{-b\varphi^2} + c.$$

Bei *Epirobia polygyra* war das achsiale Formb.-Ges.

$$z = a \varphi e^{-b\varphi} + c,$$

das radiale Formb.-Ges.

$$r = \frac{a}{b\varphi^2 - c\varphi + 1}.$$

Bei *Holospira goldfussi* war das achsiale Formb.-Ges.

$$z = a \varphi^b + c,$$

das radiale

$$r = a \varphi^2 e^{-b\varphi^2} + c.$$

Klasse 8:

Es gibt nur wenige Vertreter dieser Klasse. Von dem Hauptvertreter Rumina decollata wurden dafür 19 Exemplare genauer untersucht. An einem dieser Exemplare wurden folgende Formb.-Ges. festgestellt:

1. Älterer, abgestoßener Teil

Das achsiale Formb.-Ges. entspricht einem parabolischen Gesetz:

$$z = a \varphi^b + c,$$

das radiale Formb.-Ges. besteht wie bei den Gehäusen der Klasse 6 aus zwei Teilen, von denen der erste zwei bis drei Windungen, der zweite Teil die

übrigen Windungen umfaßt. Für die ersten 2 bis 3 Windungen ergab sich

$$r_1 = a_1 \varphi \cdot e^{-b_1 \varphi^2} + c_1,$$

(wie bei *Abida secale),* für die letzten Windungen

$$r_2 = (a_2 - b_2 e^{-c_2 \varphi})^2$$

(wie bei *Sagda cookiana).*

2. Jüngerer, perennierender Teil

Das achsiale Formb.-Ges. entsprach dem Exponentialgesetz, das radiale ist einheitlich für das ganze Gehäuse

$$r = a \tanh b\varphi + c.$$

Dieses hängt mit dem allgemeinen biologischen Wachstumsgesetz insofern zusammen, als es sich aus diesem ableiten läßt. Es ist nämlich

$$\tanh x = \frac{e^x - e^{-x}}{e^x + e^{-x}}.$$

Das relative Wachstum bezogen auf den Wachstumswinkel φ läßt sich schreiben:

$$\frac{dr}{d\varphi} = A + Br - Cr^2,$$

d. h. das relative Wachstum des Gehäuses hängt außer von einer Konstanten A noch von zwei Gliedern ab: Einem Glied, das wachstumsfördernd wirkt und der erreichten Größe von r proportional ist und einem wachstumshemmenden Glied, das dem Quadrat von r proportional ist. Bei dem untersuchten Exemplar ergab sich

$$A = 0{,}0657,\ B = 0{,}0226 \text{ und } C = 0{,}0035.$$

Gruppe B:

Klasse 1:

Unterklasse 1a

Der typische Vertreter dieser Klasse ist *Nautilus pompilius.* Da bei diesem die wachsenden Windungen ihre Unterlage vollständig umfassen, kommt es nicht zur Bildung einer eigentlichen Windungsnaht. Dafür ist die Rückenlinie der Windungen sehr schön ausgebildet, wie ein Schnitt durch das Gehäuse senkrecht zur Achse zeigt (Abb. 8). Die Form dieser Rückenlinie läßt sich leicht durch Messung festlegen. Wie nach der Abb. zu erwarten ist, entspricht das radiale Formb.-Ges. dem Exponentialgesetz. Die Rückenlinie ist daher eine logarithmische Spirale.

$$r = ae^{b\varphi} + c.$$

Die Konstanten waren a = 6,4448, b = 0,1736, c = 0, 1948.
Außer den Gehäusen von *Nautilus* wären noch diejenigen mehrerer fossiler Cephalopoden anzuführen z. B. *Perisphinctes, Cladiscites, Joannites, Phylloceras, Ptychites, Scaphites* u. a.

In die gleiche Klasse gehören auch noch die Gehäuse der Argonautiden. Bei *Argonauta argo* entspricht die Rückenlinie einem parabolischen Bildungsgesetz:

$$r = a\,\varphi^{b} + c.$$

Bei *Argonauta oweni* ergab sich dagegen

$$r = a\,\varphi^{2}\,e^{-b\varphi^{2}} + c$$

als radiales Formb.-Ges. der Rückenlinie.

Unterklasse 1b

Bei *Spirula spirula* gibt es eigentlich drei Kurven, deren Verlauf die Gehäuseform charakterisiert und deren Bildungsgesetz zu ermitteln wäre: Die äußere und innere Rückenlinie und die Mittellinie, als deren Koordinaten die

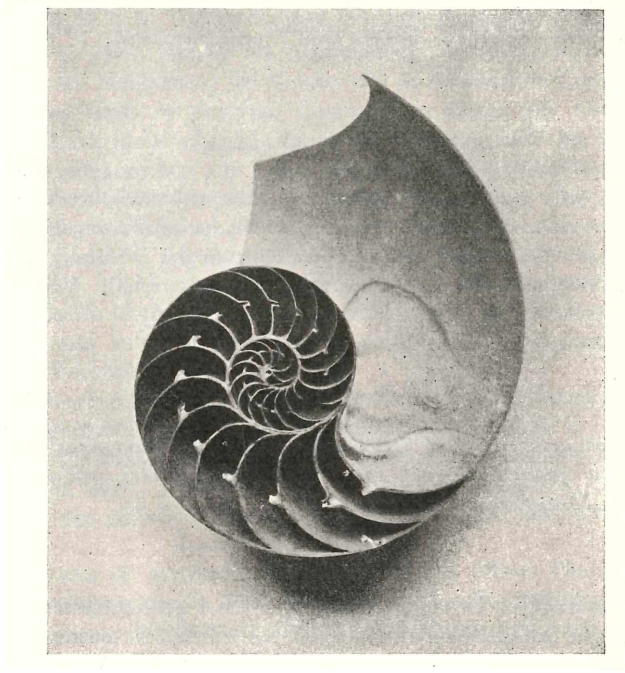


Abb. 8. Schnitt durch das Gehäuse von *Nautilus pompilus.*

arithmetischen Mittel der Koordinaten der beiden anderen gelten könnten. Das Bildungsgesetz an sich ist aber in allen drei Fällen das gleiche, nur die Konstanten haben andere Werte. Als radiales Formb.-Ges. ergab sich

$$r = a \sinh b\varphi + c,$$

desgl. bei *Hamites (Crioceras) emmerici,* wo die innere Spirale gemessen wurde. In die gleiche Klasse sind auch die geometrisch ähnlichen Formen der fossilen *Crioceras*-Arten zu zählen.

Es folgt noch *Dentalium dentalis,* wobei der Wachstumswinkel φ insgesamt nur etwa 20° erreicht und *Capulus hungaricus* mit einem Gesamt-Wachstumswinkel von wenig über 360°

Unterklasse 1c:

Das Gehäuse besteht nur aus einer Windung mit gerader Achse. Der Durchmesser der Windung nimmt im Laufe des Wachstums langsam zu, so daß das Gehäuse schließlich die Form eines Kegels mit kleinem Öffnungswinkel annimmt. In diese Formenklasse ist nur die fossile Art *Orthoceras* einzureihen.

Klasse 2:

Hier ist schon die Lage einer Achse nur ungefähr feststellbar. Die Windungen wickeln sich wohl spiralig um eine fictive Achse, doch ist diese nicht geradlinig. Die Gehäuseform ist geometrisch nicht erfaßbar. In diese Klasse gehören die *Cypraea*-Arten wie *tigris, moneta* und *Trivia europaea.*

Klasse 3:

Bei Beginn des Wachstums zeigen die Windungen wohl das Bestreben, sich spiralig um eine ideelle Achse zu lagern, aber die richtunggebende Kraft ist nicht konstant. Alle drei Wachstumskomponenten, die achsiale, die radiale und die angulare werden bald nach Beginn des Wachstums unregelmäßig und es verbleibt nur ein völlig regelloses Längenwachstum des Windungsrohres selbst, wodurch das Gehäuse ein wurmähnliches Aussehen erhält. Vertreter dieser Klasse sind die *Vermetus*-Arten *eburnus, lumbricalis, gigas, Siliquaria anquina* und *Magilus antiquus.*

Klasse 4:

Auch bei den napfförmigen Gehäusen versagt eine geometrische Festlegung. In diese Klasse sind einzureihen die Gehäuseformen von *Ancylus fluviatilis,* sowie die von *Fissurella* und *Patella.*

Klasse 5:

Bei den zweiteiligen Gehäusen stellen sich einer geometrischen Behandlung der Formen große Schwierigkeiten entgegen. Sie würden zu umständlichen Rechnungen führen. Es ist aber nicht Zweck der Untersuchung, die Gehäuseformen um jeden Preis durch Gleichungen auszudrücken. Die Anwendung der Mathematik in der Biologie hat nur dann einen Wert, wenn damit neue Erkenntnisse gewonnen werden können. Für die Messung kämen auch nur die Umrisse der Gehäuse oder die Formen von Schnittlinien in Betracht. Versuche in dieser Richtung sind auch schon gemacht worden, doch haben sie nicht zu bemerkenwerten Ergebnissen geführt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: 81

Autor(en)/Author(s): Berger Franz

Artikel/Article: Zur Systematik der Gehäuseformen der Konchiferen. 1-20