

Unabhängige Entwicklungsgleichheit bei Schnecken- gehäusen.

Es ist von Eimer in verschiedenen Schriften und besonders in seiner „Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen“ und neuestens in seiner „Orthogenesis der Schmetterlinge“ darauf hingewiesen worden, dass in zwei verschiedenen Gruppen von Individuen, die gegenseitig in keiner verwandtschaftlichen Beziehung stehen, Eigenschaften z. B. Zeichnungsmuster auftreten können, die einander überraschend ähnlich sind. Eimer nennt diese Erscheinung *unabhängige Entwicklungsgleichheit* oder *Homöogenese* und erklärt damit eine Reihe von Vorkommnissen, die bisher auf Mimicry zurückgeführt worden sind. Nach seiner Auffassung können zwei Gruppen von Individuen ganz unabhängig von einander ähnliche oder gleiche Entwicklungsrichtungen einschlagen auf Grund gleichen phyletischen Wachstums, gleich lange Zeit hindurch wirkender physiologischer Vorgänge. Ich habe schon früher in meiner Inauguralschrift „Entwicklung der Zeichnung und Skulptur bei den Gehäuseschnecken des Meeres“ darauf hingewiesen, dass in den verschiedensten Familien der Gastropoden dieselben Zeichnungs- und Skulpturformen wiederkehren, ohne dass die Träger jener Zeichnungen und Skulpturen in irgend welcher verwandtschaftlichen oder biologischen Beziehung zu einander stehen. Spätere Studien zeigten nun, dass nicht nur Skulptur und Zeichnung, sondern, dass sehr häufig auch die Schalenformen manchmal noch in viel auffallenderer Weise homöogenetische Erscheinungen zum Ausdruck bringen, so dass in verwandtschaftlich fernstehenden Familien Gehäuse gefunden werden, welche sich in auffallender Weise gleichen. Oft bleiben nur in der Gestalt der Mündung die für die Familie charakteristischen Merkmale erhalten, allein in einzelnen Fällen nehmen auch diese für die Systematik so wichtigen Schalenteile an der allgemeinen Umbildung teil und wir kommen zu dem Schluss, dass sich nicht nur Skulptur und Zeichnung, sondern auch die äußere Gestalt der Schneckengehäuse nach wenigen bestimmten Richtungen entwickelt. Der Vergleich lehrt, dass den Gastropodenschalen überhaupt nur wenige Formen zu Grunde liegen, die sich in den verschiedensten Gruppen wiederholen und häufig nur durch extreme Ausbildung einzelner Teile für die Familie oder Gattung typisch werden.

Ich werde versuchen für diese Behauptung im Folgenden einige Beweise zu geben:

Sehr reiches Material, um die Wirkung gleichgerichteter Entwicklung zu studieren, finden wir innerhalb der weit verbreiteten Familie der Melaniiden d'Orb. Die Vertreter dieser Familie haben teils hohe, getürmte, teils nieder gewundene gedrungene Gehäuse. Die hoch gewundenen glatten Schalen mit mehr oder weniger flachen Um-

gängen, welche gezeichnet oder nicht gezeichnet sein können, haben zum größten Teil einen ausgesprochenen *Pyramidella-Terebra*-Charakter. Die Mundöffnung dieser Gehäuse ist elliptisch, der Mundrand nicht ausgeschnitten und unterscheidet sich somit sowohl von der *Terebra* als auch von der echten *Pyramidella*-Mündung. Eine ausgesprochene *Terebra* Form bildet z. B. die schön gezeichnete *Melania pantherina* v. d. Busch., die durch ihre Größe und die Gestalt ihrer Schale der *Terebra muscaria* und durch ihre Zeichnung der *Terebra corrugatum* ähnlich ist.

Ausgesprochene *Terebra*-Formen finden sich auch in *Melania terebriformis*, *subulata* Lam., *zeleborii* Brot. Die erstere zeichnet sich durch sehr wenig konvexe Umgänge aus, ebenso die *subulata*, eine Entwicklungsrichtung, welche ganz unabhängig von den Melaniiden bei *Terebra* ihren Höhepunkt erreicht. Während nämlich die flachen Umgänge bei *Melania* nur vereinzelt auftreten, werden sie innerhalb der Gattung *Terebra* vorherrschend. Die angeführten *Melania*-Arten kommen alle im süßen Wasser vor, während die Vertreter der Gattung *Terebra* Meeresbewohner sind. Die Aehnlichkeit zwischen den einzelnen Formen beider Gruppen kann somit weder auf verwandtschaftliche Beziehungen, noch auf Mimicry, noch aber auf Anpassung an eine analoge Lebensweise zurückgeführt werden, sie bildet im wahrsten Sinn des Wortes den Ausdruck für unabhängige Entwicklungsgleichheit.

Von diesen langgestreckten glatten Formen ausgehend, kommen wir zu Gehäusen, die immer noch hoch getürmt, aber an der Basis bedeutend verbreitert sind und die mit ihren immer noch ziemlich flachen Umgängen zu Gestalten überführen, welche wir in der Gattung *Chemnitzia* unter den Terebellen wiederfinden; z. B. *Melania immanis* Morelet (Martini Chemnitz, Bd. I 24, Taf. 2, Fig. 1a, g p. 19) und *Chemnitzia lineata* Roem sp. *Coralag* (Zittel, Paläontologie II, p. 237). Nun beobachten wir aber sowohl bei den schlanken als bei den breiteren Melaniidengehäusen das Auftreten einer Querskulptur in Gestalt von schmalen rippenartigen Erhöhungen. Bei vielen Schalen besonders bei den schlanken *Terebra*-Formen nimmt diese Skulptur nur die ersten Umgänge ein, bei andern erstreckt sie sich auf die ganze Schale oder beginnt erst auf den letzten Umgängen. Sobald sich nun diese Querskulptur kräftiger entwickelt, so erhalten wir typische *Cerithium*-Gestalten, besonders da, wo sich auf diesen Querrippen eine oder mehrere Knotenreihen entwickelt haben. Ein schönes Beispiel ist *Melania spinata* Godw. verglichen mit *Potamides eheninum* Brug. Auch die meisten Formen der *Melania asperata* Lam. sind Cerithien täuschend ähnlich, doch auch hier zeigt die Gestalt der Mündung, dass wir es mit den Vertretern verschiedener Familien zu thun haben. Indem nun die Knotenreihen bei *M. asperata* Lam. in Längskiele umgewandelt werden, entsteht aus der *Cerithium*-ähnlichen Form *asperata*, eine

Varietät, deren Schale mit einem *Turritella*-Gehäuse verwechselt werden könnte. Derartige Umbildungen finden sich innerhalb der Gattung *Melania* weniger häufig als bei *Claviger*, werden indessen auch bei *Cerithium*-Arten beobachtet.

Eine weitere mit den bisher beschriebenen Melanien in keinem Zusammenhang stehende Entwicklungsrichtung führt zu ausgesprochenen *Mitra*-ähnlichen Gehäusen. Die meisten *Mitra*-ähnlichen Melanien tragen Gitterskulptur und gleichen darin der *Mitra granulosa*, wir finden indessen auch Umgestaltungen von Melaniengehäusen, die zu Formen wie *Mitra pontificalis* führen und mit ihrem gekrönten Kiele eine höhere Entwicklungsstufe darstellen. Die *Mitra*-ähnlichen Melanien-Arten sind indessen nicht so zahlreich als diejenigen, welche den *Terebra*- oder *Cerithium*-Charakter tragen. Den *Cerithium*-Typus finden wir auch bei den in Südamerika heimischen Melaniiden innerhalb der Gattung *Doryssa*, aber wir finden ihn nicht in der Form, wie er für die Gruppe *Potamides* charakteristisch ist, sondern wie er bei *Pyrazus* zum Ausdruck kommt; die Schalen sind also durch recht kräftige Längskiele und Querrippen ausgezeichnet. Ich erinnere nur an *Doryssa macapa* und *Cerithium (Pyrazus) sulcatum* Born. von denen die erstere am Amazonenstrom, die letztere in China vorkommt. Also auch hier Aehnlichkeit der Formen in ganz getrennten Verbreitungsgebieten. *Cerithium*-ähnliche Schalen finden sich außerdem in der Gattung *Claviger*, *Melanatria* Bowdich, *Pirenopsis* Brot., *Faunus* Monfort. Innerhalb der Gattung *Hemisinus* Swainson kommen zwei von einander abweichende Entwicklungsrichtungen zur Geltung. Die eine erzeugt niedergewundene *Collumbella* oder *Mitra*-artige Formen, die andere hochgewundene *Cerithium*-ähnliche Gehäuse; die letzteren sind indessen viel seltener als die ersteren.

Es bleiben noch vier weitere Gattungen der Melaniiden zu erwähnen, von welchen die Schalen der Gattung *Tanalia* einen ausgesprochenen *Nerita*-Charakter tragen (*Tanalia gardneri* Reeve und *Nerita exuvia* L.). Bei manchen *Tanalia*-Arten bestehen auf den Schalen statt der Längskiele noch Längsreihen von Knoten und diese bilden sich bisweilen zu mehr oder weniger kräftigen Stacheln um, die dann in mehreren Reihen das Gehäuse umgeben. Auf diese Weise kommen Formen zu stande wie *Tanalia loricata* var. *erinacea* Reeve, eine Entwicklungsrichtung, die wir bei *Nerita* vermissen, dagegen bei Purpuriden wiederfinden z. B. bei *Ricinula horrida* Lm.

Die Gattung *Paludomus* ist durch die ausgesprochene *Natica*-Zeichnung ihrer Gehäuse ausgezeichnet, in ihrer Form schließt sie sich den Gehäusen der *Paludina* am meisten an.

Die Vertreter der letzten Malaniiden-Gattung *Philopotamus* haben am meisten Aehnlichkeit in Gestalt, Zeichnung sowie z. T. wenigstens in der Form des Mundes ihrer Gehäuse mit Ampularien. Wie wir

sahen, herrscht bei den Melaniiden die Entwicklungsrichtung vor, die zu hohen getürmten Schalen führt, welche je nach Gestalt, Zeichnung und Skulptur der Umgänge *Terebra*-, *Pyramidella*- oder *Cerithium* ähnliche Formen ergeben. Eine analoge Entwicklungsrichtung beobachten wir in der Familie der *Pleurotomiden*, nur dass hier die Gehäuse den ausgesprochenen *Cerithium*-Charakter, durch einen an der Schalenbasis befindlichen meistens sehr lang ausgezogenen Kanal verlieren und dadurch den Vertretern der Gruppe *Fusus* ähnlich werden. Auch die Skulptur, welche häufig aus Längsleisten besteht und die Eigentümlichkeiten der Zeichnung (man beobachtet meistens in Querstreifen zusammenfließende Fleckenreihen) stellt, wie ein Vergleich der *Pleurotoma australis* Roissy mit *Fusus tenuiliratus* Dkr. und der *Pleurotoma marmorata* Sm. mit *Fusus variegatus* Perry zeigt, *Pleurotomiden* und *Fusiden* einander sehr nahe und erklärt das Vorgehen Lamarcks, der das Genus *Pleurotoma* in seine Familie der Canaliferen einreihet hat.

Eine andere Entwicklungsrichtung verbindet das Genus *Pleurotoma* mit den *Coniden*, indem der Kanal der Gehäuse schwindet, das Gewinde sich verkürzt, verflacht und die einzelnen Windungen sich weniger deutlich von einander absetzen. Die Vertreter dieser Richtung werden besonders unter den fossilen Formen häufig angetroffen.

Eine weitere zu den Toxiglossen gehörige Familie, die sich durch Formenreichtum auszeichnet, ist die der *Cancellariiden*, deren Hauptbestandteil die Gattung *Cancellaria* bildet. Die Schalen der *Cancellarien* sind meistens eiförmig, es kommen indessen auch fast spindelförmige und getürmte Schalen vor. Glatte und stark skulptierte Gehäuse finden sich nebeneinander und beide tragen an ihrer Basis einen kurzen weiten fast nur ausgussförmigen Kanal. Die eiförmigen Gehäuse haben, wie z. B. *Cancellaria reeveana* bis auf den Spindelumschlag und die Schalenskulptur Aehnlichkeit mit *Cassis*- und *Cassidaria*-Formen (z. B. *Cassis abbreviata* Lm. und *Cassidaria echinophora* L.) Neben höher gewundenen und durch starke Gitterskulptur ausgezeichneten *Triton*-ähnlichen Gehäusen und langgestreckten *Purpura*-Formen (z. B. *Cancellaria cancellata* L. [Conchylien-kabinet Martini Chemnitz Taf. 11 Fig. 1—9 pag. 34] bezw. *Cancellaria spengleriana* Desh. Bd. IV 4 Taf. 7 Fig. 1—8) finden sich auch typische Turboformen, wie *C. tuberculata* Sow., deren Schale mit 3—4 knotigen Längskielen umzogen ist. Die Umgänge sind treppenförmig abgesetzt, die Nath ist vertieft, die Mündung fast kreisrund und das Gehäuse erinnert in seiner ganzen Gestalt an *Turbo japonicus* Reeve.

Die übrigen Familien der Toxiglossen *Coniden* und *Terebriden* zeigen eine sehr geringe Variabilität der Schalenform. Bei *Conus* ist hauptsächlich eine Entwicklungsrichtung nach *Oliva* hin zu beobachten (*Conus tulipa*), innerhalb der Gattung *Terebra* finden sich von dem

Typus der Gruppe abweichende Gehäuse, die dadurch, dass die einzelnen Umgänge mehr gewölbt erscheinen und die Schalenbasis breiter wird an einzelne Vertreter unter den Cerithien erinnern.

Den besten Beweis dafür, dass unabhängige Entwicklungsgleichheit ohne irgend welche Beziehung zum Nutzen entstehen kann, geben unzweifelhaft die winzig kleinen Schalen der Rissoiden ab. Die Schalen der meisten Vertreter dieser Familie tragen eine sehr charakteristische Skulptur, sie sind indessen oft von so geringer Grösse, dass man die Feinheiten derselben erst durch die Lupe betrachtet erkennen kann.

In ihrer Form und Skulptur erinnern die Rissoideen besonders die Vertreter der Gattung *Rissoina* auf das Lebhafteste an Cerithien. Ich nenne nur Formen wie *Rissoina erythraea* Phil., *R. labrosa* Schwarz, *R. bellula* A. Ad. Es ist bei diesen Formen besonders auffallend, dass auch der Mund in seiner ganzen Beschaffenheit cerithiumähnlich ist. Die Mundöffnung ist schmal elliptisch und sowohl an der Basis als auch am oberen Ende mit einer kleinen ausgussförmigen Erweiterung versehen. Dasselbe können wir bei einer Reihe von Cerithien antreffen. Auch eine wulstartige Verdickung der Außenlippe wird bei vielen Rissoinen beobachtet. Je nachdem nun die Rissoinen Querrippen, Gitterskulptur oder Längsreihen von Knötchen tragen, erinnern sie mehr an *Pyrazus* oder *Cerithium* s. str. Sehr verschieden von den Rissoinen gestalten sich die Gehäuse der Rissoen. Dieselben sind weniger hoch, die Umgänge nehmen schneller an Breite zu und haben an der Mündung einen mehr kreisrunden als elliptischen Querschnitt. Durch diese Eigentümlichkeiten in ihrem Bau nähern sich die Rissoen den Schalen der Gattung *Cyclostoma*.

Nicht weniger interessant sind die Entwicklungsrichtungen, welche wir innerhalb der Columbellen beobachten und die schon in den Namen der Untergattungen „*Strombina*“ und „*Conidea*“ ihren Ausdruck finden. Am häufigsten werden unter den Columbellen *Buccinum* ähnliche Schalen angetroffen, z. B. *Columbulla aspera* Sw. und *Buccinum maculosum* Lm. Der Bau des Mundes lässt wohl in den meisten Fällen die Familienverschiedenheiten der beiden Arten erkennen, um so ähnlicher ist jedoch die Zeichnung der Schalen. Von größerer Bedeutung für den Nachweis homöogenetischer Ausbildung sind die Entwicklungsreihen der Columbellen, welche zu Conus- und Strombusähnlichen Formen führen. In beiden Fällen ist es namentlich auch die Gestaltung des Mundes, die Bildung einer flügelartigen Aussenlippe bei den strombusähnlichen Formen (*Columbella dorsata*), die neben der Zeichnung und Skulptur den Schalen ihr charakteristisches Aussehen verleiht. Die conusartigen Vertreter der Untergattung *Meta* von den Columbellen tragen, wie *C. Philippinarum* Reeve mehr oder weniger breite Zickzackquerbinden, welche sich bei

einigen Arten zu Netzzeichnungen vereinigen. So entsteht dann die Zeichnung von *Columbella cendomulli* Reeve, welche etwa mit derjenigen des gleichnamigen *Conus* verglichen werden kann. Wir treffen unter den Columbelliden auch *Mitra*-ähnliche Gehäuse, sowohl glatte Formen (*C. [Atilia] fulgida* Reeve ähnlich der *Mitra crenifera* Lm.), als auch solche mit Querskulptur, mit Querwülsten, wie *C. (Atilia) hotessieri* d'Orb. ähnlich der *Mitra crispata* Schmidt. Umgekehrt besitzen einige Vertreter der Mitren die Neigung *Columbella*-ähnlich zu werden, ich nenne nur *Mitra cancellarioides* Ant., welche auch in Bezug auf ihre Skulptur der *Columbella (Eugina) monilifera* Pease sehr ähnlich ist. Je weiter wir uns überhaupt in den Familien der Gasteropoden umsehen, um so zahlreicher werden die Beweise dafür, dass auf Grund unabhängiger Entwicklungsgleichheit in verwandtschaftlich von einander unabhängigen Gruppen Schalenformen entstehen können, die bis auf kleine Unterschiede häufig vollkommen identisch erscheinen. Derartige homöogenetische Formen treten indessen in den seltensten Fällen ganz unvermittelt innerhalb einer Familie auf, gewöhnlich sind dieselben durch Uebergänge mit den für die Familie typischen Gehäuseformen verbunden und stellen sich uns als Endprodukte gleichgerichteter Entwicklungsreihen dar.

Wir haben gesehen, um die Hauptergebnisse der im Vorstehenden mitgeteilten Untersuchungen kurz zusammenzufassen, dass die Entwicklung der Schalenzeichnung und -Skulptur sehr oft gleichen Schritt hält mit der Entwicklung der Schalenform, häufig gestaltet sich selbst die im Allgemeinen für die einzelnen Familien charakteristisch bleibende Mündung bei ganz fernstehenden Arten in gleicher Weise um, indem sie sich von der ganzen Gehäuseform in hohem Maße abhängig zeigt.

Die Anzahl der Entwicklungsrichtungen, die innerhalb einer Familie angetroffen werden, ist sehr verschieden, auch erreichen die der Umbildung unterworfenen Arten nicht überall gleich hohe Endstufen in ihrer Entwicklung. Sehr grosse Variabilität zeigt z. B. die Familie der Melaniiden und deren Vertreter weisen gleichzeitig die größten Extreme in ihrer Gehäusebildung auf, indem sie sich einerseits zu hochgewundenen stark skulpierten *Cerithium* ähnlichen Schalen umbilden, andererseits niedere weitgewundene mit einfachen Längsleisten versehene *Nerita*-ähnliche Schalen darstellen. Große Konstanz sowohl in Schalenform als auch in der Skulptur finden wir dagegen bei *Conus*; in Form, Skulptur und Zeichnung bei *Terebra*. Im Allgemeinen schlagen die Familien mit schlanken, getürmten Schalen (z. B. *Cerithium*, *Terebra*, *Turritella* etc.) unter einander ähnliche Entwicklungsrichtungen ein, sodass wie *Terebra*- oder *Turritella*-ähnliche *Cerithien* erhalten. Dasselbe gilt für diejenigen Familien, deren Vertreter gedrungene, weitgewundene, niedere Gehäuse besitzen; viel seltener ist es, dass wie bei den *Melaniiden* beide Extreme neben einander vorkommen.

Wie zu erwarten, bieten die an Arten reichsten und am weitest verbreiteten Familien den größten Formenreichtum dar. Gruppen, die auf engere Gebiete beschränkt sind, weichen viel weniger von der ihrer Familie eigenen Grundform ab (Oliven, Conus). Die Entstehung gleichartiger Gehäuseformen innerhalb der verschiedenen Gasteropoden-Familien ist nicht auf die Wirkung der Auslese, wie es mimetische Gestaltung voraussetzen würde, zurückzuführen. Mimicry ist in den besprochenen Fällen vollkommen ausgeschlossen, da die Träger der einander ähnlichen Gehäuse, gewöhnlich nicht zusammen vorkommen. Es muss vielmehr angenommen werden, dass die Entwicklungsrichtungen der Gastropodengehäuse durch die Wechselbeziehungen zwischen den umgebenden Verhältnissen und der Konstitution der Tiere bedingt sind, sodass verschiedene Beschaffenheit der Organismen durch die Einwirkung entgegengesetzter äußerer Verhältnisse ebensogut zu gleichartigen Gestaltungen führen kann, wie die Entwicklung verwandter Formen unter analogen Bedingungen.

So lange wir über die biologischen Verhältnisse der Meeres-schnecken nicht besser orientiert sind, als es heute der Fall ist, dürfte es natürlich schwer sein, die Frage zu entscheiden, wie weit bei der Gehäusebildung der Mollusken eine solche Beeinflussung durch äußere Faktoren reicht. Für unsere Land- und Süßwassermollusken hat Clessin (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 53. Jahrgang 1897 pag. 68) diesbezügliche Beobachtungen angestellt und ist zu dem Schlusse gelangt, dass alle Variationen, welche sich in der Schale unterer Mollusken ausprägen durch die eigenartige Beschaffenheit der jeweiligen Umgebung bedingt sind.

Wenn wir berücksichtigen, in welchem nahem Zusammenhang die Beschaffenheit des Tieres mit seiner Schale steht, so gewinnen die bei dem Studium der Schalenbildung erhaltenen Ergebnisse noch wesentlich an Bedeutung. Die gesetzmäßige Umbildung der Molluskenschale setzt ein ebenso gesetzmäßiges Abändern der diese Schale erzeugenden Teile des Organismus voraus, in erster Linie ein Abändern der Form des Mantels, der Gestalt seiner Oberfläche, seiner Anhänge etc. Da aber ferner die Gestalt des Mantels sowohl die Beschaffenheit der pallealen Organe als auch die Gestalt und Lagerungsverhältnisse der Eingeweide beeinflusst, so muss einer Abänderung in der Schalenform eine entsprechende Veränderung in den Organen des Eingeweidesackes vorausgehen und es wäre von großem Interesse für die Kenntnis der Artbildung bei den Mollusken, wenn festgestellt werden könnte, in wie weit mit der Schalenform innerhalb der einzelnen Gruppen Veränderungen in den morphologischen Eigenschaften der Tier verbunden sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Linden von Maria

Artikel/Article: [Unabhängige Entwicklungsgleichheit bei Schneckengehäusen. 697-703](#)