

# Gastropoden als Leitfossilien?

## Gastropods as index-fossils?

von G. Tichy<sup>+)</sup>

### Zusammenfassung

Gastropoden werden trotz ihrer enormen Formenfülle für die Stratigraphie als wenig brauchbar angesehen. Die geringe Beachtung der ökologischen Einflüsse auf die Gehäuseform, der Mangel an eingehenden phylogenetischen Studien sowie die geringe Anzahl der oft wenig typischen Merkmale, sind Ursache, daß Gastropoden bisher, von wenigen Ausnahmen abgesehen, kaum als Leitfossilien verwendet wurden. Durch ihre überwiegend benthische Lebensweise und die enge Biotopabhängigkeit können nur Räume gleicher oder ähnlicher Biotope miteinander verglichen werden. Die Merkmale, welche man für die Charakterisierung der einzelnen Arten heranziehen kann, werden kritisch besprochen.

### Summary

Although there is a tremendous number of gastropods they are regarded to be of no importance for stratigraphy. The little consideration of the ecological influences to the shell as well as the small number of phylogenetical studies and the few characteristic peculiarities of the gastropod shell are the reason that they are no good index-fossils. Gastropods are mostly benthic and strongly dependent on their biotop. The features which characterize the species are critically discussed.

---

<sup>+)</sup>  Anschrift des Verfassers: Dr. Gottfried Tichy, Institut für Geowissenschaften, Akademiestr. 26, A-5020 Salzburg

## Einleitung

Nach den Arthropoden sind die Mollusken die artenreichste Tiergruppe. Unter jenen stellen Gastropoden die meisten Arten. Besonders nach dem Rückgang der Cephalopoden am Ende des Mesozoikums haben sich die Neogastropoden sprunghaft entwickelt. So stehen heute den 105.000 Gastropodenarten nur mehr 730 Cephalopodenarten gegenüber. Der stratigraphische Wert der ca. 10.500 Arten fossiler Cephalopoden ist unbestritten, derjenige der Schnecken aber ist, nach der heutigen Lehrmeinung, unbedeutend oder nur gering. Spezielle Merkmale, wie Lobenlinien, welche bei Cephalopoden systematisch und stratigraphisch von größter Bedeutung sind, fehlen. Die Entwicklung der Gastropoden scheint nur sehr langsam fortzuschreiten, besonders in bestimmten Biotopen, wie in der Tiefsee, in Riften etc. die sich über längere Zeiträume nur geringfügig verändern. Neben "langlebigen" Arten gibt es zusätzlich noch eine Reihe von Homöomorphien. Während die Ontogenese eines Cephalopoden aufgrund der meist planspiral eingerollten Gehäuse studiert werden kann, ist die embryonale Windung bei den überwiegend trochospiral aufgewundenen Gastropodengehäusen meist abgescheuert oder abgebrochen. Auch die Mündung der Gastropoden ist in vielen Fällen beschädigt. Schließlich sind die gehäusetragenden Gastropoden überwiegend benthische Bewohner und nur ausnahmsweise nektonische Hochseeformen. Demnach bestünden also keine oder kaum Voraussetzungen, daß Gastropoden für die Stratigraphie jemals brauchbar werden könnten.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben deutlich gezeigt, daß auch die Ammoniten nicht die Hochseeformen waren, wie man bislang annahm, sondern viele quasi vagil benthonisch lebten und sich von langsam fortbewegenden Beutetieren ernährten. Den Arbeiten ZIEGLERS ist zu entnehmen, daß die einzelnen Cephalopodenfaunen bathymetrische Unterschiede widerspiegeln. Altersverschiedene Faunen aus gleichen Tiefen sind einander ähnlicher als zeitgleiche unterschiedlich tiefe Meeresbereiche.

Daß eine so artenreiche Tiergruppe, wie es die Schnecken sind, sich nur so langsam entwickeln sollte, ist in Anbetracht der Zahlen unwahrscheinlich. Dies trifft scheinbar nur für Lebensräume zu, die in geologischer Hinsicht lange Zeit stabil sind. Diese scheinbare "Langlebigkeit" der Arten wird hier durch die ökologische Anpassung (Fortbewegung, Ernährung etc.) bedingt. Die Schwierigkeiten, Gastropodenfaunen auszuwerten, ergeben sich daher aus der Tatsache, daß Benthosbewohner stärkere Anpassungen an ihre Biotope zeigen, als dies bei Nektonten der Fall ist. Mit Ausnahme der freien Larvenstadien sind nur ganz wenige Arten pelagisch, wie z.B. die rezente Gattung *Janthina* (ein treibender Ptenoglossa) und die schwimmenden Heteropoda und Pteropoda sowie einige Arten der Cephalaspidea und Anaspidea. All diese Formen haben sich aus primär benthonischen Gastropodenarten entwickelt.

Die Verbreitung der benthischen Gastropoden muß aber durch ihre Lebensweise nicht eingeschränkt sein. Selbst fixosessile Tiere können eine weite geographische Verbreitung besitzen, wenn sie

ein entsprechend langwährendes Larvenstadium haben. Gastropoden kommen im marinen Bereich praktisch auf allen Böden von der Spritzwasserzone bis in große Tiefen von 8200 m vor. Auch das Brack- und Süßwasser sowie das Land werden von einem Heer von Schnecken bevölkert. Die meisten Landschnecken sind auf feuchte Standorte beschränkt. Einige können aber auch unter trockenen Bedingungen leben. Sogar Parasiten (z.B. an Echinodermen) sind unter den Gastropoden bekannt.

Die einzelnen Biotope sind jeweils von sehr unterschiedlichen, oft charakteristischen Gastropodengesellschaften besiedelt. Besonders artenreich sind die Pflanzenbestände des Litorals sowie die sekundären Hartböden. Einzelne Gattungen, meist Meso- und Neogastropoden, bevorzugen Weichböden. Archaeogastropoden sind meist auf Hartgründe beschränkt und auf klares Wasser angewiesen, da größere Mengen an suspendiertem Feinsediment die aspidiobranchen Kiemen verunreinigen würden. Erst mit der Entwicklung der pektibranchen Kiemen bei Meso- und Neogastropoden konnten auch Weichböden in größerem Maß bevölkert werden. Selbst wenn man annimmt, daß planktonische Larven durch Meeresströmungen rasch und weltweit verbreitet werden können (20-30 km/Tag), kann man doch nur Gastropoden bestimmter Faziesräume, bestimmter Biotope, miteinander vergleichen. Die Aussichten auf eine weltweite Verbreitung der Organismen, besonders der nektonischen oder der zeitweilig nektonischen, sind im offenen Meer, wie es z.B. die Tethys darstellte, größer als in den nur zeitlich beschränkt ausgebildeten Becken und epikontinentalen Flachwasserarealen. Dennoch können selbst flachwasserbewohnende Schnecken weltweit verbreitet sein, wie beispielsweise *Eucycloscala binodosa* (MÜNSTER), welche in der Obertrias der Alpen ebenso wie in Südchina vorkommt (PAN, 1974; TICHY, 1979).

Welche Merkmale und Methoden haben wir überhaupt, die zur Charakterisierung der Art, welche die Basis der Ontogenese, Phylogenese und der Stratigraphie darstellt, bedeutsam sind?

- Das sind:
- 1) Gehäuseform
  - 2) Skulptur
  - 3) Mündung
  - 4) Ausbildung der Spindel
  - 5) Embryonal- und Juvenilgehäuse
  - 6) Schalenstruktur
  - 7) Biochemie der Schale
  - 8) Farbzeichnungen
  - 9) Ausbildung der Radula
  - 10) Vergleichende Anatomie und Biochemie der Weichteile an rezenten Gastropoden (z.B. Untersuchung der respiratorischen Pigmente)
  - 11) Vergleichende Ethologie und Funktionsmorphologie (z.B. Kriechverhalten)

## 1. Die Gehäuseform

1.1. Aufwindung: Das Gehäuse kann entweder nicht, wenig oder stark aufgewunden sein. Nichtgewundene Gehäuse treten bei allen vier Klassen der Gastropoden, den Amphigastropoden, Prosobranchiern, Opisthobranchiern und Pulmonaten auf. Die meist napfförmigen Gehäuse mit einer starken Erweiterung der Mündung stellen eine Anpassungserscheinung (festere Anhaftung an den Untergrund, breite Kriechsohle zum Durchpflügen des Sedimentes) und nicht etwa ein Primitivmerkmal dar. In allen nachprüfbaren Fällen erwies sich, daß die mützenförmigen Gehäuse durch Aufrollung und Rückbildung entstanden sind. Diese Rückbildung kann bei Arten, die das Gehäuse vom Mantel umschlossen haben, bis zur völligen Reduktion reichen. Nur bei wenigen Gruppen kommt es anstatt der Reduktion des Gehäuses zur Ausbildung einer sekundären Kalkschicht, der sogenannten Schmelzschicht (Cypraeidae, Marginellidae). Im Fall von *Aulacodiscus* wird dadurch die ursprüngliche Gehäuseform völlig verwischt und läßt ein konkretionäres Gebilde entstehen. Die Mehrzahl aller nichtgewundenen Schalen zeigt zumindest einen gewundenen embryonalen Teil (z.B. auch bei *Neopilina galathea* LEMCHE, einem Monoplacophoren), der für gewöhnlich schon verloren geht, bevor das Tier adult wird. Bei folgenden Gruppen können mützenförmige Gehäuse auftreten: Tryblidiacea, Bellerophonacea (Helicionellidae), Haliotidae, Fissurellidae, Patellidae, Acmaeidae, Platyceratidae, Phenacolepatidae, Cocculinidae, Lepertellidae, Amaltheidae, Capulidae, Gadiniidae, Acroriidae, Siphonariidae, Ancyliidae sowie bei einzelnen Vertretern der Trochacea (Stomatellidae: *Gena*, *Broderipa*, *Roya*), Neritidae (*Septaria*, *Meganinnia*), Calyptraeidae (*Crepidula*), Naticidae (*Haliotinella*), Lamellariidae, Lymnaeidae (*Valencienesia*).

Selbst bei den ältesten Gastropoden des Unterkambriums, *Coreospira* und *Helcigona*, findet man nur gewundene Gehäuse. Die Mehrzahl aller Gehäuse ist, von wenigen Ausnahmen abgesehen, trochospiral aufgewunden. Zu diesen Ausnahmen gehören die fixosessilen Gastropoden sowie die planspiral gewundenen Bellerophonitiden.

Die Richtung der Aufwindung ist vorwiegend nach rechts, und bei einer Art meist konstant. Unter den marinen Gastropoden sind linksgewundene Arten selten. Die rezenten linksgewundenen Neogastropoden leben ausschließlich auf Weichböden. Auch die schlammbewohnende trochospirale Ammonitengattung der Trias, *Cochloceras*, ist linksgewunden. Unter den Landschnecken sind linksgewundene Formen häufiger. Auffallend ist, daß linksgewundene rezente Stylommatophora in Europa und Südasien sowie auf den Pazifischen Inseln zahlreicher vorkommen als in Afrika, Australien und den beiden Amerikas. Gelegentlich treten unter den landbewohnenden Gastropoden auch sogenannte "Schneckenkönige" auf. Das sind linksgewundene Formen von normalerweise rechtsgewundenen Arten. So z.B. bei der Weinbergsschnecke *Helix pomatia* L., welche durch die Spiegelbildisomere der Minushelix des Octahelicinmoleküls bedingt wird. Die

makroskopische Chiralität beruht folglich auf der molekularen Chiralität. Auch bei *Bulimus perversus*, einer tropischen Land-schnecke, kommen links- und rechtsgewundene Gehäuse vor (nach MARTENS, E.v., in MÜLLER, 1960: 7). Nach VERMEJ (1975) entwickeln sind die rezenten linksgewundenen Arten, welche aus 18 oder 19 verschiedenen Stammformen getrennt hervorgehen, fast alle ohne planktonische Larven. Zu den Ausnahmen gehören lediglich die Triphoridae und Thecosomata.

## 1.2. Beeinflussung der Gehäuseform und -größe

Die Gehäuseform der einzelnen Art kann durch ökologische Einflüsse stark modifiziert werden, wie die Standortvariationen von *Lymnaea stagnalis*(L.), der großen Schlamm-schnecke, deutlich zeigen. Im Altwasser mit erdigem Schlamm und mäßigem Pflanzenwuchs entwickeln die Tiere Gehäuse mit einem langen, spitzen Gewinde. Dort, wo der Pflanzenwuchs dichter wird, werden die Gehäuse kürzer und gedrungener, mit oben eckig ausgebuchteter Mündung (var. *turgida*) und in pflanzenarmen Pfützen, auf sandigem Grund, bilden sich Hungerformen mit kleinen Gehäusen und wenig aufgeblasenem letzten Umgang aus (var. *lacustris*). Vergleiche CLESSIN (1897: 79) und MÜLLER (1960: 83).

Die in der Spritzwasserzone vorkommende spitzkegelige *Patella magellanica* GM. bildet mit der submers lebenden flachkegeligen *Patella clypeaster* LESS. zwei verschiedene morphologische Arten, die in den Meeren vor Chile, Kalifornien und Japan vorkommen. Biologisch gesehen gehören sie aber einer einzigen Spezies an. Andererseits gibt es nahe verwandte Gastropodenarten, die sich, wie z.B. *Trichia rubiginosa* A. SCHM. und *Trichia sericea* DRAP., nur durch ihre Liebespfeile unterscheiden. Ihre Gehäuse sind äußerlich ident (vergl. BOETTGER, 1903: 185).

Im stark bewegten Wasser zieht z.B. *Murex* die Mantelfortsätze ein und hat somit glatte Lippenwülste (Varices) entwickelt. Gehäusegröße und Schalendicke werden vom Salzgehalt des Wassers stark beeinflusst. Marine Arten werden im Brackwasser wesentlich kleiner. Bei limnischen Arten, wie *Theodoxus fluviatilis* nimmt die Gehäusegröße mit der Zunahme des Salzgehalts (max. 15 ‰) leicht ab.

Auch das Nahrungsangebot ist für die Größe und teilweise auch für die Färbung (TICHY, 1980) verantwortlich. So ist *Planorbis grandis* CUMINGS nur ein gut ernährtes Individuum der *Planorbis corneus* L. (MOORE, 1936 in SOHL, 1969). *Lymnaea (Stagnicola) palustris* MÜLL. bildet bei kümmerlichen Lebensbedingungen Zwergformen, die sog. *Lymnaea (Galba) truncatula* MÜLL. aus, deren Umgänge in der Längsrichtung verkürzt sind. Die "beiden Arten" *Lymnaea gregaria* MÜLL. kommen miteinander nicht vor, also zwei getrennte Arten? Nein, denn aus dem Laich der "einen" kann man die "andere" und umgekehrt züchten. Ähnliches ist auch von *Succinea oblonga* DRAP., *Succinea antiqua* COLB. und *Succinea putris* L. zu berichten, welche zwar getrennt voneinander leben, aber ineinander übergehen können (BOETTGER, 1933).

Die Gehäuse von *Arianta arbustorum* (L.) und *Cepaea nemoralis* (L.) aus 1500 und 2000 m Höhe erreichen kaum den halben Durchmesser von solchen aus der Ebene (unter günstigen Lebensbedingungen). Nach WENZ (1944: 24) soll die kurze Fraßperiode und nicht etwa die Höhe (vermehrte UV-Einstrahlung) für die Abnahme der Gehäusegröße verantwortlich sein, denn auf der Südseite des Pic de Céciré (Pyrenäen) leben Riesenformen von *Cepaea nemoralis* (L.) noch in 2000 m Höhe.

Auch die **W a s s e r t e m p e r a t u r** kann Form und Größe des Gehäuses beeinflussen. Derartige temperaturabhängige Modifikationen wurden meist taxonomisch verschieden gewertet. Die im oberen Miozän von Steinheim (Württemberg) auftretenden Pulmonaten scheinen eine Evolution von flach gewundenen, dann kegelförmig gestalteten und schließlich wieder discoidal gewundenen Gehäusen durchzumachen. Diese Formveränderung ist aber nicht Ausdruck eines evolutiven Geschehens (wie dies HILGENDORF, 1866, vertritt) und somit eine Ausnahme vom Irreversibilitätsprinzip, sondern ist ökologisch bedingt. Die Ausbildung hochgewundener Formen wurde durch den Austritt heißer Quellen verursacht (vgl. GOTTSCHICK, 1920). Die dort auftretenden Gastropoden gehören somit einer einzigen Art, *Gyraulus trochiformis* (STAHL) an (siehe Taf. 1, Fig. 1a-f). Die geringfügigen Veränderungen des Aminosäurespektrums der organischen Anteile der Schale rechtfertigen noch keine Abtrennung in einzelne Arten. Eine erhebliche Variation der Gehäusehöhe tritt auch bei der winzigen Höhlenschnecke *Plagigyria tribuniciae* SCHÜTT auf (siehe Taf. 1, Fig. 2a-c). Möglicherweise sind dafür auch hier unterschiedliche Wassertemperaturen verantwortlich. Ein gutes Beispiel liefert auch *Littorina obtusa*, eine vom Mittelmeer bis zum Weißen Meer verbreitete Spezies, die im Süden ein rundlich-plumpes Gehäuse hat, welches nach Norden zu sich mehr und mehr zuspitzt, bis es schließlich eine turmförmige Gestalt (var. *coarctata*) aufweist, und früher als eigene Art angesehen wurde (STRAUCH, 1972: 104). Das Auftreten von schlancken pfriemenförmigen Turriden schließt kühl boreales Gewässer aus. Diese Erscheinung gilt auch für fossile Formen. Generell läßt sich stets eine Größenabnahme der Molluskengehäuse bzw. -schalen, im aquatischen wie im terrestrischen Bereich, zu den Polen hin feststellen. Zahlreiche Beispiele wie *Haliotis*, *Turritella*, *Cassis* und *Conus* sind beredte Zeugen dafür. Die Größenabnahme vollzieht sich auch vom borealen zum arktischen Bereich (z.B. *Buccinum*). Selbst innerhalb einer Art sind diese Differenzierungen (z.B. bei Naticiden) nachweisbar. Aber auch das umgekehrte Verhalten kann beobachtet werden. So sind die Bucciniden des Mittelmeers wesentlich kleiner als die borealen Arten. *Thais lapillus* erreicht ihr Größenmaximum in gemäßigten Breiten und nimmt zum Pol wie zum Äquator hin ab (MOORE, 1936), wengleich die größte *Thais*-Art, *Thais chocolata*, in den Tropen lebt.

Auch bei getrenntgeschlechtliche Gastropoden können Unterschiede in Größe und Form der Gehäuse auftreten. Obwohl die Mehrzahl der Prosobranchier (90% von insgesamt 5200 rezenten Arten) getrenntgeschlechtlich sind - die Euthyneura sind Hermaphrodi-

ten - ist ein markanter Sexualdimorphismus nicht die Regel. Lediglich bei wenigen Arten sind die Weibchen durch bauchigere Gehäuse von jenen der Männchen unterschieden. Neben den abweichenden Dimensionen können, wenn auch selten, sexualbedingte Unterschiede in der Skulptur und Färbung auftreten. Unter den Archaeogastropoda sind nur ganz wenige Vertreter der Fissurellidae, Acmaeidae, Patellidae und Cocculinidae hermaphrodit. Unter den Mesogastropoden sind es folgende Familien: Valvatidae, Hydrobiidae, Rissoellidae, Omalogyridae, Epitoniidae, Janthinidae, Hipponicidae, Trichotropidae, Capulidae, Calyptraeidae, Lamellariidae und Ctenosulcidae. Einige der Hydrobiidae, Thiariidae und Vivipariidae vermehren sich parthenogenetisch. Alle Neogastropoden sind getrenntgeschlechtlich.

MORSE (1877) berichtet, daß die männlichen Individuen von *Buccinum undatum* LINNÉ kleiner und zierlicher sind als die weiblichen. Die Weibchen von *Lacuna pallidula* (DA COSTA) werden doppelt so groß wie ihre Männchen (THORSON, 1946). Auch bei *Hydrobia ulvae* (PENNANT) sind die Weibchen größer und zusätzlich noch häufiger. Bei *Cypraea gracilis* GASKOIN sind die Männchen braun, die Weibchen rot gefärbt (GRIFFITH, 1961) und bei *Turbo coronatus* SOLANDER tragen nur die Weibchen Tuberkeln an den Umgängen (AMIO, 1955). Bei *Cassis cornuta* (LINNÉ) hingegen haben die Männchen längere, dafür aber weniger Knoten an der Schulter als ihre Weibchen. GARDENER (1875: 398) beobachtete, daß *Dimorphosoma calcarata* SOWERBY, ein Aporrhaid der Kreide, etwa fünfmal häufiger ist als *Dimorphosoma neglecta* TATE und er vermutet in der letzteren "Art" das zu *Dimorphosoma calcarata* gehörige Weibchen (!!). Wahrscheinlich dürfte die häufigere Form das Weibchen darstellen.

Der Sexualdimorphismus ist oft nur sehr schwer mit Sicherheit nachzuweisen, da die Unterschiede in den Dimensionen des Gehäuses meist sehr wenig markant sind, und von vielen anderen Faktoren abhängen können.

Während aus Arten mit großer Variationsbreite etliche "Arten" und "Unterarten" aufgestellt wurden (siehe Taf. 2), gibt es auch zahlreiche Beispiele für Homöomorphien, wo Gastropodengehäuse verschiedenster Abstammung, gleiche oder sehr ähnliche Gehäuse besitzen. Unter den rezenten Gastropoden sei die deutsche Bernstein Schnecke *Succinea putris* erwähnt, die von einer ostindischen artlich nicht zu unterscheiden ist. Der große Horizontalabstand macht aber die Identität mit jener Art unwahrscheinlich. Ähnliches kommt auch unter den fossilen Arten vor, nur ist es hier noch schlimmer, da Homöomorphien nicht immer gleichzeitig auftreten müssen. Die behauptete Identität der oberkretazischen Gattungen *Pyrgulifera* mit der rezenten *Paramelania* sowie *Fascinella* mit *Syronolopsis* scheinen eher Konvergenzen darzustellen, die auf Anpassungen an ähnliche Lebensverhältnisse zurückzuführen sind.

## 2. Die Skulptur

Wie allgemein bekannt ist, ist auch die Skulptur kein unbedingt konstantes Merkmal. Systematisch nicht zusammengehörige Formen sind einander oft täuschend ähnlich (siehe Kapitel 1 und 5). McDONALD & TRUEMANN (1920) berichten von einer transversalen Homöomorphie, bei der die Skulptur der mittleren Windungen verschiedener Arten gleich ausgebildet ist und nur jene der Jugend- und Altersstadien voneinander differieren. Tiere, welche in ruhigen Ablagerungsräumen leben, entwickeln viel größere und zierlichere Stacheln als solche in stark bewegtem Wasser (z.B. *Murex*). Bestimmte Arten von *Buccinum*, welche im Brackwasser kleine glatte Gehäuse ausbilden, sind im marinen Bereich kräftiger berippt.

Zahlreiche Arten wurden durch ihre große Variationsbreite, was Form und Skulptur anbelangt, in mehrere "Arten" aufgespalten. Bei Vorlage von genügend Material sieht man aber, daß die verschiedenen Skulpturen ineinander übergehen, wie dies beispielsweise bei der obertriassischen Art *Cheilotomona blumi* (MÜNSTER) aus St. Cassian der Fall ist. Alle anderen "Arten" wie *Cheilotomona calosoma* (LAUBE), *Cheilotomona subgranulata* (KLIPSTEIN), *Cheilotomona acuta* (MÜNSTER) zeigen Übergänge zu *Cheilotomona blumi* (MÜNSTER) und sind daher als eine einzige Art aufzufassen (siehe Taf. 2, Fig. 7-10). Auch bei der altersgleichen *Chartronella subcarinata* (MÜNSTER) gibt es Formen mit einem, zwei oder drei Kielen (siehe Taf. 2, Fig. 1-6). WRIGHT (1971: 4) demonstriert am Beispiel der rezenten *Littorina saxatilis* (OLIVI) die starke Variabilität in der Skulptur von fast glatten bis stark mit spiralen Reifen verzierten Gehäusen (Taf. 2, Fig. 11-13).

Bei Pulmonaten steht die Feinskulptur meist in Verbindung mit Haaren oder Borsten des Periostracums. Die auf den Schalen auftretenden Grübchen und Papillen können wichtige Hinweise auf die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Arten geben:

Gegenüber glattschaligen Formen sind die skulpturierten für stratigraphische Zwecke besser zu gebrauchen, da sie durch ihr zusätzliches Merkmal leichter voneinander zu unterscheiden sind, als z.B. das Heer der glattschaligen Gastropoden, die wie ein Ei dem anderen gleichen. Diese Merkmalsarmut war es auch, welche verschiedene Autoren veranlaßt hat, die glattschaligen Gastropoden als stratigraphisch "langlebige Typen" abzustempeln und verschiedene Arten zu einer oder nur wenigen zusammenzufassen.

## 3. Die Mündung

Die Mündung bietet ebenfalls ein sehr wichtiges Merkmal für die Gastropodenbestimmung. COSSMANN und BRÖSAMLEN legten bei der systematischen Zuordnung ihrer Arten großen Wert auf die Ausbildung der Mündung. Aber auch dieses Merkmal ist, wie bereits KOKEN (1889: 308) feststellte, der "adaptiven Veränderlichkeit" ausgesetzt. Am Beispiel eozäner Gastropoden aus dem Pariser Becken zeigt WOOD (1910), daß trotz der unterschiedli-

chen Entwicklung von *Vinocerithium bouei* und *Vinocerithium parallelum* gleiche Mündungsformen auftreten. Auch während der Ontogenese kann sich die Mündung stark verändern. So besitzen die Tripophoriden eine "dreimündige" Apertur (KOSUGE, 1966). Ein weiteres Beispiel hierfür bietet die Gattung *Pteroceras* (siehe Taf. 1, Fig. 3). Die großen Knoten bei *Strombus* und verwandten Arten bilden sich erst in der Endphase ihrer ontogenetischen Entwicklung (VERMEIJ, 1971). Wenn die Mündung weggebrochen ist, wie dies bei vielen fossilen Schnecken leider oft vorkommt, kann man mit Hilfe der Anwachsstreifen noch immer den Grenzverlauf und somit ihre Lage zur Spindelachse rekonstruieren. Nur bei einigen Arten wie z.B. bei adulten Exemplaren von *Murex Buccinum*, *Nucella*, *Nassa*, die besonders feste Gehäusemündungen besitzen, bleiben diese erhalten (vgl. SCHÄFER, 1962: 176). Das Verhältnis zwischen Windungshöhe und Windungsbreite ist zwar kein sehr ins Auge springendes Merkmal, dürfte aber innerhalb der Art recht konstant sein (siehe auch WALTHER, 1951: 55).

Nebenbei geben die Form der Mündung sowie ihre Lage zur Spindelachse Anhaltspunkte über Lebensweise und Ernährung des Tieres. Viele Gastropoden mit holostomer Mündung sind Pflanzenfresser, solche mit siphonostomer Aas- und Fleischfresser. Die Ausnahmen hiervon sind aber so zahlreich, daß dieses Einzelmerkmal noch keinen schlüssigen Beweis darstellt. Die Naticidae und Epitoniidae, welche eine kreisförmige Mündung besitzen, ernähren sich größtenteils räuberisch, die siphonostomen Gastropoden der Strombidae und Cerithidae hingegen sind Weidegänger oder Filtrierer. Erst in Kombination mit anderen Merkmalen kann hier ein klareres Bild geschaffen werden. Eine große Mündung z.B. zeigt nicht etwa eine Anpassung an Bewegtwasser, sondern lediglich das Vorhandensein eines breiten Fußes. Dieser kann zum Festhaften an einer harten Unterlage dienen (*Patella*, *Acmaea*, *Littorina*, *Theodoxus*) oder zum Festhalten auf einem Wirtstier (*Pelseneria*, z.B. auf einem Seeigel), aber genauso zum Wühlen im Sediment (*Lunatia*) sowie zum Überkriechen von Weichböden (*Buccinum*, *Gibbula*). Die Lage der Mündung zur Spindelachse, die Form des Gehäuses sowie die Lage der des Schwerpunktes und die Ausbildung der Skulptur und Merkmale gestatten erst eine präzisere Aussage, auch wenn SCHÄFER (1962: 165) aus der Gehäuseform keine Angaben über ihre Funktion zu geben vermag.

#### 4. Die Ausbildung der Spindel und die Internseite der Umgänge

Wenn sich die Windungen in der Windungsachse berühren, so entsteht ein fester Zylinder, die sogenannte Spindel oder Columella. Sie kann glatt oder mit spiral verlaufenden Spindelfalten versehen sein. Derartige Spindelfalten spielen z.B. bei den Acteonellidae eine gewisse systematische Rolle. Eine hohle Achse entsteht dann, wenn sich die Windungen nicht längs der Windungsachse berühren. Diese Form wird als offen (weit oder eng) genabelt bezeichnet. Verschließt eine Kallusbildung teilweise den Nabel, so spricht man von einem geschlitzt genabelten

(hemiomphalen) Gastropoden, ist dieser zur Gänze verschlossen, so von einem bedeckt genabelten (cryptomphalen). Alle disco-spiralen und die meisten Arachaeogastropoden sowie die meisten Süßwasser- und Landschnecken sind umbilikat. 74% der trocho-spiralen paläozoischen Pleurotomarien und 58-60% der Trocha-ceen (Trias-rezent) sind umbilikat, während die meisten höheren Mesogastropoden und Neogastropoden ungenabelt sind (vgl. VERMEIJ 1975). Bei einigen Gruppen (z.B. *Nerinea*) ist das Lumen der Umgänge durch mehr oder weniger zahlreiche Falten eingeengt, um das Gehäuse zu verstärken. Am Beispiel der *Nerideen* (Lias-Oberkreide), die zahlreiche stratigraphisch kurz-lebige Arten mit Verbreitung entwickelt haben, kann man vom zunehmenden Komplikationsgrad der Internfalten auf das geolo-gische Alter der Gastropoden schließen (siehe Taf. 1, Fig. 5-7). Zur artlichen Bestimmung sind aber neben Längsschnitten auch die äußere Gestalt und Skulptur heranzuziehen, da in zahlrei-chen Parallelreihen ähnliche Windungsquerschnitte auftreten können. Bei einigen Gattungen werden die liegenden Wände wieder resorbiert, wie dies bei *Nerita* der Fall ist (siehe Taf. 1, Fig. 8).

## 5. Die Jugendwindungen

Ein weiteres Kriterium, welches für die fossilen Gastropoden noch viel zu wenig Berücksichtigung fand, sind die Jugendwin-dungen, die in Schlammproben gar nicht so selten vorkommen. Ihre systematische Bedeutung wurde sehr unterschiedlich betrach-tet. Zu den ersten Arbeiten gehören die von BAKER (1897), der bei einigen Gruppen wie *Oliva* und *Voluta* Variationen feststell-te, während bei anderen wie *Natica*, *Litorina* und *Neritina* keine oder beinahe keine Variationen auftreten. SMITH (1907) fand, daß die Bedeutung der *Protoconche* von anderen Autoren übertrieben wird und DALL (1924) schließlich lehnt die Brauch-barkeit der *Protoconche* für die Systematik überhaupt ab. Nicht alle Arten, die im Apex übereinstimmen, sind congenerisch, solche aber, die nicht übereinstimmen, sind es eher nicht (FINLAY, 1931). Dem widersprechen BOETTGER und COSSMANN, die selbst innerhalb der Gattung *variable Protoconche* feststellten (vgl. SMITH, 1945).

Fast alle marinen Prosobranchia und Opisthobranchia machen eine mehr oder weniger lange planktonische Larvenentwicklung durch. Nur wenige schlüpfen als kriechende Junge. Im Fall der rezenten Fauna aus der Karibik sind dies nach BANDEL (1975) etwa nur 20%. In kühleren Meeren erhöht sich der Anteil der schlüpfenden Jungen und in der Arktis bzw. Antarktis haben Prosobranchier keine pelagischen Stadien mehr (THORSON, 1952: 302). Das Verhältnis zwischen den gleich schlüpfenden und längere Zeit planktonisch lebenden Tieren gestattet somit Rückschlüsse auf die paläoklimatologischen Verhältnisse.

Dotterreiche Larven machen ihre Entwicklung in der Eihülle durch und verlassen diese erst als weiterentwickelte Veliger, um nur wenige Stunden planktonisch zu leben. Dieses Stadium

kann auch unterdrückt werden, wenn sich ein Embryo durch Nähr-  
 eier entwickelt (z.B. *Buccinum*, *Neptunea*), oder wenn die Art  
 lebendgebärend ist wie *Littorina rudis*. Die meisten Mollusken  
 haben eine spezifische Eigröße. Nur eine geringe Anzahl an  
 Mollusken weicht davon ab, wie einige wenige Prosobranchier  
 (einige Naticiden), die zwischen benthischer und pelagischer  
 Entwicklung schwanken können (= poikilogone Arten). Entsprechend  
 der Ei- und Larvengröße verhält sich auch die Größe der Proto-  
 conche (siehe Abb. 1).

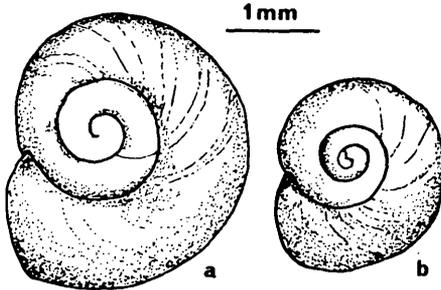


Abb. 1

Unterschiede in der Größe des Protoconchs

- a) *Polynices clausa* (Naticidae) mit großer, plumper Embryonal-  
 schale ohne pelagische Entwicklung.
- b) *Polynices nitida* (Naticidae) mit winziger Larvalschale mit  
 pelagischer Entwicklung.

Nach THORSON (1952).

Dotterarme Larven werden frühzeitig frei und wachsen durch fil-  
 trierende Nahrungsaufnahme (Kleinstplankton) während ihres  
 zwei- bis vierwöchigen planktonischen Lebens heran. Die Einflüsse  
 der Umwelt, die auf diese Stadien einwirken, steuern wesentlich  
 die Verbreitung der Adulttiere, wobei Klima und Salinität  
 die wichtigsten Faktoren darstellen und der Verbreitung Schranken  
 setzen. Oft sind Larven stenohalin, während die entsprechenden  
 Adulttiere euryhalin leben. Die Brut- bzw. Larvenstadien  
 stellen somit die sensibelste Phase der Entwicklung dar. Die  
 planktonischen Larvenstadien bedingen auch, daß selbst fest-  
 sitzende oder langsam kriechende Tiere durch Meeresströmungen  
 weit verbreitet werden können. Erst nach Abwerfen des Segels  
 beginnt die Schnecke mit der benthischen Lebensweise.

Bei Gastropoden gibt es zwei verschiedene Typen von Protocon-  
 chen:

- a) Ein plumper, mit einem dicken Apex mit maximal drei, meist  
 rasch zunehmenden Umgängen (= paucispiral).
- b) Ein grazil gebauter, mit meist zahlreichen, langsam anwach-  
 senden, mehr als drei Umgängen (= multispiral).

Die Windungen des Protoconchs können bis zur Ausbildung der vollständigen Skulptur ein völlig anderes Höhen-Breitenverhältnis, eine andere Wölbung, eine unterschiedliche Skulptur, ja sogar eine völlig andere Wachstumsrichtung und Drehsinn (= Heterostrophie) in Bezug auf das adulte Gehäuse aufweisen. Heterostrophe Windungen sind z.B. für die Opisthobranchier charakteristisch (z.B. Pyramidellidae), wenn auch nicht allein auf sie beschränkt. Homöostrophe Protoconche sind gleich wie der Teleoconch gerollt.

Die Lage und Form des Protoconchs, des "nucleus apical", wie ihn COSSMANN, oder "Nucleus", wie ihn KOKEN (1889: 308) bezeichnen, kann für die Taxonomie sehr wichtig sein (vgl. auch WALTHER, 1931: 53). Bei vorsichtiger Anwendung, das heißt mit Einbeziehung aller anderen Merkmale, sind Gastropodenembryonen und juvenile Windungen wertvolle Hilfsmittel zur Aufklärung von Homöomorphien. Die Frage, ob turritellenähnliche Gastropoden Turritelliden oder Promathiliden sind, kann mit Hilfe der Embryonalschale leicht entschieden werden. Die Embryonalwindungen sind bei Turritellidae homöostroph, bei den homöomorphen Promathiliden hingegen heterostroph. Auch KEEN (1949) betont die große diagnostische Bedeutung der ersten Umgänge zur Unterscheidung der Vermetiden. Bei anderen Gruppen ist das Erkennen der Arten mittels Protoconche schwieriger oder gar unmöglich. So stellte bereits KOKEN (1889: 344) fest, daß bei Pleurotomarien das diagnostisch wichtige Schlitzband erst nach den glatten Embryonalwindungen auftritt.

Das genaue Studium der Gastropodenembryonen kann nicht nur für die Systematik, sondern auch für stratigraphische Zwecke ausgenutzt werden, wie dies bereits von WICHER & HOFMANN (1942) anhand von juvenilen, unter 1 mm großen, liassischen Gastropoden dargelegt wurde.

## 6. Die Schalenstruktur

Obwohl es an älteren Publikationen nicht mangelt (BOWERBANK, 1844; CARPENTER, 1844), sind Untersuchungen an diversen Molluskenschalen nicht über ein Anfangsstadium hinausgekommen. Die bahnbrechenden Arbeiten von SCHMIDT (1923) und seinem Schüler AHRENBERG (1935) sowie in letzter Zeit von WIESE zeigen, daß mit Hilfe der Schalenstruktur weitere Belege für den stammesgeschichtlichen Ablauf erbracht werden können. Die Art der Kalzifikation der Perlmutter-schicht drückt sich in der inneren Mikroarchitektur der Schale aus, welche taxonomisch signifikant ist. Bei den Gastropoden werden die Kristalle in hohen vertikalen Stapeln gebildet und unterscheiden sich deutlich von den Stapelreihen der Bivalven. Diese Art der Ablagerung stellt unter den Mollusken ein primitives Merkmal dar. Die Schalenmikrostrukturen sind bei vielen Gastropoden durch die Umwandlung des Aragonits in Kalzit bereits verloren gegangen, so die Schale nicht weg gelöst ist. Derzeit stehen noch zu wenig REM-Untersuchungen an Gastropodenschalen zur Verfügung. Eine Verwendbarkeit der Schalenstruktur für die Phylogenie und Taxonomie ist in dem Grad, wie dies bei Brachiopoden der Fall ist (WILLIAMS, 1968) nicht zu erwarten.

## 7. Die Paläobiochemie der Schale

In den verkalkten organischen Geweben schalenbildender Organismen sind sowohl chemisch als auch strukturell-morphologisch beträchtliche Unterschiede festzustellen. Bei Archaeogastropoden, wie auch beim rezenten Nautilus, beträgt der organische Anteil ca. 1-2% der Schalensubstanz. Bei Neogastropoden kann dieser bis auf 0.01% herabsinken (DEGENS & SCHMIDT, 1966). Die Zusammensetzung der Aminosäuren in der Schale ist artspezifisch und kann taxonomisch und phylogenetisch ausgewertet werden. Die Heterogenität in der Eiweißmatrix wird durch eine Mischung von Faserproteinen und Chitin bzw. chitinähnlichen Substanzen bewirkt. Bei primitiven Vertretern kommen noch Mucopolysaccharide (dem Chitin verwandt) hinzu, die bei Archaeogastropoden bis zu 6-7% der organischen Matrix ausmachen. Die Eiweißmatrix ist aber nur bei nicht rekristallisierten Schalen intakt, so daß diese moderne Untersuchungsmethode für fossile Gastropoden sehr eingeschränkt wird. Ein sehr schönes Beispiel bietet die Untersuchung von DEGENS & LOVE (1965) an den miozänen Gyraulen des Steinheimer Beckens. Die Aminosäurespektren dieser "Planorbis-Reihe" weichen nur geringfügig voneinander ab. Die Autoren wollen die morphologischen Veränderungen auf die molekular-biologischen Veränderungen der organischen Schalenmatrix zurückführen. Dem Verfasser sind aber die geringfügigen Abweichungen nicht signifikant genug, um aus den einzelnen Ökoformen Unterarten oder Arten auszuscheiden (siehe S. 244). Eine statistische Untersuchung der Aminosäurespektren innerhalb der einzelnen Varietäten fehlt.

## 8. Die Farbzeichnung

Primäre Farbzeichnungen sind bei Gastropoden schon aus dem Paläozoikum bekannt, sind aber zu selten, um in größerem Maße taxonomisch bedeutsam zu sein. Bei manchen rezenten Gruppen, z.B. Coniden, kann das Farbmuster für die Unterscheidung der einzelnen Arten eine Rolle spielen. Aber innerhalb vieler Spezies können Farbe und Farbzeichnung sehr verschieden sein, wie dies bei der rezenten *Phasianella australis* und *Neritina virginea* (Indien) oder der *Theodoxus fluviatilis* (Europa) der Fall ist. Die lediglich auf unterschiedliche Färbung begründeten Arten bedürfen noch einer Nachprüfung, wie beispielsweise *Cepaea nemoralis* (L.) und *Cepaea hortensis* (MÜLL.) (vgl. JANUS, 1968: 88). So ist z.B. die *Cepaea talpa* L. eine zwar ausgewachsene, aber noch nicht ausgefärbte *Cypraea exusta* SOW., und *Columbella fulgurans* LAM. ist mit *Columbella punctata* LAM. ident.

Manchmal kann man scheinbar verlorene Farbmuster durch Bestrahlung mit UV-Licht wieder sichtbar machen, meist sind aber selbst die beständigen Pigmente, wie Melanine, vollständig zerstört. Einige Gattungen wie verschiedene Vertreter der Naticiden, Neritopsiden und Coelostyliniden scheinen Farbzeichnungen bevorzugt zu konservieren. Über die Beziehungen der Farberhaltung zum Chemismus der Pigmente und der Diagenese siehe TICHY (1980).

Das Auftreten von Farberhaltungen liefert auch für die Paläoklimatologie wertvolle Hinweise. Die größere Artenzahl, die größeren Gehäuse sowie die Dickschaligkeit weisen zusammen mit der Zunahme der Farbmuster auf ein seichtes tropisches bis subtropisches Meer hin. Mollusken in kalten oder tiefen Meeren haben kaum Farbzeichnungen.

## 9. Die Ausbildung der Radula

Es verwundert nicht, daß die Vielfalt der Gastropoden sich in den unterschiedlichen Lebens- und Freßweisen widerspiegelt. So gibt es Pflanzenfresser (Pulmonaten), Felsenabweider (*Patella*, *Littorina*), Aasfresser (*Buccinum*, *Nassa*), Räuber (*Conus*), Strudler (*Thecosomata*), Sauger, Allesfresser (*Littorina*, *Lymnaea*), Schlinger (*Charonia*), Bohrer (Naticidae), Muschelknacker (*Murex*), Filtrierer (*Vermetus*) und Parasiten (Aglossa: *Peloneerria* auf Seeigel, *Entoconcha* in Seewalzen), die sämtlich durch unterschiedliche Gebisse charakterisiert sind. Nur einige parasitische Formen (Aglossa) entbehren der Radula.

Für die Systematik rezenter Gastropoden, und damit auch für ihre Stammesgeschichte, spielt die Radula, das typische Raspelorgan der Mollusken, eine bedeutende Rolle. Auf einer biegsamen Chitinlamelle sitzen bis zu 75.000 Zähnchen, welche in Querreihen, bis zu 100 je Reihe, angeordnet sind. Die Mittel-, Seiten- und Randzähne sind meist ungleich ausgebildet. Aus der Vereinfachung der Radulaformel der Amphineuren (3-1)-(2-1) (1-1-1)-(1-2)-(1-2) könnte die Rhipidoglosse Radula 5-1-5 entstanden sein, welche die Mehrzahl der Archaeogastropoden besitzt. Nur einige der Patellidae und Lepetidae sind docogloss: 3-2 (1-0-1) 2-3 (*Patella*) oder 2-0-1-0-2 (*Lepeta*). Bei den Mesogastropoden sind die Zähnchen weniger zahlreich. Diesen taenioglossen Typus besitzen beispielsweise *Littorina* und *Crepidula*. Die Stenoglossa schließlich haben nur noch 3 Zähnchen 1-1-1, wie sie für die meisten Neogastropoden typisch sind. Die rhachiglossen Bucciniden und Muriciden haben gar nur mehr 1-0-1, ebenso die toxoglossen Coniden.

In der fossilen Überlieferung spielt die Radula allerdings keine Rolle, da höchstens in Koprolithen isolierte Zähnchen gefunden werden können. *Lymnaea* verliert z.B. innerhalb von 23 Tagen 600 Zähnchen.

Das Auftreten der verschiedenen Radulatypen bei den einzelnen Gastropodengruppen zeigt deutlich die Tendenz von der mikrophagen zur makrophagen Freßweise. Die Archaeogastropoden und einige niedrige Mesogastropoden ernähren sich wie die Chaetodermophora, Polyplacophora, Scaphopoda und protobranchiaten Bivalven von Diatomeen und anderen winzigen Algen sowie von Detritus. Nur wenige höhere Prosobranchier (Littorinaceen) und einige Tectibranchier (Anaspida) sind makrophage Herbivoren, wie es für die überwiegende Zahl der Pulmonaten typisch ist (siehe Tab. 1). Ganz spezialisierte Vegetarier sind die Aglossa, welche Algenzellen aussaugen. Unter den carnivoren Prosobranchiern überwiegen die modernen Vertreter wie die Ptenoglossa (*Janthina*: Zooplankton), Heteropoda (*Carinaria*: Fische, Scyphozoa, Medusen,

ÜBERBLICK ÜBER DIE VERSCHIEDENEN FRESSWEISEN

M A R I N		SÜSSWASSER		LAND	
HERBIVOR		HERBIVOR		HERBIVOR	
C A R N I V O R		CARNIVOR		CARNIVOR	
ALGEN	PARTIKEL	ALGEN	PARTIKEL		
	WEIDER		WEIDER		
	RASPLER		RASPLER		
	SAUGER		ABSCHNEIDER		
	ABSCHNEIDER		DEPOSIT-FRESSER		
	DEPOSIT-FRESSER		SUSPENSIONS-FRESSER		
	PLANKTON-FRESSER		JÄGER AUF VAGIL BENTHONISCHE TIERE		
	FRESSER KOLONIEBEWOHNENDER UND SEDENTÄRER TIERE		JÄGER AUF VAGIL BENTHONISCHE TIERE		
	JÄGER AUF VAGIL-BENTHONISCHE TIERE		RASPLER		
	PLANKTON-JÄGER		ABSCHNEIDER		
	ZUSAMMENFEGER		RÄUBERISCHE CARNIVOREN		
	EKTOPARASITEN				
	ENDOPARASITEN				

PULMONATA  
 OPISTHOBRANCHIA  
 NEOGASTROPODA  
 MESOGASTROPODA  
 ARCHAEOGASTROPODA

Tabelle 1  
 Überblick über die verschiedenen Freßweisen nach PURCHON (1968)

Krebse), Neritacea, Cypraeacea, Lamellariacea und Stenoglossa (Muricacea: bohren Mollusken und Balaniden an; Volutacea; Toxoglossa). Die Mehrzahl der Opisthobranchier ist ebenfalls carnivor. Auch einige der Pulmonaten, besonders die Oleacinacea (z.B. *Testacella*) und Streptaxacea (z.B. *Rhytida* ernähren sich carnivor von kleinen Schnecken und Würmern. Durch ihre langsame Bewegung und geringe Entwicklung der Sinnesorgane, sowie durch das Fehlen spezieller Einrichtungen für den Beutefang (Fangarme, Greifzähne etc.) kommen nur bestimmte Beutetiere wie Schwämme, Coelenteraten, Bryozoen, Tunicaten und Mollusken in Frage. Manche Gastropoden wenden oft ausgefeilte Kunstkniffe an, um ihre Beute zu überwältigen. Manche Gastropoden sind auf eine bestimmte Diät angewiesen und verhungern eher, als daß sie ungewohnte Nahrung zu sich nehmen. Eine weitere Tendenz zur Nahrungsspezialisation geht in Richtung Parasitismus. Parasitierende Gastropoden, meist auf Coelenteraten und Echinodermen, finden sich unter den Neomeniophora (z.B. *Dondesia*: Hydroiden und Korallen), Rissoacea (*Cochliolepis*), Aglossa (*Eulima*: auf Echinodermen), Calyptrea (*Capulus*: Bivalven und Echinodermen), Lamellariacea (*Asterophila japonica*, *Ctenosculum hawaiiense*), Cypraea (*Pedicularia*: Korallen), Stenoglossa (*Rhizochilus*, *Magilus*, *Leptoconchus*) und Tectibranchia (*Cephalaspidea*: meist auf Mollusken wie *Odostomia*, *Turbonilla*). Angaben über die Ernährungsweise einzelner Gastropoden mit einem umfangreichen Literaturverzeichnis findet man bei GRAHAM (1955).

## 10. Vergleichende Anatomie und Biochemie der Weichteile

(Untersuchungen der respiratorischen Pigmente).

Wie bei allen tierischen Lebewesen dient zur Übertragung des Sauerstoffs ein Protein, das bei Gastropoden in der Haemolymphe gelöst ist. Meist handelt es sich um Haemocyanin, einem farblosen, im oxydierten Zustand bläulichen Globin. Nur die Planorbidae haben anstatt Haemocyanin das chemisch eng verwandte, rot gefärbte Haemoglobin. Während bei den Invertebraten und niederen Vertebraten der respiratorische Blutfarbstoff als einkettiges Protein entwickelt ist, haben höhere Vertebraten höchst komplizierte, vielkettige Proteine entwickelt, wie sie von GOODMAN & MOORE (1974) eingehend untersucht wurden. Vergleichende Arbeiten an Gastropoden sind noch ausständig.

## 11. Vergleichende Ethologie

Das Studium der Verhaltensweisen, z.B. Kriechweisen rezenter Gastropoden kann zwar für unsere Fragestellung nicht unmittelbar verwendet werden, wohl aber, mit Vorbehalt, Anhaltspunkte über das Alter einzelner Taxa geben (vgl. MILLER, 1974). Die unterschiedlichsten Kriechweisen rezenter Gastropoden stimmen sehr gut mit ihrer systematischen Stellung überein. Rhythmische Muskelbewegungen treten nur bei stammesgeschichtlich älteren Formen auf. Unter diesen ist die monotaxisch-retrograde (Fissurellidae, Neritidae), monotaxisch-direkte (Naticidae p.p.) sowie die ditaxisch-retrograd-transverse (Patellidae, Acmaeidae,

Trochidae p.p.) und ditaxisch-direkt-transverse Fortbewegungsart (Trochidae) die stammesgeschichtlich ältere, während die ditaxisch-retrograd-diagonale und die ditaxisch-direkt-diagonale Bewegungsweise jüngere Nebenformen darstellen. Daß auch erdgeschichtlich junge Gastropodengruppen wie Aplysiidae, Otinidae, Olividae eine primitive monotaxisch-retrograde oder andere ursprüngliche Bewegungsarten aufweisen können, zeigt, daß sich diese mehrfach unabhängig voneinander entwickelt haben. Hüpfende Bewegungen (Xenophoridae, Strombidae) oder die Fortbewegung mit Cilien treten unter den rezenten Gastropoden nur bei phylogenetisch jüngeren Formen auf, so daß diese nicht als ursprünglich angesehen werden können.

## 12. Abschließende Bemerkungen

Durch ihre benthische Lebensweise sind Gastropoden selten faziesbrechend. Deshalb ist auch die Anwendung als Leitfossilien schwierig. Die weniger faziesbezogenen und oft besser erhaltenen Ammoniten des Paläo- und Mesozoikums werden unter anderem auch aus diesen Gründen für die Stratigraphie bevorzugt. Jedoch konnte unter Berücksichtigung der Fazies und der in dieser Arbeit besprochenen biologischen Kriterien am Beispiel triassischer Gastropoden gezeigt werden, daß diese sehr wohl eine genauere Alterseinstufung ermöglichen (TICHY, 1979, und TICHY, 1980).

## Literatur

- AHRENBURG, P. (1935): Ueber den feinen Bau der Perlmutter von Schnecken und Cephalopoden. - Archiv für Molluskenkunde, 67, 1-20, 2 Taf., Frankfurt a.M.
- AMIO, M. (1955): Growth and development of spines of the top shell Turbo. - J. Shimonoseki Coll. Fish., 4.
- ANKEL, W.E. (1938): Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. - Zool.Anzeiger, 11, Supplementband, Verh. dtsh.Zool.Ges., Jg. 1938, 223-295, 68 Abb., Leipzig.
- BANDEL, K. (1975): Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusca). - Abh.Akad.Wiss.u.Literatur, mathem.-naturw.Kl., Jg. 1975, Nr. 1, 1-133, 16 Abb., 18 Schemata, 21 Taf., Mainz.
- BANDEL, K. (1975 b): Embryonale und larvale Schale einiger Prosobranchier (Gastropoda, Mollusca) der Oosterschelde (Nordsee). - Hydrobiol.Bull., 9, 3-22, 4 Taf., Amsterdam
- BOETTGER, O. (1903): Über den wissenschaftlichen Wert der Schnecken- und Muschelschalen. - Ber.Senckenbergischen Naturforsch.Ges., Frankfurt a.M., Jg. 1903, 177-186, Frankfurt a.M. Z.dtsch.Geol.Ges., 85, 696-706.
- BROCKMEIER, H. (1933): Umwelt und Schalenbau der Schnecken und Muscheln. - Z.dtsch.Geol.Ges., 85, 735-737, Taf. 22-24, Berlin.
- CARRIKER, M.R. & E.L. YOCHELSON (1968): Recent Gastropod Bore-

- holes and Ordovician Cylindrical Borings. - Geol.Surv.Prof. Paper, 593-B, 1-26, 5 Taf., Washington.
- CLESSIN, S. (1897): Ueber den Einfluß der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken. - Jahresh.d.Vereins f.vaterländ. Naturkunde, 53, 68-86.
- DALL, W.H. (1924): On the value of nuclear characters in the classification of marine gastropods. - J.Wash.Acad.Sci., 14, 177-180, Washington.
- DEGENS, E.T. & S. LOVE (1965): Comparative Studies of Amino Acids in Shell Structures of *Gyraulus trochirofomis* STAHL, from the Tertiary of Steinheim, Germany. - Nature, 205, 876-878, London.
- DEGENS, E.T. & H. SCHMIDT (1966): Die Paläobiochemie, ein neues Arbeitsgebiet der Evolutionsforschung. - Paläont.Z., 40, 218-229, 6 Abb., Stuttgart.
- DELEPEY, G. (1941): Gastéropodes marins. Paléontologie-stratigraphie. - Mém.Soc.Géol.France, n.s., 43, 1-114, 28 Taf., Paris.
- GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. - 224 S., 7 Abb., 33 Taf., (3.A.), Stuttgart (Lutz).
- GIRTY, G.H. (1912): On some growth stages in *Naticopsis alto-nensis* McCHESNEY. - American J.Sci., 4. Ser., 338-340, 1 Taf., New Haven, Conn.
- GOODMAN, M. & G.W. MOORE (1974): Phylogeny of Hemoglobin. - Syst.Zoology, 22, 508-532, 6 Abb., Washington.
- GOTTSCHICK, F. (1920): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a.A. unter dem Einfluß heißer Quellen. - Jenaische Z.Naturwiss., 56, n.F., 49, 155-216, Jena.
- GRAHAM, A. (1955): Molluscan diets. - Proc.Malacol.Soc.London, 31, 144-159, London.
- GREGOIRE, C., DUCHATEAU, G. & M. FLORKIN (1958): Structure étudiée au microscope électronique de nacre décalcifiées de mollusques (gastéropodes), lamelibranches et céphalopodes. - Archives Internationales de Physiologie, 58 (1), 117-671, 3 Abb., Paris.
- GRIFFITHS, R.L. (1961): Sexual dimorphism in Cypraeidae. - Proc. Malacol.Soc.London, 34, 203-206, London.
- HILGENDORF, F. (1866): *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. Ein Beispiel von Gehaltveränderung im Laufe der Zeit. - Monatsber.Akad.Wiss.Berlin, Jg.1866, 474-504, Berlin.
- JANUS, H. (1968): Unsere Schnecken und Muscheln. - 124 S., 250 Abb., Kosmos Naturführer, Stuttgart (Franckh.).
- KOKEN, E. (1889): Über die Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias. - N.Jb.Min.Geol.Paläont., Abt. B, 6, 305-484, 5 Taf., 20 Abb., Stuttgart.
- KOSUGE, S. (1966): The family Triphoridae and its systematic position. - Malacologia, 4, 297-324, Ann Arbor.
- LANG, J. & G. LUCAS (1971): Contribution à l'étude de la microstructure du test de quelques gastéropodes d'eau douce. - Ann.Paléont. (Invertébrés), 57 (1), 3-7, 4 Abb., 2 Taf., Paris.
- MILLER, S.L. (1974): The Classification, Taxonomic Distribution,

- and Evolution of Locomotor Types among Prosobranch Gastropods. - Proc.malacol.Soc.London, 41, 233-272, 6 Abb., London.
- MOORE, H.B. (1934): The Relation of Shell Growth to Environment in *Patella vulgata*. - Proc.malac.Soc.London, 21 (1934/35), 217-222, Taf. 23-25, London.
- MOORE, H.B. (1936): The biology of *Purpura lapillus*. 1. Shell variation in relation to environment. - J.Mar.Biol.Assoc. U.K., 21, 61-89, London.
- MORSE, E.S. (1877): In a diminutive form of *Buccinum undatum*. - Proc. Boston Soc.Natur.Hist., 18, 2-4, Boston.
- MÜLLER, A.H. (1960): Lehrbuch der Paläozoologie. Band II, Invertebraten, Teil 2: Mollusca 2 - Arthropoda 1. - 448 S., 617 Abb., Jena (G. Fischer)
- OBERLING, J.J. (1968): Remarks on Volour patterns and related features of the molluscan shells. - Mitt.Naturforsch.Ges. in Bern, N.F., 25, 1-56, 11 Taf., Bern.
- PAN, H.Z. (1974): Gastropoden. In: Handbuch der Stratigraphie und Paläontologie Südwest-Chinas, 320-327, Taf. 170, 171, Institut f. Geol.u.Paläont.Univ.Nanking, Wissenschaftl. Verlag Nakind (chinesisch).
- PORTMANN, A. (1965): Die Tiergestalt, Studien über die Bedeutung der tierischen Entwicklung. - 253 S., 118 Abb., Freiburg-Basel-Wien (Herder).
- PURCHON, R.D. (1968): The Biology of the Mollusca. - International Series of monographs in pure and applied biology, Zoology division, 40, 1-560, 185 Abb., Oxford etc. (Pergamon Press).
- RENSCH, B. (1932): Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschnecken- schale von den Umweltfaktoren (Ökologische Mollusken- studien I). - Z.Morphol.Ökol.Tiere, 25, 757-807, 11 Abb., Berlin.
- ROTSCHILD, M. (1938): Further observations on the effect of trematode parasites on *Peringia ulvae* (PENNANT) 1777. - Novit.Zool., 41, 84-102, New York.
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuopaläontologie nach Studien in der Nordsee. - 666 S., 277 Abb., 36 Taf., mit 77 fig., Frankfurt a.M. (W. Kramer).
- SCHÜTT, H. (1963): Vier bemerkenswerte Höhlenschnecken. - Arch. Molluskenkd. 92, 205-213, 10 Abb., Frankfurt.
- SOHL, N.F. (1969): Gastropod Dimorphism. In: WESTERMANN, G.E.G., Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. - 94-100, 4 Abb., Stuttgart (Schweizerbart).
- SOHL, N.F. (1977): Utility of gastropods in biostratigraphy. In: KAUFFMANN, E.G. & E.J. HAZEL (Ed.), Concepts and Methods of Biostratigraphy. - Stroudsburg, Pennsylvania (Dowder Hutchinson and Ross).
- STRAUCH, F. (1972): Zur Klimabindung mariner Organismen und ihre geologisch-paläontologische Bedeutung. - N.Jb.Geol. Paläont.Abh., 140 (1), 82-127, 7 Abb., 9 Tab., Stuttgart.
- THORSON, G. (1946): Reproduction and larval development of Danish marine with special reference to the planctonic larvae in the sound (Øresund). - Medd.Komm.Dnm.Fisk.og Havunders, 4, Ser. Plankton, 523 S., København.

- THORSON, G. (1952): Zur jetzigen Lage der Bodentier-Ökologie. Zool.Anz., Suppl., 16, 276-326, 17 Abb., Leipzig.
- TICHY, G. (1979): Gastropoden aus den triassischen Hallstätterkalk-Blöcken von Baoen (Baug) in West-Timor (Indonesien). - Beitr.Paläont.Österr., 6, 119-133, 2 Taf., Wien.
- TICHY, G. (1980): Über die Erhaltung von Farben und Farbmustern an triassischen Gastropoden-Gehäusen. - Verh.Geol.B.-A., Jg. 1980 (in Druck).
- VERMEIJ, G.J. (1971): Gastropod evolution and morphological diversity in relation to shell geometry. - J.Zool., 163, 15-23, 2 Abb., London.
- VERMEIJ, G.J. (1975): Evolution and distribution of left-handed and planspiral coiling in snails. - Nature, 234, 419-420, London.
- WALTHER, H. (1951): Jurassische Mikrofossilien, insbesondere Gastropoden, am Südrand des Hils. (Ergebnisse einer Kartierung nach Mikrofaunen). - Paläont.Z., 25, 35-106, 5 Abb., Taf. 2-5, Stuttgart.
- WILLIAMS, A. (1968): A history of skeletal secretion in brachiopods. - Lethaia, 1, 268-287, Oslo.
- WISE, S.W. & W.W. HAY (1968): Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures. II. Observations of growth surfaces. - Trans-Amer.Microsc.Soc., 87 (4), 419-430, 17 Abb.
- WRIGHT, A.D. (1972): The relevance of zoological variation studies to the generic identification of fossil brachiopods. - Lethaia, 5, 1-13, 5 Abb., Oslo.
- YOCHELSON, E.L. (1967): Quo vadis Bellerophon? In: Essays in paleontology and stratigraphy. - Univ.Kansas Press, Spec. Publ., No. 2, 141-161, Kansas.
- ZIEGLER, B. (1963): Leitfossilien und Faziesfossilien. - Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, Jg. 1963, 108 (3), 217-242, 40 Abb., Zürich.
- Literaturnachtrag siehe nach den Tafelerläuterungen

### Tafelerläuterungen

#### TAFEL 1

- 1 *Gyraulus trochiformis* (STAHL), Steinheimer Becken, Württemberg, O-Miozän
  - a) forma *steinheimensis*
  - b) forma *planorbiformis*
  - c) forma *planorbiformis-trochiformis*
  - d) forma *trochiformis*
  - e) Übergang forma *trochiformis-oxystoma*
  - f) forma *revertens*
 Nach ZIEGLER (1963, Abb. 25)
- 2 *Plagigeyeria tribunicae* SCHÜTT, Trebinjčica-Hauptquelle in Bileča, Hercegovina, rezent  
 Nach SCHÜTT (1963), Abb. 4-6
- 3 *Pteroceras* sp., rezent  
 Umwandlung des Schalenrandes in drei Altersstufen  
 Nach PORTMANN (1965: 174, Abb. 93)

- 4 *Trochactaeon gigantea* (d'ORB.) - Grünbach, Turon (O,9 x)  
Nach ZITTEL (1915) in MÜLLER (1960: 68, fig. 113)
- 5 *Itieria cabanetti* (d'ORB.), Oxford (Lusitanien) (1 x)  
Längsschnitt.  
Nach H. & G. TERMIER (1952) in MÜLLER (1960, 58, Abb. 90)
- 6 *Nerinea (Acrostylus) trinodosa* (VOLTZ), Malm (Portland)  
Frankreich, Windungsquerschnitte
- 7 *Nerinea galatea* COQUAND, U-Kreide (Apt-Alb)  
Nach MÜLLER (1960: 57, Abb. 89)
- 8 *Nerita* sp., Längsschnitt mit resorbierten Außenwänden und deren Ersatz. Nach WEDEKIND (1934) in MÜLLER (1960: 46, Abb. 69).

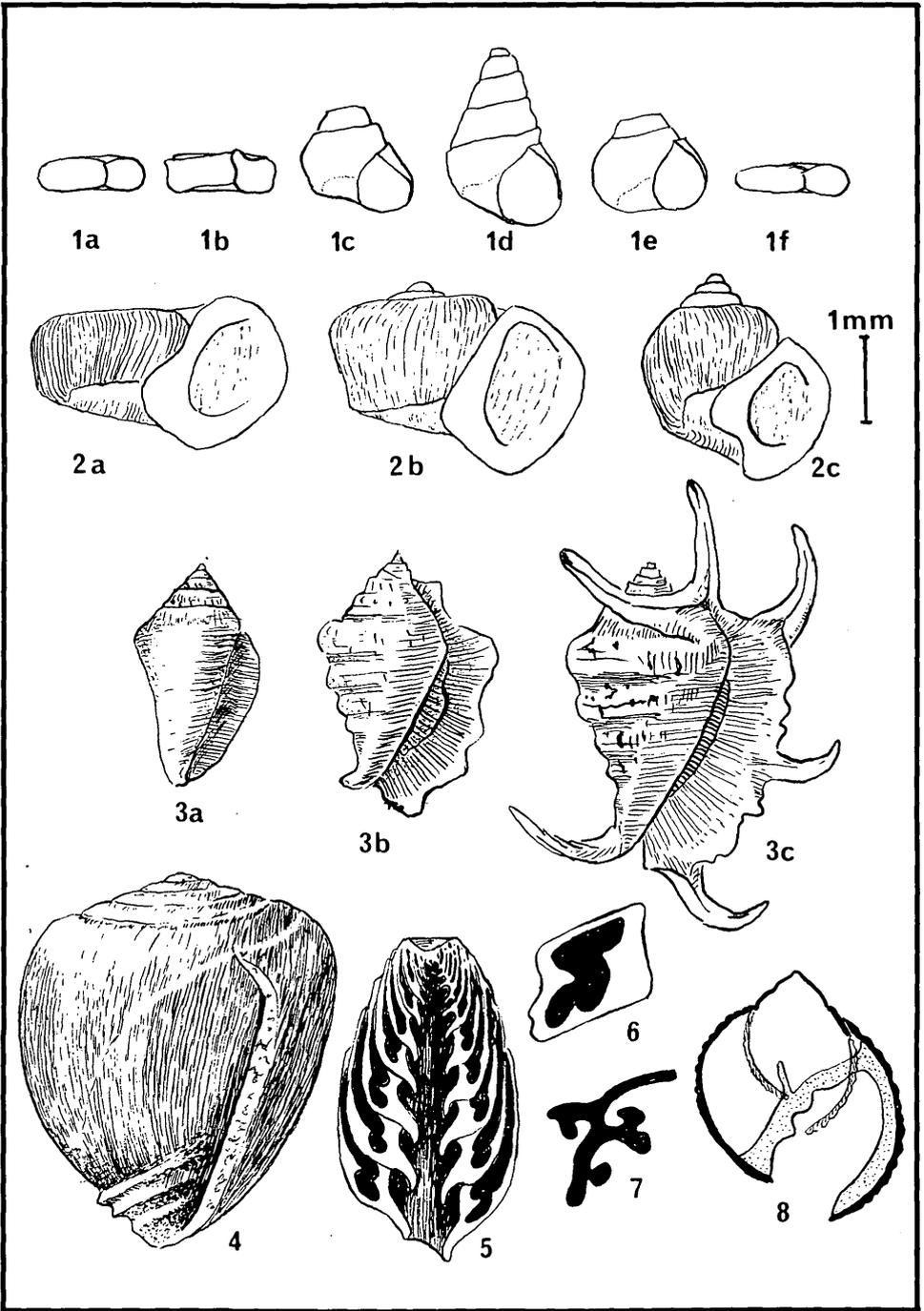
## TAFEL 2

- 1-6 *Chartronella subcarinata* (MÜNSTER), St. Cassian  
O-Trias: Cordevol (2 x)
- 7-10 *Cheilotomona blumi* (MÜNSTER), St. Cassian  
O-Trias: Cordevol (4 x)  
(7) *Ch. colosoma* (LAUBE)  
(8) *Ch. acuta* (MÜNSTER)  
(9) *Ch. subgranulata* (KLIPSTEIN)  
(10) *Ch. blumi* (MÜNSTER)
- 11-13 *Littorina saxatilis* (OLIVI), nahe der Küste von Belfast,  
rezent (5 x)  
(11) aus der Coalpit Bay, Donaghadee  
(12-13) von St. John's Point, Ardglass  
Zeichnung nach WRIGHT (1972, fig. 1)

## Literaturnachtrag

- GARDENER, J.S. (1875): On Cretaceous Aporrhaiden. - Geol. Mag.,  
2 (9), 393-400, London.
- WENZ, W. (1944): Handbuch der Paläozoologie, Bd. 6, I:  
Gastropoda, Teil I: Allgemeiner Teil und Prosobranchier  
(Amphigastropoda und Streptoneura), 1638 S., 4211 Textabb.,  
Berlin-Zehlendorf (Borntraeger).
- WOOD, E. (1910): The Phylogeny of certain Cerithidae. - Ann.  
New York, Acad. Science, 20, 1-92, 9 Taf., New York.

Tafel 1



Tafel 2

