

voraussichtlich nur wenig indigene Arten und wahrscheinlich auch nicht allzuvielen Ausreißer mehr aus dem Nilgebiet zu erwarten haben. Die Entstehung und Bildung des ganzen Beckens aber scheint nach diesen Beobachtungen einer geologisch sehr jungen Erdperiode anzugehören.

Ueber Heterostylie bei Schneckenschalen und ihre Erklärung.

Von

Prof. Dr. O. Boettger in Frankfurt a. M.

In einem Vortrage „Ueber den wissenschaftlichen Wert der Schnecken- und Muschelschalen“, gehalten in der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft am 21. März 1903, bemerkte ich*): „Dass es im Meere lebende Gehäuseschnecken gibt, die absolut gleiche Schalenform und Oberflächenskulptur besitzen, die sich aber durch Heterostylie, d. h. durch grundverschiedene Wirbelbildung und abweichendes Embryonalende von einander unterscheiden, und die systematisch zu ganz verschiedenen Gattungen einer Familie oder Arten einer Gattung — wie z. B. gewisse Pleurotomiden, die sich in der Form um *Drillia crispata* Jan scharen — gehören, ist mir wohl bekannt, gehört aber streng genommen nicht hierher. Nur wenn, wie das bei fossilen Schnecken allerdings häufig genug vorkommt, die Gehäusespitze abgebrochen ist, entsteht hier eine Unsicherheit in der Nannengebung. — Wie die Eigentümlichkeit der Heterostylie freilich zu erklären ist, scheint noch vollkommen dunkel zu sein. Die Tatsache gehört in das schwierige Kapitel der sogenannten Konvergenzerscheinungen.“

*) Bericht d. Senckenbg. Naturf. Gesellsch. in Frankfurt a. M. 1903 p. 185.

Ich habe seit jener Zeit dieser Erscheinung meine besondere Aufmerksamkeit gewidmet und glaube im folgenden nicht bloss eine befriedigende Erklärung derselben geben zu können, sondern diese sogar als die allein mögliche bezeichnen zu dürfen.

Schon Prof. Dr. Heinrich Simroth deutet diese Lösung an, wenn er in seiner zusammenfassenden Uebersicht über neuere Arbeiten aus dem Gebiete der Morphologie und Biologie der Gastropoden im Zoolog. Zentralblatt (Schuberg) Bd. 11, 1904, No. 23/24 p. 752 die Frage in folgender Weise zu erklären versucht. Er sagt: „Sollte das nicht auf verschiedene Larvenentwicklung hinauslaufen, mit und ohne pelagische Periode? So gut wie wir u. a. Schmetterlingsarten kennen mit verschiedener Raupe? Die Vermutung gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als die Heterostylie namentlich bei tropischen Pleurotomiden auftritt, die in der Jugend zu pelagischer Lebensweise neigen, wie wir anderseits *Purpura*-Arten kennen mit pelagischen Larven und solche mit direkter Entwicklung.“

Eine ganz neue und überraschende Aussicht hat uns in dieser Frage R. Sturany eröffnet. Er kommt in seiner wichtigen Arbeit „Expeditionen S. M. Schiff Pola in das Rote Meer. Zoolog. Ergebnisse XXIII: Gastropoden des Roten Meeres“ in Denkschr. math.-nat. Cl. K. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 74, 1903 auf die Verhältnisse der Wirbelbildung verschiedener Schneckenarten des Roten Meeres zu sprechen und sagt daselbst wörtlich

p. 219 bei *Murex tribulus* L.:

„Die Tiefseeform von *M. tribulus* L. unterscheidet sich von der litoral oder in geringer Tiefe lebenden durch das grossblasige Embryonalgewinde, das überdies bei ihr auch um eine Windung mehr besitzt.“ (Genauere Massangaben, die wir in der Arbeit selbst nachzulesen bitten, bekräftigen diese Schlussfolgerung). „Es ergibt sich aus dieser Zu-

sammenstellung, dass die Tiefsee-Exemplare ein verhältnismässig höheres Gewinde besitzen, und zwar ist dies die Folge einer Mehranlage von Umgängen.“

Und p. 220 bei *Fusus bifrons* Stur.:

„Von den elf stärker oder schwächer gewölbten Umgängen sind die ersten $1\frac{1}{2}$ als glattes, bläschenförmiges Embryonalgewinde abgesetzt, auf welches einige zarte Querrippen folgen“ . . . „Die als *F. paucicostata* bezeichnete Abweichung vom Typus verrät sich gewöhnlich schon bei jungen Schalen durch das relativ grossblasige Embryonalgewinde, sowie durch das frühzeitige Aufhören der Querschwülste, wodurch . . . das ganze Gehäuse auch spezifisch leichter wird. — (Die *f. paucicostata* stammt aus Tiefen von 490—876 m).

Ich glaube aus diesen interessanten und wichtigen Beobachtungen den Schluss ziehen zu dürfen, dass in gewissen Gattungen — hier bei *Murex* und *Fusus* — ein und dieselbe Schneckenart zweierlei verschiedene Wirbelformen auszubilden imstande ist, und dass sich diese Fähigkeit richtet nach der Tiefe des Meeres, in der die Schnecke lebt. Die Strandform begnügt sich mit dem kleineren, spitzeren Wirbel, die Tiefseeform musste, um sich am Leben zu erhalten, zu dem grossblasigen Wirbeltypus ihre Zuflucht nehmen. Wer nicht zweckmässig ausgerüstet war, ging unter. Züchtete nun das Meer selbst diese Heterostylie heraus in der Weise, dass die Schwierigkeit, sich in einem bestimmten Wasserniveau schwebend zu halten, die junge Schnecke zwang, eine grössere Luftkammer zu bauen, oder dass die Anregung zu dieser Blasenbildung ganz oder teilweise aus inneren Ursachen erfolgte — was übrigens wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat —, gleichviel, sicher ist das eine, dass, wenn man unsere Erklärung annimmt, die Umänderung des Wirbels nicht etwas primäres, sondern etwas

sekundäres ist, ja eventuell erst in neuester Zeit erworben zu sein braucht.

Der grossblasige Wirbel kann theoretisch zwei Zwecken dienen. Entweder die Raumvergrößerung hat den Zweck — was auf den ersten Blick als das nächstliegende erscheint — die Schale zu erleichtern, um dem darin wohnenden Tiere eine schnellere oder bequemere Ortsveränderung zu gestatten, mit anderen Worten seine aktive Bewegungsfähigkeit zu vergrössern, oder sie hat die Aufgabe, zu verhindern, dass die Schnecke in dem weichen Schlamm der Tiefsee einsinke und hier aus Nahrungsmangel oder aus anderen Ursachen zu Grunde gehe. Aus der Erwägung, dass wir auch bei manchen Foraminiferen, bei Embryonalkammern von Cephalopoden usw. in neuerer Zeit ähnliche Verhältnisse kennen gelernt haben, die den blasig aufgetriebenen Embryonalschalen eine besondere Bedeutung in bezug auf die Verhütung des Einsinkens beimessen, entscheiden wir uns auch bei der Heterostylie der Meeresschnecken zu dieser jedenfalls wahrscheinlicheren Annahme, dass nämlich ihre veränderte Wirbelbildung das Versinken in dem Kalkschlamm des Meeresbodens verhindern soll.

Unser Erklärungsversuch richtet sich also gegen die Meinung, dass das Embryonale — als der älteste und ursprünglichste Teil der Schneckenschale immer eine phylogenetisch ältere, atavistische Form darstellen müsse, ein Adelsbrief gleichsam der Gattung und Familie, von der die Schnecke abzuleiten sei. Dass dieser ältere Standpunkt auch heute noch aufs schärfste verfochten wird, sehen wir aus zwei neueren Arbeiten A. W. Grabau's, die schon wegen ihrer unleugbar sorgfältigen Abfassung und Ausstattung hier eingehender zu besprechen sind.

In einer vorläufigen Mitteilung hat 1903 Professor A. W. Grabau unter dem Titel „On the Phylogeny of the Fusidae“ in *Annals of the New York Academy of*

Sciences Vol. 15, Part. I p. 86—87 seine Ansicht über die Entwicklung der Familie der Fusiden in Zeit und Raum niedergelegt. Er versucht zu zeigen, dass diese Familie zu den Formen der jetzt lebenden Meeresschneckenfauna gehört, deren Gehäuse die grösste Beschleunigung in der Aufrollung der Schale zeigen. *Fusus* selbst trete schon im Eocän-system auf, sowohl im Becken von Paris wie in dem von Hampshire. Von den amerikanischen Eocänformen, die gewöhnlich auf *Fusus* bezogen werden, sucht er zu zeigen, dass sie ihrer Embryonalschale nach näher der Gattung *Pleurotoma* verwandt seien, obgleich sie im erwachsenen Zustande die Gestalt eines typischen *Fusus* angenommen hätten. Das Embryonale von *Fusus* sei sehr beschleunigt (highly accelerated), indem es auf seinem letzten Teile Radialrippchen aufweise. Die typische Skulptur der erwachsenen Schale erscheine plötzlich. Das früheste Schalenstadium sei durch gerundete Windungen ausgezeichnet, während gerundete Radialrippchen von Naht zu Naht ziehen und die Spiralkiele einfach ausgebildet seien. Das sind nach unserem Verfasser aber Kennzeichen der erwachsenen Schale bei den primitivsten der eocänen *Fusus*-Arten, und sie erschienen auch wieder an der Jugendschale aller späteren Arten. Das nächste Stadium sei durch das Auftreten einer Winkelbildung an der Embryonalschale und durch eine Zusammenhäufung oder stärkere Entwicklung der Radialrippchen auf diesem Winkel charakterisiert. Bei einem weiteren Stadium werden die Rippchen durch Höcker ersetzt, und diese letzteren vereinigen sich in Form eines Kieles. So ist es beim Typus der Gattung, bei *Fusus colus*. Bei alten Stücken dieser Art schwindet der Kiel, und die Windungen verrunden. Endlich ist bei „hochbeschleunigten“ Typen die erwachsene Schale durch gerundeten, kiellosten letzten Umgang gekennzeichnet, während viele der Zwischenstadien ausgefallen sind. So hat *F. longicauda* das Höcker-

und Kielstadium durch einen Vorgang der Beschleunigung in der Entwicklung verloren. Diese Erscheinung nennt unser Verfasser „Phylogerontismus“. In jeder Entwicklungsreihe bei der Familie der Fusiden träten Typen auf, die in ihrer ausgebildeten, erwachsenen Schale Charaktere zeigten, die sich mit solchen vergleichen liessen, wie sie sich in dem einen oder dem anderen Stadium der Entwicklung von *F. colus* fänden. In der zeitlichen Entwicklung jeder Reihe lasse sich der Nachweis führen, dass Typen, deren erwachsene Schalen mit dem frühesten Stadium von *F. colus* vergleichbar seien, zuerst erscheinen. Alle eocänen *Fusus*-Arten z. B. seien vom einfachsten Typus. Die verwickelteren Typen, deren erwachsene Schalen späteren Stadien in der Ontogenie von *F. colus* entsprächen, erschienen schrittweise später und später im Laufe der Zeit, während gleichzeitig primitive Typen in einiger Anzahl noch fort dauerten. Verfasser hat eine Anzahl bestimmter Richtungslinien in bezug auf Divergenz oder Ausstrahlung in der Gattung *Fusus* nachzuweisen versucht, wovon jede der *F. colus*-Reihe parallel läuft, so dass für jedes Glied dieser Nebenkette gewöhnlich ein vikariierendes Glied in einer der anderen Reihen gefunden werden kann. Ähnliche Reihen konnten unter den eocänen Clavilithoiden und unter einer Anzahl von anderen eocänen und jüngeren Gruppen zusammengestellt werden. Die Ontogenie von Hunderten von Exemplaren sei auf diese Weise in bezug auf den Schalenbau geprüft worden, und diese Beobachtungen hätten das Material zur Aufstellung einer Phylogenie der Hauptreihen bei den Fusiden geliefert.

In der Hauptarbeit A. W. Grabaus, die unter dem Titel „Phylogeny of *Fusus* and its allies“ 1904 in Smithsonian Miscellaneous Collections als Teil von Vol. 44 in 8^o mit 157 pag., 23 Fig. und 18 Taf. erschien, ist nun an der Hand vortrefflicher Abbildungen diese Entwicklung bis

ins einzelne durchgeführt. Es sei mir erlaubt, von allgemeinen Gesichtspunkten aus diesem Werke noch ein paar Leitsätze anzuführen.

So heisst es p. 1: „Die Schneckenschalen sind vorzüglich für das Studium der Phylogenie geeignet, da alle Stadien von der Embryonalchale an bis zur Schlusswindung des erwachsenen Tieres nicht nur erhalten (natürlich nur bei ganz tadellosen Stücken), sondern auch gewöhnlich bequem zu sehen sind, so dass das Studium des Gewindes uns gestattet, die aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung der Schale jedes einzelnen Stückes auseinander zu halten. Diese Erkenntnis aber kann man dann zu einer Vergleichung der erwachsenen Schalen mehr primitiver Typen der gleichen phyletischen Reihe benutzen.“

Und weiter p. 2: „Zwei Schneckenarten, bei denen die Kennzeichen der erwachsenen Umgänge übereinstimmen, während ihre Embryonalwindungen voneinander abweichen, sind zweifellos weniger nahe miteinander verwandt als Arten, bei denen die Embryonalwindungen einander ähnlich sind oder miteinander übereinstimmen, und bei denen die späteren Stadien voneinander abweichen.“

Und endlich auf p. 3 bemerkt er als Ausnahmefall: „Das Auftreten ähnlicher Embryonalenden bei verschiedenen, wenn auch vielleicht verwandten Gattungen, das man als eine Art von Parallelismus aufzufassen hat, ist bei der Gattung *Clavilithes* und gewissen Arten von *Turbinella* aus dem amerikanischen Eocän bekannt“ . . .

So sehr eingehend und, man kann nicht anders sagen, so gründlich auch die Grabauschen Untersuchungen an- gestellt sind, so stützen sie sich doch sämtlich auf das Axiom der Unveränderlichkeit der Embryonalchale, das ich, trotzdem ich die Arbeit recht genau studiert habe, nirgends von dem Autor in Zweifel gezogen finde.

Ich muss daher M. Crossmann vollkommen recht

geben, wenn er in seiner *Revue Critique de Paléozoologie* 8. Jahrg. No. 4, Paris, F. R. de Rudeval, 1904, p. 233—235 bei Besprechung dieser Grabauschen Studie trotz aller Anerkennung sich gegen diese allzu einseitige Berücksichtigung der Wirbelform und Wirbelskulptur ausspricht. Er weist nach, dass man, wenn auch die Grabausche Erklärung für einige Fusiden Geltung habe, sich doch hüten müsse, diese Erklärung nun auch zu verallgemeinern und als eine absolute Regel auf andere Gattungen und Familien zu übertragen, und zeigt, dass es verkehrt sei, dabei z. B. die Kennzeichen der so wichtigen Mundöffnung zu vernachlässigen. Grabau habe die Wertschätzung der Wirbelbildung derart auf die Spitze getrieben, dass er sich sogar dazu verleiten liess, Eocänschnecken des Pariser Beckens infolge der leicht verschiedenen Embryonalwindungen in verschiedene Gattungen unterzubringen, die jeder französische Sammler, der diese Arten nach Tausenden aufgelesen und studiert habe, bis jetzt als Varietäten ein und derselben Art eingefügt hatte und trotz Grabaus ganz richtig gesehenen leichten Unterschieden auch heute noch einer einzigen Spezies einfügen muss. . . Cossmann gibt zu, dass die Embryonalumgänge von gewissen *Clavilithes*-Arten sehr veränderlich sind, bemerkt aber, dass die ausschliessliche Sorge um die Embryonalchale — dies hypnotische Stieren auf den Nucleus —, den Autor zu dieser vollkommen unnötigen Umwälzung der Nomenklatur verleitet habe.

Wieviel einfacher liegt der Fall doch jetzt nach unserer Erklärung!

Um kurz zusammenzufassen und zu wiederholen, geht unsere Beweisführung also von folgenden Tatsachen aus:

1. Es sind lebend wie fossil eine Reihe von marinen Schneckengattungen (Pleurotomiden, Muriciden, Fusiden usw.)

bekannt *), die nebeneinander in zweierlei Gestalt auftreten. Diese zweierlei Formen weichen nur darin voneinander ab, dass die eine ein normales, die andere ein blasig aufgetriebenes Embryonalende besitzt, die Schalen aber, sobald das Embryonalende fehlt, in Skulptur, Farbe, Zeichnung, Grösse usw. oft in gar nichts mehr voneinander unterschieden sind.

2. R. Sturany hat bei lebenden *Murex*- und *Fusus*-Arten den Nachweis erbracht, dass von solchen heterostylen Schnecken die normale Form an der Küste im Seichtwasser lebt, während die Form mit grossblasigem Apex das tiefe Meer bewohnt.

3. M. Cossmann hat gefunden, dass bei fossilen Arten der Fusiden zum mindesten schon im Eocän ähnliche Verhältnisse nicht ungewöhnlich waren.

4. Der Schluss also, dass das Embryonalende als ältester Teil der Schale atavistische Merkmale zeige und uns über die Herkunft der betreffenden Arten mit absoluter Sicherheit unterrichte, ist sehr wahrscheinlich in allen den oben genannten Fällen falsch.

5. Vielmehr verhält sich die Sache umgekehrt. Das blasige Embryonalende ist eine nachträglich erworbene Anpassungserscheinung, die das Tier umsomehr — namentlich in der Jugend — zum Leben auf dem Boden des Meeres befähigt, je voluminöser sie ausgebildet ist.

6. So konnte sich in gewissen Fällen eine doppelte Varietätenreihe ausbilden und ist auch zweifellos bereits

*) Herr Dr. H. Fischer in Paris teilt mir in einem vom 5. Jan. 1905 datierten Briefe mit, dass auch er solche Fälle von Embryonalschalen, die durch Aufgeblasenheit und Zahl ihrer Umgänge etwas voneinander abweichen, kenne bei *Sipho gracilis* und bei gewissen Pleurotomen, die aus den Tiefen des Atlantischen Ozeans durch den Fürsten von Monaco gedreht und von ihm und Herrn Ph. Dautzenberg beschrieben worden seien.

die Trennung einer Art in zwei Formen vielfach erfolgt, die wir jetzt als verschiedene, wenn auch einander nahestehende Spezies zu betrachten haben. Aber beide leiten sich trotz der Wirbelunterschiede von einer gemeinsamen Stammform her, nicht umgekehrt. Sie sind nicht ursprünglich von himmelweit verschiedener Abstammung, nicht Tiere heterogener Familien, die in gleichartigem Milieu und übereinstimmenden Existenzbedingungen zahlreiche Konvergenzerscheinungen angenommen haben. Ihre Uebereinstimmung in Skulptur, Farbe, Zeichnung und Grösse ist nicht eine Errungenschaft neueren Datums, sondern entspringt alter, echter Blutsverwandtschaft.

Verdoppelung eines Auges bei einer Helix.

Aus Fritz Wiegmanns Nachlass.

Abnormitäten in der Beschaffenheit und Anzahl der Organe sind im Allgemeinen bei den Gastropoden selten beobachtet worden. Bekannt sind sie besonders an den Genitalien, wo bereits Adolf Schmidt*) das Vorkommen von zwei resp. drei Ruten bei *Stenogyra decollata* L. von Genua anführt, deren jede mit einem eigenen Retractor versehen war. Ob auch jede mit einem besonderen Vas deferens in Verbindung stand, wurde unterlassen zu beobachten.

Ueber eine Vermehrung der zwei den Styломmatophoren zukommenden Augen, bei denen sich bekanntlich am Endknopf der beiden hinteren, grösseren Tentakel (Augenträger, Ommatophoren) je ein Auge befindet, ist mir bisher nichts bekannt geworden. Um so auffallender war es mir, im letzten Sommer hier bei Jena eine *Helix ericetorum* Müller anzutreffen, an deren linkem Augenträger neben

*) Geschlechtsapparat der Styломmatophoren (1855) S. 42.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Boettger Oskar

Artikel/Article: [Über Heterostylie bei Schneckenschalen und ihre Erklärung. 26-35](#)