

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 190	173 S., 10 Taf., 56 Abb., 27 Tab.	Stuttgart, 31. 8. 1992
----------------------------	--------	---------	-----------------------------------	------------------------

Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken

Morphology, function and evolution
of complex Gastropod shells in long-lived lakes
With a contribution to the paleobiology
of *Gyraulus multiformis* in the Steinheim basin

Von Albrecht Gorthner, Tübingen

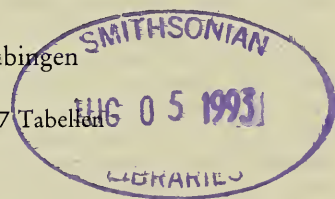
Mit 10 Tafeln, 56 Abbildungen und 27 Tabellen

Abstract

Freshwater gastropods of the genus *Gyraulus* evolved from primarily simple to complex shells in the tertiary meteorite crater lake of Steinheim am Albuch (Southern Germany). In the recent fauna a similar strong shell sculpture of *Gyraulus* is found particularly among endemic species of long-lived lakes, while smooth-shelled species have normally a wide range of distribution. Theoretically and from a limnological and biological point of view the Steinheim lake could be interpreted as a paleo-long-lived lake. The literature provides no general adaptive explanation for this evolutionary trend of shell sculpture diversification, neither for Steinheim nor for other fossil gastropod evolutionary lineages nor for the recent long-lived lakes.

In the attempt to provide an explanation, analyses of shell thickness and sculpture of proto- and teleoconch of some species, as well as of unusual shell form were carried out. The environment of an organism acts as a selective agent on morphogenesis and thus plays a separate role in an „ecological construction morphology“. Modifying influences of the environment on shell formation of different species are tested in an ecological-experimental analysis (e. g. influence of the ion contents and the temperature of water). Following the empirical middle part of the study hypotheses about the adaptive role of shell sculpture are proposed on the basis of an extensive literature research. The discussion leads – in accordance with the author's experimental results – to their respective falsification.

It is supposed, that a functional explanation of all ornamentations of gastropods is generally impossible. The common condition of sculpture diversification lies in the stability and continuity of the biotope. Due to the fact that physical selection cannot only depend on the factor „time“, a biological explanation of non-functional (macro-)morphogenetic processes is sought



for and proposed for discussion: it is postulated, that the selective forces of the physical and biological environment of an organism are reduced by coevolution of the species in the increasingly isolated ecosystem of a longtime-biotope. Subsequently many endemic, specialized and closely packed species evolve. The biotope is biologically isolated from its environment, since the endemists are a priori best adapted to their habitat and therefore are unbeatably superior to any immigrants. New variants evolving in the lake can economically be tolerated by the ecosystem as the selective pressure decreases and can propagate, though they lack specialized properties of high selective value (effect of domestication). The phenomenon of pattern formation is then increasingly induced by the internal constructional aspect.

The model stresses the absolute time scale and leads to a differentiation of evolutionary phases in a cycle of creation and decay of the individual by morphologically strictly selected and eurytopic gastropods. Only in long-lived lakes – as an exception from the rule – an evolutionary phase of decreasingly adaptive morphogenesis is reached.

Zusammenfassung

Im tertiären Meteorkratersee von Steinheim am Albuch evolvierten Süßwasserschnecken der Gattung *Gyraulus* von einfach gebauten zu komplexen Gehäusen. In der rezenten Fauna findet man entsprechend stark skulpturierte Schalenformen von *Gyraulus* vor allem endemisch in Langzeit-Seen, während die glattschaligen Arten weiträumig verbreitet sind. Der Steinheimer See ist limnologisch und evolutionsbiologisch als Paläo-Langzeitsee theoretisch interpretierbar. Jedoch ist für den evolutiven Trend zur Skulpturdiversifikation weder dort noch in anderen fossilen Schneckenreihen, sowie auch nicht in rezenten Langzeitseen eine generelle adaptive Ursache bekannt. Diese Frage nach Bau, Funktion und Evolution komplexer Ornamentierung steht im Zentrum dieser Arbeit.

Hierzu werden Untersuchungen zur Schalendicke, Skulptur von Proto- und Teleoconch einiger Spezies und zu ungewöhnlichen, korrelierten Schalenformbildungen durchgeführt. In einer ökologisch-empirischen Analyse werden modifikative Einflüsse der Umwelt, z. B. durch Ionengehalt und Temperatur des Wassers auf die Gehäusebildung verschiedener Spezies getestet. Der Umwelt als selektivem Aspekt der Morphogenese wird eine eigenständige Rolle in einer hier definierten „ökologischen Konstruktionsmorphologie“ eingeräumt. Auf der Grundlage einer umfangreichen Literaturrecherche werden im Anschluß an den empirischen Mittelteil der Untersuchung Hypothesen zur Adaptivität formuliert. Ihre Diskussion führt unter Einbezug der eigenen analytischen Versuchsergebnisse jeweils zur Falsifikation.

Es wird vermutet, daß eine funktionale Erklärung aller Ornamentbildungen bei Gastropoden auch nicht möglich sein wird. Die übergreifende, gemeinsame Bedingung aller Skulpturdiversifikation ist die Stabilität und Kontinuität des Biotops. Da sicher keine physischen Selektionsfaktoren von der „Zeit“ alleine abhängen können, wird eine biologische Erklärung für die Möglichkeit nicht-funktionaler (makro-)morphogenetischer Prozesse gesucht und zur Diskussion gestellt: Es wird angenommen, daß in Langzeit-Biotopen die Selektivkräfte der physikalischen und biologischen Umwelt eines Organismus durch Koevolution der Spezies in einem zunehmend isolierten Ökosystem verringert werden. In Folge entstehen viele endemische, spezialisierte und eng eingensichte Arten. Der Biotop ist dann von der Umgebung biologisch isoliert, da die Endemiten a priori am besten an ihre Umgebung angepaßt sind und jeden Immigranten auskonkurrieren können. Die weiterhin mutativ entstehenden Varianten werden bei nachlassendem Selektionsdruck aber vom Ökosystem ökonomisch eher toleriert und vermehren sich, obwohl sie primär keinen Adaptivwert besitzen (Domestikationseffekt). Die Erscheinung der Musterbildung wird dann vielmehr vom bautechnischen Aspekt bestimmt.

Das Modell betont den absoluten Zeitmaßstab und führt zu einer Unterscheidung evolutiv-närer Phasen in einem Zyklus zwischen Entstehung und Vergehen des individuellen Biotops. In der Regel sind limnische Biotope ephemer und daher von morphologisch streng selegierten und euryöken Gastropoden bewohnt. Erst in Langzeitseen wird die Phase abnehmend adaptiver Morphogenese – als Ausnahme von der Regel – erreicht.

Im Gedenken an
GRÄFIN MARIA VON LINDEN (1869–1938)
- der ersten Frau an der Universität Tübingen.

Sie promovierte im Jahre 1895 im Fach Zoologie mit dem Thema:

„Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung
bei den Gehäuseschnecken des Meeres“

Erste und schönste Erwähnung der Schnecken von Steinheim in der Literatur durch den herzoglich württembergischen Leibarzt ROSINUS LENTILIUS (1657–1733):

„Heute wurden mir aus dem Heidenheimer Distrikt nahe dem Dorfe Steinheim in einer Sandgrube ergrabene winzige, blendend weiße Schälchen überbracht, einige in der Größe vom Samen des Hanfes, die meisten kleiner, viele so winzig, daß man sie kaum mit bloßem Auge unterscheiden kann. Gleich Schnee erglänzen sie weiß in einem überaus ergötzlichen und gar seltenen Anblick; sehr viele runde, auch etliche kegelförmige wurden von mir gesehen. Sie werden in jener Sandgrube schon viele Jahre hindurch zusammen mit dem weißen Sande nahe der Oberfläche ergraben und für den häuslichen Gebrauch feilgeboten, um Fußböden, hölzerne Gefäße etc. zu scheuern. Niemals habe ich etwas Seltsameres gesehen, womit sich die Phantasie beschäftigen könnte. Denn was man über Naturspiele sagt, sind für mich in Wirklichkeit Spiele der Phantasie. Die Natur bringt nichts ohne Zweck hervor. Zu welchem Zweck aber mag sie derartige Schälchen bilden, in solcher Zahl, in allen Stücken höchst vollkommen. Daß es kleine Tiere gewesen seien, kann man sich ganz und gar nicht vorstellen, mag man sich auch noch so sehr darum bemühen. So winzige Schälchen, in denen kleine Schnecken leben, sind niemals gesehen worden. Und warum schließlich erschöpft sich diese Grube wohl nicht?“

5. Juli 1709

ROSINUS LENTILIUS (1711)

Inhalt

1. Einleitung		5
2. Einführung in die Fragestellung		8
2.1. Ausgangspunkt: Evolution von <i>Gyraulus „multiformis“</i> im tertiären Kratersee von Steinheim am Albuch		9
2.1.1. Lokalität		9
2.1.2. Geschichte		10
2.1.3. Problematik		13
2.2. Erweiterung: Evolution von Gastropoden in Langzeitseen		15
2.2.1. Ein aktualistischer Vergleich: Steinheim – Ohridsee		15
2.2.2. Ein limnologischer Vergleich: Ohridsee – Langzeitseen		17
2.2.3. Erweiterte Problematik		19
2.3. Erläuterung: Evolution der wissenschaftlichen Methode		19
2.3.1. Das konstruktionsmorphologische Dreieck		19
2.3.2. Das Thema: Fragestellung – Organismus – Umwelt		21
2.3.3. Eine wissenschaftstheoretische Gliederung		22
3. Material und Methoden		24
3.1. Spezies		24
3.2. Fundpunkte		25
3.3. Parameter		26
3.3.1. Entwicklung der Zuchtmethoden		26
3.3.1.1. Einleitung		26
3.3.1.2. Sediment		27

3.3.1.3.	Futter	28
3.3.1.4.	Gefäße, Belüftung, Beleuchtung, Temperatur	29
3.3.1.5.	Wasser und Ionen	29
3.3.2.	Gehäusegröße und Schalendicke	30
3.3.3.	Nomenklatur	30
4.	Bau von Gastropodenschalen	31
4.1.	Bildung der Schale durch den Weichkörper	31
4.2.	Dicke der Schale	36
4.2.1.	Einleitung	36
4.2.2.	Natürliche Variabilität der Schalendicke	37
4.2.2.1.	Geographische Variabilität	37
4.2.2.2.	Tiefengradient	40
	Einleitung	40
	Temperaturverhältnisse	40
	Synökologie	40
	Diversität	42
	Messungen der Schalendicke	44
	Vergleich Alpee – Bodensee	45
	Diskussion	47
4.2.2.3.	Meereshöhe	48
4.2.3.	Heritabilität der Schalendicke bei <i>Valvata</i>	49
4.2.4.	Züchtung unter Variation der Umwelt	50
4.2.5.	Evolution der Schalendicke von <i>Gyraulus „multiformis“</i>	51
4.3.	Skulptur des Protoconchs	53
4.3.1.	Einleitung	53
4.3.2.	Protoconch-Skulptur bei einigen Süßwassergastropoden	54
4.3.3.	Variabilität und taxonomische Verwendung embryonaler Skulpturmerkmale bei der Gattung <i>Gyraulus</i>	57
4.3.4.	Evolution der Protoconch-Skulptur bei <i>Gyraulus „multiformis“</i>	59
4.4.	Skulptur des Teleoconchs	60
4.4.1.	Morphologisch-deskriptive Analyse	60
4.4.1.1.	Einleitung	60
4.4.1.2.	Mitteleuropäische Süßwassergastropoden	60
4.4.1.3.	Endemische Gastropoden des Ohridsees	63
4.4.1.4.	Gastropoden aus Langzeitseen	65
4.4.1.5.	Komplexe marine Gehäuse: <i>Murex pecten</i>	66
	Einleitung	66
	Ontogenetische Entwicklung der Skulpturelemente	69
	Peristomatische Differenzierung der Skulpturelemente	73
	Ein hierarchisches Modell der Musterbildung	79
4.4.1.6.	Ansätze von limnischer Skulpturbildung	80
4.4.1.7.	Evolution der Teleoconch-Skulptur bei <i>Gyraulus „multiformis“</i>	82
4.4.2.	Ökologisch-empirische Analyse	84
4.4.2.1.	Einleitung	84
4.4.2.2.	Ökologie und Variabilität bei <i>Gyraulus (Armiger) crista</i>	85
4.4.2.3.	Experimentell induzierte Skulpturbildung bei <i>Potamopyrgus</i>	89
4.4.2.4.	Züchtung unter Variation von Temperatur und Ionengehalt	92
4.4.2.5.	Schlußfolgerungen	95
4.5.	Form der Schale	96
4.5.1.	Einleitung	96
4.5.2.	Evolution der Gewindhöhe bei <i>Gyraulus</i>	97
4.5.3.	Skalariden	98
4.5.4.	Rasche Veränderung der Schalenform bei <i>Bithynia tentaculata</i>	100
5.	Umwelt als Evolutionsbedingung komplexer Schalenskulptur	101
5.1.	Verbreitung von Schalenskulptur	101

5.1.1. Grundlagen einer Skulpturbewertung	101
5.1.1.1. Einleitung	101
5.1.1.2. Bewertungsschlüssel	101
5.1.1.3. Anwendung	103
5.1.2. Der biogeographische Aspekt	104
5.1.2.1. Vergleich endemischer und ubiquitärer Faunen	104
5.1.2.2. Schalenskulptur im euro-asiatischen Raum	105
5.1.3. Der paläontologische Aspekt	110
5.2. Der Lebensraum	112
5.2.1. Seen	112
5.2.2. Langzeitseen	115
5.2.3. Paläo-Langzeitseen	116
5.3. Ökologische Beziehungen zu Schalenmerkmalen	118
5.3.1. Körpergröße	118
5.3.2. K- und r-Strategie	119
5.3.3. Lebensweise, Ernährung und Stachelbildung	122
5.3.4. Räuber-Beute-Beziehung	124
6. Begriffsbildung: thalassoide Form – komplexe Schalenskulptur	128
7. Funktion von Schalenskulptur – Hypothesen und Diskussion	130
7.1. Einleitung	130
7.2. Skulpturfunktion bei Bivalviern	130
7.3. Skulpturfunktion bei Gastropoden: Hypothesen	131
7.3.1. Mechanistisch: Wellenschlag	131
7.3.2. Physiologisch: Ionengehalt des Wassers	132
7.3.3. Synökologisch: Räuber-Beute-Beziehung	134
7.3.4. Weitere Hypothesen	135
7.4. Wissenschaftstheoretische Problematik	135
8. Schlußfolgerungen – eine evolutionsbiologische Synthese	136
9. Literatur	140

1. Einleitung

Schneckengehäuse erregten seit jeher das Interesse des Menschen und weckten die Sammlerleidenschaft. Neben der einfachen Schönheit der logarithmischen Spirale (THOMPSON 1917) ist es die oft komplexe Symmetrie der Skulptur und Zeichnung, die ins Auge springt. Gehäusemerkmale alleine genügten früheren Malakozoologen (Weichtierforschern) zur Artbeschreibung, weshalb sie sich Conchyliologen nannten. Eine Inflation von Artnamen, etwa durch Autoren wie WESTERLUND oder BOURGUIGNAT, war die Folge. Später entdeckte man, daß Schalenvariation mit der Anatomie des Weichkörpers der Tiere oft wenig zu tun hatte. Daher ist verständlich, daß heutige Zoologen bei der Schalenbeschreibung zurückhaltend und gegenüber Conchyliologie mißtrauisch sind. Bereits 1896 schrieb M. v. LINDEN: „Während der Betrachtung der Gehäuse früher von Seiten der Forscher allgemeines Interesse zugewendet wurde, blieb dieses Gebiet in neueren Zeiten hauptsächlich dem Paläontologen überlassen. Der Zoologe machte sich fast ausschließlich das Studium des Thieres selbst zur Aufgabe und schenkte der Schale als einem systematischen Merkmal zweiter Ordnung geringere Beachtung“ (LINDEN 1896). Doch liegt es in der Natur der Sache, daß jede phylogenetische Rekonstruktion, die auf nur einem Organ aufbaut, von Konvergenzen getäuscht wird, wenn der Merkmalskomplex zu wenige Details bietet.

Bis heute fehlt eine Systematisierung der Schalenbeschreibung und eine vergleichende Bearbeitung von Schalenplastik. WRIGLEY (1946, 1948) beschrieb Skulpturen mariner Mollusken und versuchte eine Terminologie aufzubauen, bei der er allerdings oft nicht einmal zwischen Struktur und Skulptur klar unterschied. Viel Information liegt verstreut in unzähligen Einzelpublikationen, verwischt in der individuellen Nomenklatur eines Erstbeschreibers und versteckt in einem untergeordneten Abschnitt des Textes, oft ohne Abbildung der Gehäuse. Schwach ausgeprägte Skulptur bei Süßwassergastropoden wird oft ignoriert. Komplexe marine Gehäuse sind andererseits manchmal mit Worten nur noch schwer zu beschreiben. Vergleichende Conchyliologie wurde am häufigsten bei Schalen mit mittlerem Komplexitätsgrad von Skulpturbildung, wie z. B. bei der Familie Viviparidae, betrieben.

Den Zusammenhang zwischen Morphologie des Mantelrandes und der Schalenplastik bei *Viviparus* hatte LEYDIG (1876) gefunden. ANNANDALE (1919, 1924) stellte vergleichende zoologische und paläontologische Untersuchungen an. FRANZ (1932) verband Morphometrie mit Phylogenie und Biogeographie. KESSEL (1933) widmete sich ausführlich den Schalen zweier Vivipariden. FRÖMMING (1953) beschrieb die Variabilität der Pigmentierung. Vivipariden hatten auch Bedeutung erlangt in zahlreichen Fossilfundstätten (NEUMAYR & PAUL 1875; ANNANDALE 1919; WILLMANN 1981; FUCHS 1936).

Einen ökologischen Bezug von Schalenbildung zur Umwelt, besonders zum Klima untersuchte für terrestrische Gastropoden RENSCH (1932), für marine STRAUCH (1972), und GRAUS (1974) sowie HAAS (1922) diskutieren limnische Skulpturbildung unter allgemeineren Gesichtspunkten. Variabilität und Erblichkeit von Charakteren, u. a. von Gehäusen, behandelt PEISENER (1920).

Die Kluft zwischen paläontologischer Artbeschreibung mittels Schalenmaterial zwecks stratigraphischer Verwendung und der Entwicklung einer malakologischen Systematik auf Grund anatomischer Merkmale wird dort problematisch, wo Gastropodenreihen zum Test evolutiver Modelle herangezogen werden. Für das Steinhelmer Becken war seit jeher die Frage der Bedeutung von Skulpturmerkmalen wichtig. Bei der Diskussion von „punctuated equilibrium“ an Gastropoden des Turkanasees (WILLIAMSON 1981) ist Ökophänotypie in den Brennpunkt gerückt (BOUCOT 1982; KAT & DAVIS 1983), aber es fehlen experimentelle Nachweise von Modifikationen der Schale durch das Milieu.

Aus der Sicht des Systematikers mag die hohe Variabilität von Schalenmerkmalen sicher wenig „nützen“. Für die Genetik und Evolutionsbiologie muß dies jedoch um so mehr eine Herausforderung sein. Schalenmerkmale sind zweifellos Eigenschaften von Arten, die der Beschreibung und Erklärung bedürfen, auch wenn sie nur ein kleiner Teil des Gesamtorganismus und letztlich nur das Produkt des Mantelrandes sind. Für die Paläontologie liegt darin eben fast alles, was für sie an morphologischer Information über diesen Organismus übrig bleibt. Diesem Interesse des Paläontologen kamen biologische Untersuchungen nicht im notwendigen und gewünschten Maße entgegen.

Ob die intraspezifische Variabilität von Schalenmerkmalen im Vergleich zum Bau des Weichkörpers wirklich viel größer ist, bleibt zu bezweifeln, wenn man folgende Überlegung anstellt: Schalen sind als solide, fossilisierbar Exoskelette viel häufiger gesammelt, betrachtet und beschrieben worden als aufwendig zu konservierende Weichkörper mit und ohne Schale. Ein Blick in die naturhistorischen Museen wird das leicht bestätigen. Trockene Hartteile sind direkt oberflächlich zu betrachten,

während z. B. ein Nervensystem erst einmal kunstvoll präpariert werden muß. In derselben Arbeitszeit wird man wohl einige hundert Schalen beschreiben können, hingegen nur ein einziges internes Organsystem. Zu fragen ist auch, ob Malakologen die Präparation des Weichkörpers an ebensovielen Individuen einer Art ausführten, wie sie zur Schalenbeschreibung verwendeten. Zu fragen ist ferner, ob nach der anatomischen Erstbeschreibung einer Art überhaupt wiederholte Sektionen vorgenommen werden und nicht vielmehr „die äußere Erscheinung“, also doch wieder vor allem die Schale, als Feldmerkmal genügen muß. Da Variabilität bekanntlich eine Größe ist, in die der Probenumfang eingeht, könnte die immer wieder konstatierte Schalenvariabilität ein statistisches Artefakt des Datensammelns sein. Schalen „sieht“ man eben bei Gastropoden häufiger als Radulae, Kopulationsapparate und Nervensysteme. Ein systematischer Fehler liegt bei der „systematischen“ Bewertung der Conchyliologie nahe und es gibt gute Gründe, Schalenbeschreibung nicht zu vernachlässigen, bloß weil der Gegenstand intraspezifisch variabel ist.

Letztlich sind es die Gehäuse, mit denen die Tiere in direkten und ständigen Kontakt zur Umwelt treten, also auch, wenn sie sich im Falle widriger Umstände zurückziehen oder eindeckeln. Gerade in solchen überlebenswichtigen Notsituationen kann die Schale ihre bedeutende Rolle für die Vitalität des Gesamtorganismus zeigen. Dort wirkt die Selektion hart und beständig. Dort werden geringe Veränderungen des Selektionsdruckes aber auch verstärkt morphologisch erkennbar.

Vorliegende Arbeit versucht Skulpturen von Gastropodenschalen im Rahmen einer ökologischen Konstruktionsmorphologie (Kap. 2.3.1) zu sehen. Hier ist die Art der Fragestellung für das Ergebnis wichtiger als der Umfang untersuchter Taxa und Individuen und der resultierenden Datenmenge. Eine umfassende conchyliologische Beschreibung aller limnischen Gastropodenarten und ihrer geographischen und ökologischen Varianten ist nicht möglich – nicht einmal für eine einzige Spezies – und auch nicht sinnvoll. Denn das Ziel der wissenschaftlichen Methode ist primär nicht, die Menge an Daten über die Natur zu erhöhen, sondern mit Sammeln aufzuhören, sobald ein allgemeines Gesetz erkennbar wird, von dem aus weitere Daten deduzierbar wären. Nirgendwo sonst in den Biowissenschaften scheint mir das Mißverhältnis zwischen Datenansammlung und Theoriebildung größer als in der Conchyliologie, beim Anblick der Schneckenschalen von Millionen von Individuen in den Schränken der naturhistorischen Museen, mit denen kaum mehr jemand wissenschaftlich arbeitet.

Zu einer Theorie der Entstehungsursache von Schalenmustern gibt es zwei bedeutende Ansätze mit sehr unterschiedlichem historischen Hintergrund.

Gräfin MARIA VON LINDEN beschrieb in ihrer Dissertation (LINDEN 1896) in Tübingen „Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuse-schnecken des Meeres“ und publizierte 1898 über „Unabhängige Entwicklungs-gleichheit bei Schneckengehäusen“ (LINDEN 1898). Sie erkannte erste Regeln der Pigment-, Skulptur- und Formentwicklung bei Gastropoden. Diese Ergebnisse fanden zu ihrer Zeit keine angemessene Würdigung und sind auch im verbal gehaltenen Stil schwer zugänglich. Ihr Thema kommt jedoch meinem Gegenstand am nächsten. Diese Umstände und da es die erste Dissertation einer Frau an der Universität Tübingen war (RUPP 1978), gab Veranlassung, meine Arbeit im Gedenken an Gräfin MARIA VON LINDEN zu verfassen.

Der zweite, moderne Ansatz geht nicht den induktiven beschreibenden Weg, sondern den deduktiven, der Spezialfälle durch Simulation von realen Schalenmustern

aus einem hypothetischen mathematischen Modell gewinnt. Er wurde neben anderen ebenfalls in Tübingen besprochen (GIERER & MEINHARDT 1972).

Die Frage der Funktionalität von Schalenmustern in einer adaptiven Beziehung zur Umwelt wurde in den beiden Ansätzen nicht einbezogen. Sie ist das Ziel vorliegender Arbeit. Hierfür werden im analytischen Hauptteil (Kapitel 4 und 5) aus den Aspekten der ökologischen Konstruktionsmorphologie Grundlagen geliefert werden.

Dabei steht zunächst in Kapitel 4 die morphologische Analyse von Bau und Bildung der Gastropodenschale im Vordergrund. In Kapitel 5 wird dann die ökologische Beziehung zwischen Organismus und Umwelt betont. Der phylogenetische Aspekt wird bei jedem morphologischen Teilbereich exemplarisch an Hand der Evolution von *Gyraulus* „*multiformis*“ von Steinheim behandelt.

Der morphologische Aspekt geht, entsprechend der Ontogenie des Individuums, vom Weichkörper aus. Nach der Betrachtung von Schalendicke als separater Größe wird die Skulptur der Schale zunächst am embryonalen Protoconch, dann am Teleoconch des Adulttieres analysiert. Ein deskriptiver Teil wird durch einen empirischen zur Phänotypie von Schalenbildungen ergänzt. Die Morphologie der Gewindeformen, als tertiäre Kategorie nach der Skulptur und der hier nicht behandelten Struktur der Schale, bildet die letzte Betrachtungsebene.

Auf dieser Informationsbasis wird es dann möglich, den Begriff komplexer Schalen Skulptur zu präzisieren (Kap. 6) und nach der historischen Zusammenstellung von Hypothesen zur Funktionalität (Kap. 7) diese zu diskutieren.

Dank

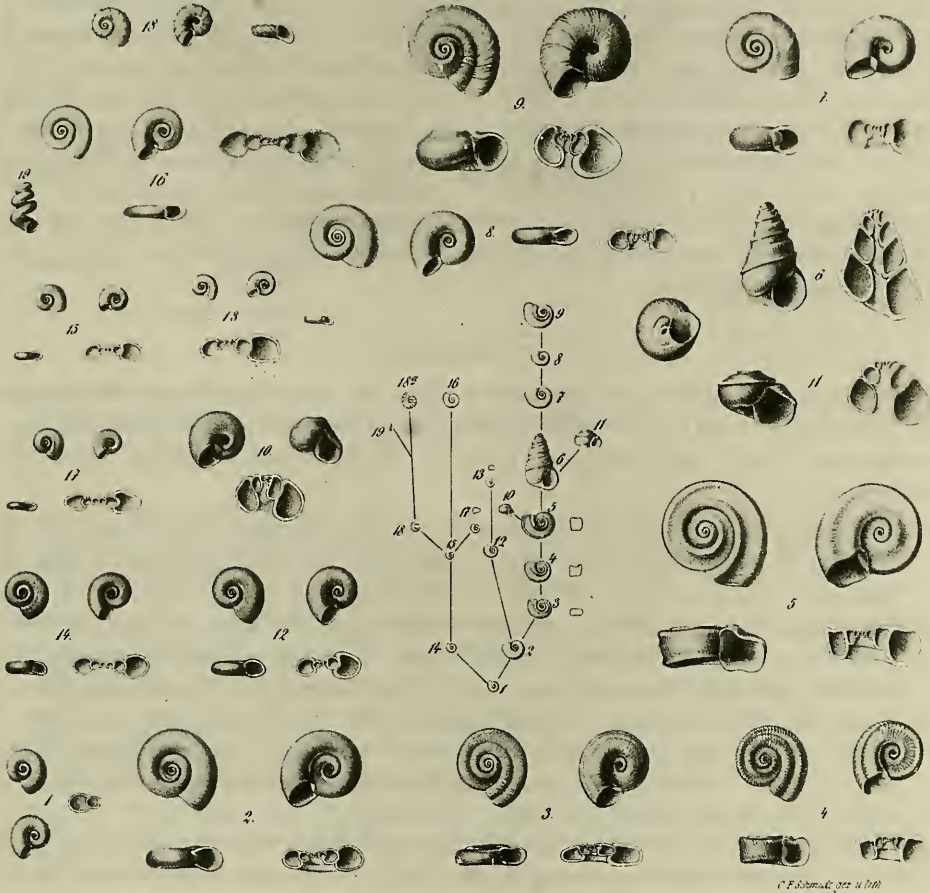
Mein Dank für die wertvolle Unterstützung meiner Arbeit gilt vor allem Herrn Prof. Dr. A. SEILACHER bei der Betreuung der Dissertation. Herrn Priv.-Doz. Dr. C. MEIER-BROOK danke ich u. a. für die sachkundige und stets hilfsbereite Beantwortung meiner Fragen zur Biologie von *Gyraulus*. Herr Prof. Dr. W.-E. REIF ermöglichte mir dankenswerterweise den Zugang zur Literatur über Steinheim und zu historischen Daten, während Herr Dr. R. RÄHLE mich in Fragen allgemeinerer Art zur Faunistik und Malakologie hilfreich unterstützte. Herr Dr. H. JANZ überließ mir freundlicherweise Daten und Material von *Armiger* aus seiner Dissertation, und Herr Dr. N. WAWRA betreute mich bei mehreren Arbeitsaufenthalten am Naturhistorischen Museum in Wien vorzüglich. Meinen Eltern danke ich herzlich für ihre Geduld in der Zeit, die zur geistigen Reife der Arbeit notwendig war. Für die Durchführung der Arbeit standen keine Sachmittel zur Verfügung, jedoch danke ich dem SFB 230 (Natürliche Konstruktionen) für die finanzielle Unterstützung der Analyse von *Murex pecten* (Kap. 4.4.1.5), der Studienstiftung des Deutschen Volkes und der Magura-Stiftung Bad Urach für die zeitweise Gewährung von Stipendien.

2. Einführung in die Fragestellung

Der Ausgangspunkt der Fragestellung liegt im fossilen Schalenmaterial des tertiären Meteorkrater-Sees von Steinheim am Albuch in Süddeutschland. Dort ist die evolutive Entfaltung von Süßwasserschnecken paläontologisch dokumentiert (Abb. 1). Die Formenreihe besitzt hohe taxonomische und morphologische Diversität. Aber trotz langer Forschungsgeschichte ist die Paläobiologie der Zönose wenig hinterfragt worden, und die funktionelle Ursache der Radiation blieb unbekannt.

Die nun folgenden Einführungskapitel sollen einen kurzen Abriss des Kenntnisstandes in der Steinheim-Forschung geben, diesen zu einer wissenschaftlichen Fragestellung allgemeinerer Beziehung erweitern und deren theoretische Vorbedingungen erläutern.

Monatsbericht d. k. A. d. W. Juli 1866



C. F. Schmidt, gez. u. lith.

Abb. 1. Morphologie und Stratigraphie der Süßwassergastropoden der Gattung *Gyraulus* (Planorbidae) aus dem tertiären Kratersee von Steinheim am Albuch in Süddeutschland. Reproduktion aus HILGENDORF (1867). Die Kombination in einem phylogenetischen Zusammenhang ist die älteste bekannte Stammbaumdarstellung fossiler Lebewesen. Die Spezies wurden von HILGENDORF als „Variationen“ von *Planorbis multiformis* angesehen (vgl. Abb. 40). var.: 1) *aequeumbilicatus* (= *kleini*), 2) *steinheimensis*, 3) *tenuis*, 4) *sulcatus*, 5) *discoideus*, 6) *trochiformis*, 7) *oxystoma*, 8) *revertens*, 9) *supremus*, 10) *rotundatus*, 11) *elegans*, 12) *kraussii*, 13) *pseudotenuis*, 14) *parvus*, 15) *minutus*, 16) *crescens*, 17) *triquetrus*, 18) *costatus*, 18a) *costatus major*, 19) *denudatus*.

2.1. Ausgangspunkt: Evolution von *Gyraulus „multiformis“* im tertiären Kratersee von Steinheim am Albuch

2.1.1. Lokalität

Das Steinheimer Becken ist heute ein nahezu kreisrunder Kessel von 100 m Tiefe und 3400 m Durchmesser im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Abb. 12). Er entstand, zusammen mit dem benachbarten Nördlinger Ries, durch Einschlag eines kos-

mischen Körpers vor ca. 14,7 Millionen Jahren (GROSCHOFF & REIFF 1971; GROSCHOFF & REIFF 1982). Von diesem an sich bemerkenswerten Ereignis ist in diesem Zusammenhang alleine von Bedeutung, daß in dem ursprünglich 250 m tiefen Krater mit 150 m hohem Zentralhügel durch Grundwasserzufluß ein isolierter Süßwassersee entstehen konnte. Die für die Evolution der in diesen See immigrierenden Fauna wichtigen Faktoren (Lokalklima, Tiefe, Karstsee, Zentralinsel, Lebensdauer) waren so außergewöhnlich, daß sie in dieser Kombination in der heutigen Welt nicht realisiert sind (vergl. HUTCHINSON 1957). Letztlich ist für die aktualistische Vergleichbarkeit der Paläobiologie von Vorteil, daß im erdgeschichtlichen Maßstab das Ereignis nicht sehr weit zurückliegt: Tertiär, Miozän, Oberes Badenium, Säugerzone MN7 (BAHRIG et al. 1986).

2.1.2. Geschichte

Die Geschichte des Sees im Steinheimer Krater ist, im Vergleich zum Nördlinger Ries (JANKOWSKI 1981) nur bruchstückhaft bekannt und zur Lösung einiger paläobiologischer Fragen unbefriedigend bearbeitet. Wichtige und gesicherte Ergebnisse sind:

- Die Sedimentationsrate des Sees war gering. Im verkarsteten Weißjura gab es weniger Erosion durch Oberflächenwasser, wohl aber Eintrag gelöster Mineralien durch sublakustrische Quellen (GORTHNER 1984 b).
- Durch die Tiefe des Beckens und die besondere Hydrologie bedingt existierte der Wasserkörper über einen relativ langen Zeitraum von mindestens einigen 100 000, vielleicht sogar mehr als einer Million Jahren. Dies läßt sich nachweisen durch die Säugerfauna der seegeschichtlich späteren Ablagerungszeit in Steinheim, die erheblich jünger ist als die frühen Fossilfunde des Nördlinger Rieses (REIFF 1988). Vorausgesetzt wird ursächliche und folglich auch zeitlich gleiche Entstehung beider Krater.
- Der Seespiegel schwankte, durch tektonische Hebung und Senkung bedingt, in zwei Transgressions-Regressions-Zyklen. Dies ist eine weitere Stütze für die Annahme einer langen Lebensdauer des Biotops.
- Klimatische, hydrologische und tektonische Veränderungen führten zu einem wechselnden Eindampfungsgrad des Gewässers und somit zu Veränderung des Ionengehalts. Dies äußert sich in den Sedimenten (BAJOR 1965) mit einer Erniedrigung des Ca/Mg-Verhältnisses, Zunahme von Aragonitbildung und Dolomitisierung. Eine Hydrothermalphase (GOTTSCHECK 1919/1920; KLÄHN 1922) ist dagegen auszuschließen.
- Trotz der genannten physikalischen Umweltveränderungen trocknete der Steinheimer See zwischenzeitlich nie aus und wurde nie zu einem für die Mollusken lebensfeindlich-hypersalinen Gewässertyp, was die Kontinuität der Gastropodenreihe belegt.
- Die Schichtung der Steinheimer Sedimente – etwa am Zentralhügel – entspricht in weiten Teilen der ursprünglichen Ablagerungsfolge und ist nicht schwerwiegend durch Rutschungen gestört.

Die Geschichte der Lebenswelt der „Oase von Steinheim“ (FRAAS 1903) ist aus paläontologischer Sicht in zahlreichen Arbeiten aufgezeichnet. Hier kann nur auf die Gastropoden-Forschung eingegangen werden. Den besten Überblick über die Formen- und Abstammungsverhältnisse gibt auch heute noch die Lithographie aus HIL-

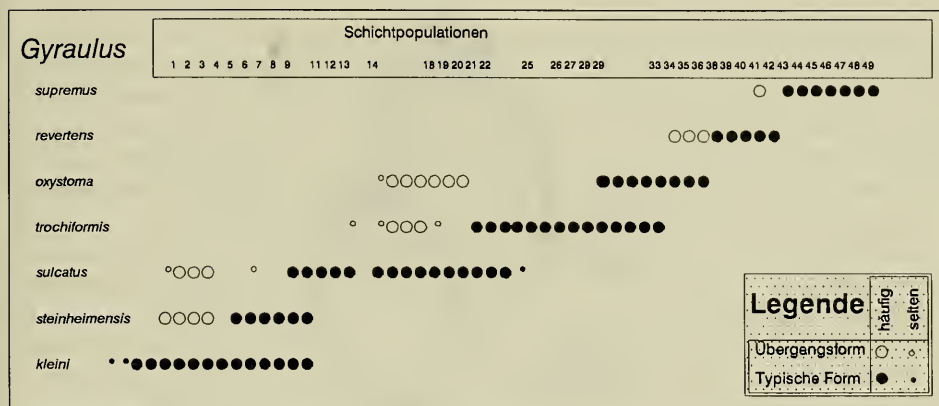


Abb. 2. Stratigraphie der sogenannten Hauptreihe von *Gyraulus* aus Steinheim in der heute gültigen Nomenklatur (vgl. Abb. 1) (nach MENSINK 1984).

GENDORF (1867) (Abb. 1). Für die moderne stratigraphische Gliederung und Morphometrie der Gastropoden ist die Arbeit von MENSINK (1984) (Abb. 2) von wesentlicher Bedeutung. Wichtige und gesicherte Ergebnisse sind:

- In den frühesten Seesedimenten findet man noch 16 Arten von Wasserschnecken und zwei Muscheln (GOTTSCHICK & WENZ 1919–1922)
- Mit dem Beginn der Aragonitbildung sterben 13 Arten der Gastropoden sowie die Muscheln aus (GOTTSCHICK 1919/1920; GOTTSCHICK 1925). Es existieren weiter (Abb. 3):
Radix dilatata NOULET
Pseudamnicola pseudoglobulus D'ORBIGNY
Gyraulus kleini (GOTTSCHICK & WENZ 1916)
- *Pseudamnicola* lebt im See während seiner ganzen Existenzdauer, *Radix* stirbt nach der ersten Regressionsphase aus (MENSINK 1984). *Gyraulus kleini* geht evolutiv in *Gyraulus steinheimensis* über und hört damit als Spezies auf zu existieren (GORTHNER 1984 a)
- *Gyraulus kleini* ist eine Art der Familie Planorbidae und gehört zur rezenten Gattung *Gyraulus* (GORTHNER 1984 b).
- *Gyraulus kleini* ist die Stammart der Steinheimer Evolutionsreihe, da er als einziger *Gyraulus* in den ältesten Schichten Steinheims vorkommt und da er auch in der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands weit verbreitet ist (WENZ 1923).
- Die Abwandlung der Gastropoden ist nicht eine bloße Modifikation durch die Umwelt (WENZ 1922), sondern evolutiv (MENSINK 1984; REIF 1984; GORTHNER 1988).
- Mit beginnender evolutiver Abwandlung von *Gyraulus* war die Biozönose Steinheim bezüglich Immigration von Wasserschnecken isoliert. Alle *Gyraulus*-Formen sind durch intralakustrische Speziation entstanden (GORTHNER 1984 b).

Die Geschichte der Erforschung des Steinheimer Beckens reicht weit zurück. Schon im Neolithikum sammelten Menschen die Schneckenschälchen als Schmuck in Ketten. Seit dem 18. Jahrhundert fanden sie Eingang in die Literatur (LENTILIUS 1711, s. Eingangs zit.). Berühmt waren sie „wegen ihrer schönen Erhaltung, ihres

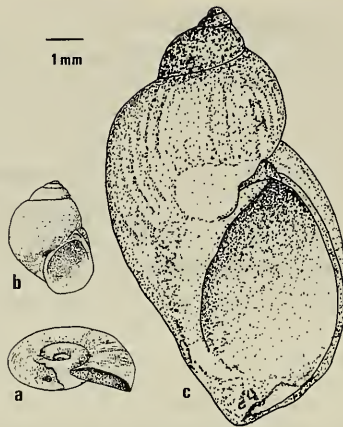


Abb. 3. Artengemeinschaft von Süßwassergastropoden in der Frühphase des Sees von Steinheim (Miozän). a) *Gyraulus kleini*, b) *Pseudamnicola pseudoglobulus*, c) *Radix dilatata*. Nur *Gyraulus* unterliegt später einer tiefgreifenden phylogenetischen Abwandlung und Speziation.

massenhaften Vorkommens, ihrer Eigentümlichkeit und ihrer Variabilität“ (MILLER 1900). Drei Namen sind für den heutigen Kenntnisstand zeichnend: FRANZ HILGENDORF (1839–1904), FRANZ GOTTSCHICK (1865–1927) und HANS MENSINK (1927–1988). Ihre Arbeiten (z. B. HILGENDORF 1867; HILGENDORF 1877 a; HILGENDORF 1877 b; HILGENDORF 1879; GOTTSCHICK 1911; GOTTSCHICK 1919/1920; GOTTSCHICK 1925; GOTTSCHICK & WENZ 1919–1922; MENSINK 1967; MENSINK 1984) widmen sich hauptsächlich der Beschreibung der Arten und ihrem stratigraphischen Vorkommen.

HILGENDORFS Werk hat für die Evolutionslehre und für vorliegende Untersuchung besondere Bedeutung dadurch,

- daß er seine Dissertation (HILGENDORF 1863) in Tübingen unter F. A. QUENSTEDT anfertigte und dabei sein Originalmaterial in der Sammlung des Instituts zurückließ (REIF 1983 a),
- daß dieses Material die erste Stammbaum-Darstellung natürlicher Fundstücke beinhaltet – nur 4 Jahre nach Darwins „Origin of Species . . .“ (DARWIN 1859), die HILGENDORF 1867 publizierte (Abb. 1) (REIF 1983 a),
- daß diese Arbeit bereits Thesen zum punktualistischen Evolutionsmodell (ELDRIDGE & GOULD 1972) enthielt,
- und daß er den „geeigneten Boden für die Forschung nach den Ursachen der Veränderung“ im „Experimentieren an lebenden Thieren“ sah (HILGENDORF 1879) – eine Richtung der Steinheim-Forschung, die der vorliegende Autor mit seiner Arbeit (GORTNER 1984 b) als erster einschlug und hier fortsetzt.

GOTTSCHICKS Beitrag lag in der Erweiterung der Artenkenntnis und Anhäufung etlicher Kilogramm Schalenmaterial aus Schichten, die heute nicht mehr aufgeschlossen sind. Die Interpretation der Abwandlung der Schneckenreihe erlebt in jener Zeit allerdings eine Entfernung von darwinscher Evolutionslehre (WENZ 1922: bloße Modifikation; PLATE 1919/1920: Orthogenese und Somation; LUBOSCH 1920).

Mit MENSINK (1967) begann die moderne Phase der Steinheim-Forschung (siehe auch BAJOR 1965; DEGENS & LOVE 1965). Jedoch wurde seine Arbeit erst spät publiziert (MENSINK 1984). Die Methodik der Datenverarbeitung war inzwischen soweit fortgeschritten, daß multivariate Statistik (LINDENBERG & MENSINK 1979) hinzugenommen werden mußte, jedoch in die Publikation 1984 und ihre paläontologische Interpretation keinen Eingang fand. Zwei Diplomarbeiten von BAHRIG (1980) und MERGELSBERG (1980) brachten flächendeckende Bohrdaten zur Stratigraphie, woraus eine neue geologische Karte entstand (BAHRIG et al. 1986). Die Ergebnisse MENSINKS bestätigten den 100 Jahre älteren Entwurf HILGENDORFS. Eine Diskussion der neuen Daten in Relation zu anderen, berühmten Gastropoden-Stammreihen (NEUMAYR & PAUL 1875; WILLIAMSON 1981; WILLMANN 1981; GOULD 1968 a; GOULD 1968 c; GOULD et al. 1975; WOODRUFF 1978) fand nicht statt. Über die Ursachen der Radiation gibt es keine Erkenntnisse, obwohl die Frage danach wohl ursprünglich zur Arbeit von MENSINK Anlaß gegeben haben mag.

Eine letzte Phase der Steinheim-Forschung befaßt sich auch mit der Aufarbeitung, Bewertung und Darstellung der Wissenschaftshistorie (ADAM 1980; REIF 1976; REIF 1983 a). Hier, sowie bei KRANZ (KRANZ et al. 1924; KRANZ 1936) sind auch ausführliche Literaturverzeichnisse zu finden. Diese Arbeiten erleichtern die Analyse und ermöglichen dadurch eine neue Synthese der Fakten, womit eine Überleitung von der beschreibenden in die erklärende Phase der Forschung nun erfolgen könnte und sollte.

2.1.3. Problematik

Von der innigen Bewunderung eines ROSINUS LENTILIUS (1711) bis zur breiten Ratlosigkeit in den Schlußfolgerungen MENSINKS (MENSINK 1984: 54–57) sind viele Daten gesammelt, aber nur wenig zur Klärung der evolutionsbiologischen Frage beigetragen worden. Darum soll nun, nach der Zusammenstellung von Ergebnissen und Geschichte der Steinheimforschung, die Frage gerechtfertigt und neu formuliert werden:

Welche selektiven Faktoren bewirkten die evolutive Abwandlung von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer See? Welche Adaptationen liegen den sich verändernden Gehäuseformen zugrunde?

HILGENDORF (1879) machte sich bereits vorsichtig Gedanken über Anpassungen an Wellenschlag. GOTTSCHICKS Annahme des „Einflusses“ heißer Quellen und von Mineralsalzen blieb rein spekulativ, wurde aber von WENZ (1922) aufgegriffen. Dank seiner Autorität wurde sie so lange als ausreichende Erklärung und Endpunkt der Diskussion akzeptiert, bis der Paradigmenwechsel der Entstehung des Kraters von endogener zu exogener Ursache, Vulkanismus versus Meteoreinschlag, der Hypothese den Boden entzog. KLÄHN (1922) behauptet, in aus heutiger Sicht wissenschaftlich unhaltbarer Form, Thesen zur Lebensweise der Gastropoden, die GOTTSCHICKS Auffassung abgewandelt aufgreifen. Dies hatte jedoch nicht nur GOTTSCHICK (1925) selbst zu einer Replik veranlaßt, sondern der biologische Teil rief auch einen Fachmann der Malakologie, STEUSLOFF (1925), auf den Plan.

Theoretische Betrachtungen von nicht in Steinheim selbst tätigen Autoren brachten keine bedeutenden Einsichten hinzu. Zu erwähnen bleibt, daß DARWIN (1872) in der 6. Auflage seines Werkes auch zu HILGENDORFS Arbeit und der Stein-

Maßstab: 1 mm		Gehäuse-Morphologie								
		komplex groß; kantig; skulpturiert; hoch	einfach klein; rund; glatt; flach							
Zeit See	Tertiär/Miozän Steinheim			stenotop (endemisch)	Ort					
		rezent	Ohrid/Prespa					Europa		
						Baikal			Asien	
							Biwa			
				eurytop (ubiquitär)						

Abb. 4. Übersicht über Gehäuseformen und Skulpturierung fast aller beschriebener Spezies der Gattung *Gyraulus* in Eurasien. Die Anordnung erfolgt nach Verbreitungsgebiet (horizontal) und Verbreitungstyp, stenotop oder eurytop (vertikal). In der Regel ergibt sich daraus auch ein morphologischer Trend (rechte Seite): endemische Arten sind komplex gebaut. In fossilen *Gyrauli* des Steinheimer Beckens (links) läßt sich dieser Trend stratigraphisch und phylogenetisch beschreiben.

Spezies: *Gyraulus* a) *kleini*, b) *sulcatus*, c) *trochiformis*, d) *trapezoides*, e) *lychnidicus*, f) *stankovici*, g) *schrencki*, h) *patulaeformis*, i) *amauronius*, j) *maacki*, k) *biwaensis*, l) *laevis*, m) *rossmaessleri*, n) *riparius*, o) *albus*, p) *acronicus*, q) *malayensis*, r) *euphraticus*, s) *chinensis*, t) *ehrenbergi*, u) *piscinarum*, v) *eugyne*, w) *convexiusculus*, x) *spirillus*, y) *tokyoensis*. a-c, d, o: original; g-j: nach ZHADIN (1952), umgezeichnet; alle übrigen nach MEIER-BROOK (1984), verändert.

heimer Schneckenreihe Stellung nimmt im Kapitel „Über das Fehlen von Zwischenformen in allen Formationen“.

Eine neue theoretische Diskussion entspann sich erst mit den Arbeiten von REIF (REIF 1983 b; REIF 1984), GORTHNER (GORTHNER 1984 a; GORTHNER 1984 b; GORTHNER & MEIER-BROOK 1985; GORTHNER 1988) und GITTENBERGER (1987). Hier werden evolutionsbiologische Daten und Argumente eingebracht und der malakologische Vergleich mit anderen Taxa der Gastropoden gezogen. Diese Arbeiten erschienen z.T. auch in englischer Sprache. Wie GITTENBERGER trefflich bemerkte, wird wohl die ausschließlich deutschsprachige Steinheim-Literatur, mit Ausnahme von HYATT (1880), für das Theoriedefizit und das Fehlen einer gebührenden internationalen Würdigung mit verantwortlich sein.

2.2. Erweiterung: Evolution von Gastropoden in Langzeitseen

2.2.1. Ein aktualistischer Vergleich: Steinheim – Ohridsee

Um die Evolution von *Gyraulus „multiformis“* im tertiären Kratersee von Steinheim verstehen und erklären zu können, muß das Phänomen in einen übergeordneten Zusammenhang gebracht werden. Erst die Erweiterung der Fragestellung gibt die Möglichkeit, ein allgemeines Gesetz zu erkennen (RIEDL 1985). Diese Erweiterung kann in unserem Falle heißen, erstens zu *Gyraulus „multiformis“* möglichst ähnliche Gastropoden oder zweitens einen zu Steinheim möglichst ähnlichen See zu suchen. Besteht ein kausaler Zusammenhang zwischen phylogenetischer Entwicklung und Umwelt, so werden beide Wege des Suchens mit hoher Wahrscheinlichkeit wieder zusammenführen. Eine solche Koinzidenz besteht mit *Gyraulus* im Ohridsee. Dies ist der zu Steinheim ähnlichste, heute existierende Biotop. Da ein neontologisches und ein paläontologisches Objekt in Beziehung gebracht werden, ist dies ein aktualistischer Vergleich.

Von Steinheim ausgehend ist der erste vorgeschlagene Weg zur Suche von Vergleichbarem das Taxon *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). Die Gattung existiert auch rezent in der paläarktischen Region mit bis zu 6 sympatrischen Arten (MEIER-BROOK 1983). Diese 6 Spezies sind ubiquitär (weit verbreitet). Sechs weitere Arten sind endemisch im Ohridsee und Prespasee in Makedonien (Abb. 4).

Ein morphologischer Vergleich mit der Steinheimer Schneckenreihe zeigt, daß die ubiquitäre Stammart *Gyraulus kleini* den rezenten ubiquitären Gyrauli ähnlich ist. Hingegen ähneln die endemischen Arten Steinheims den Endemiten im Ohrid- und Prespasee. Die Ähnlichkeit der Gehäuse besteht bei Ubiquisten in kleinen, gerundeten, glattschaligen, eben aufgewundenen Formen, bei Endemiten in großen, kantig gekielten, skulpturierten oder behaarten, teils hoch gewundenen Arten. Diese Gehäusetypisierung soll im folgenden als „einfach“ bzw. „komplex“ bezeichnet werden. Auch in Asien gibt es endemische Gyraulen im Biwasee, bzw. die eng verwandte Gattung *Choanomphalus* im Baikalsee. Auch sie besitzen komplexere Gehäuse als die weitverbreiteten Arten. Der Vergleich von 22 rezenten Arten der Gattung *Gyraulus* Eurasiens zeigt (Abb. 4), daß in der Regel komplexe Gehäuseformen auf lokale Verbreitung schließen lassen. Diese Regel gilt für Steinheim insofern, als die Stammreihe die zeitliche Entwicklung einer ubiquitären Stammart zu endemischer Spezies darstellt. Was dort die Paläontologie in der zeitlichen Dimension dokumentiert, zeigt heute die Biologie in der räumlichen Verbreitung. Somit können Paläo- und Neontologie sich zu einem ganzheitlichen Bild ergänzen.

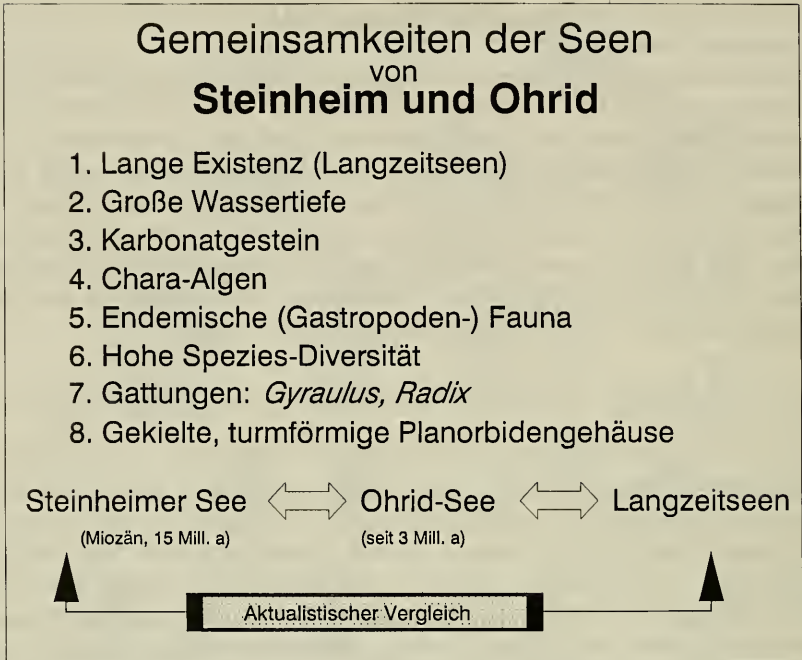


Abb. 5. Typisierung des Steinheimer Sees als Paläo-Langzeitsee durch aktualistischen Vergleich und transitive Begriffsübertragung.

Der zweite vorgeschlagene Weg des Vergleichs bezog sich auf die Physiographie des tertiären Steinheimer Sees. Wie bereits ausgeführt, gibt es bezüglich Entstehung und Physiographie in der Gegenwart nichts direkt Entsprechendes. Die drei bekannten Meteorkrater-Seen der Erde (HUTCHINSON 1957) sind in anderer Beziehung verschieden. Wie zu zeigen sein wird, ist die kosmische Entstehung des Sees jedoch auch gar nicht wesentlich für die Art der Bildung dieser Evolutionsreihe. Die hydrologisch isolierte Lage mit oligotrophem, karbonatreichem Wasser, die geringe Sedimentationsrate und relativ zur Oberfläche große Tiefe sind Besonderheiten des Steinheimer Sees, die eine lange Lebensdauer bedingten. Ein tiefer, oligotropher See im Karst (der tiefste Europas) ist der Ohridsee zwischen Jugoslawien, Albanien und Griechenland. Seine Phytozönose wird von Characeen (Armluchter-Algen) dominiert, womit er als großer See in der heutigen limnologischen Landschaft Europas eine Seltenheit darstellt. Auch Steinheim war ein *Chara*-See.

Der Ohridsee ist aber viel mehr als ein alter See (Langzeitsee) mit pliozäner Entstehungszeit bekannt (STANKOVIC 1960). Steinheim war gewissermaßen ein „ur“-alter See. Um den Begriff zeitunabhängig verwenden zu können, wird für solche Seen langer Existenzzeit der Terminus „Langzeitsee“ eingeführt (GORTHNER 1988). Er kann auch auf paläontologische Fälle, die per se „alt“ sind, angewendet werden.

Diese limnologischen Charakteristika mögen zwar nicht zwangsläufig das Analogon „Steinheimer See“ heraufbeschwören, führen aber zusammen mit den biologischen Übereinstimmungen zum Resultat, daß der Ohridsee der zu Steinheim ähnlichste existierende See ist (Abb. 5). Diese Erkenntnis und die Chance, beim Studium in wechselseitiger Erhellung beide Seen und insbesondere *Gyraulus* besser verstehen



Abb. 6. Die Lage der rezenten Langzeitseen der Welt, mit einer kontinuierlichen Existenz seit mehreren 100 000 bis Millionen von Jahren.

zu können, führten zu der vorliegender Dissertation wegberreitenden Diplomarbeit (GORTHNER 1984 b). Darin wurde das Modell eines Paläo-Langzeitsees für Steinheim entwickelt. Die Ökologie von *Gyraulus* im Ohridsee bildete den Schwerpunkt der Untersuchungen und brachte einige auf die Lebensbedingungen im Steinheimer See übertragbare Erkenntnisse.

Ein Vergleich zwischen Ohridsee und Steinheimer See war bisher in der Literatur kaum zu finden. HESSE (1928) nahm an, was auch von POLINSKI (1932) aufgegriffen wurde, daß homologe Ähnlichkeit der Schalen und Zugehörigkeit zur selben Art von *Gyraulus* möglich wären, ohne die dagegen sprechenden biogeographischen Argumente zu berücksichtigen. VON MEIER-BROOK (1983: 75) wird der Zusammenhang ebenfalls diskutiert, hier jedoch als Konvergenz gewertet. Ein morphologischer Beweis für diese Auffassung konnte durch prinzipielle Unterschiede in den Embryonalschalen der Ohrid-Gyraulen zu denen von *Gyraulus kleini* erbracht werden (GORTHNER 1984 b).

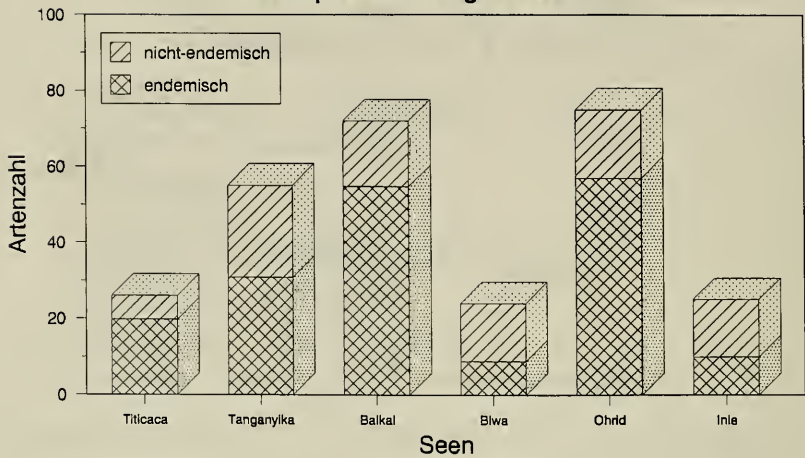
2.2.2. Ein limnologischer Vergleich: Ohridsee – Langzeitseen

Das Charakteristikum des Ohridsees, ein Langzeitsee zu sein, fordert einen Vergleich dieses Sees mit anderen Langzeitseen heraus, wobei zunächst der Terminus erklärt werden soll.

Ein Binnensee hat normalerweise von seiner Entstehung bis zur Sedimentfüllung eine recht kurze Lebensdauer von wenigen 10 000 Jahren. Eine erheblich längere Existenz ist Seen beschert, die in tektonischen Senkungsgebieten wie z. B. Grabenbrüchen liegen. Der älteste See der Erde ist der Baikalsee mit sicher mehr als 10 Millionen Jahren und einer Entstehung im Mio- oder gar Paläozän (BROOKS 1950; KOHZOV 1963). Doch schon eine Existenz von mehr als 100 000 Jahren ist bei Seen selten, und ab dieser fiktiven Grenze soll der Begriff Langzeitsee angewendet werden.

Artenzahl und Endemismus

Gastropoden in Langzeitseen



Fauna des Baikalsees

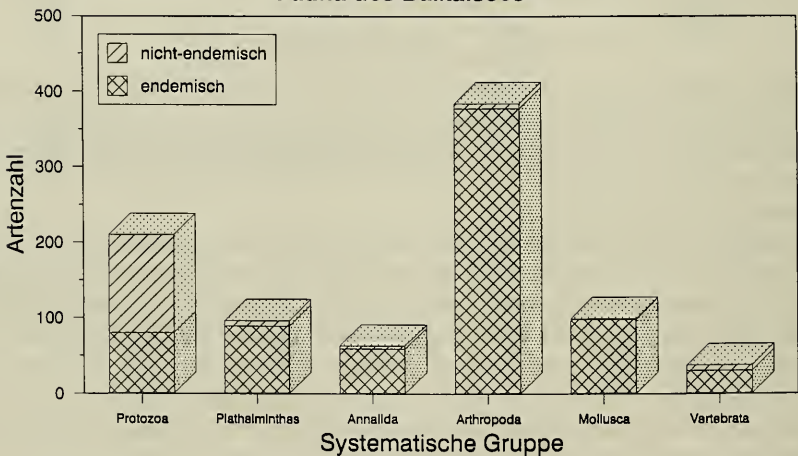


Abb. 7. Die Fauna von Langzeitseen mit hohem Prozentsatz endemischer Arten in zwei Beispielen: (oben) ein Taxon (Gastropoda) in verschiedenen Seen; (unten) verschiedene Taxa in einem See (Baikal). Daten aus BOSS (1978) (oben) und VERESHCHAGIN in BROOKS (1950) (unten).

Es sind neben dem Ohridsee eine Reihe von Seen als Langzeitseen bekannt geworden, wie der Baikalsee, Tanganyikasee, Titicacasee und Inlésee (Abb. 6). In der Paläolimnologie und Paläontologie hat dieser Sachverhalt noch keine Beachtung gefunden, wohl deshalb, weil solche Zeiträume für Geologen und Paläontologen nichts Ungewöhnliches darstellen. Die Biologie der Langzeitseen wird von BROOKS (1950) beschrieben. Für die Gastropoden dieser Seen bringt BOSS (1978) eine Synopsis. Bereits Abb. 4 zeigte für *Gyraulus*, daß nicht nur im Ohridsee, sondern auch in anderen Langzeitseen wie im Baikalsee und im Biwasee in Asien Endemiten vorkommen. Dieses Bild setzt sich für alle Gastropoden in Langzeitseen fort (Abb. 7, oben). Sie besitzen alle einen hohen Prozentsatz endemischer Arten, welche

zumeist relativ komplexe Schalenkulpturen aufweisen. Das Beispiel des Baikalsees zeigt einen hohen Endemismusgrad bei vielen Taxa inklusive der Mollusken (Abb. 7, unten). In anderen Langzeitseen verhält es sich ähnlich. Die Regel einer Maximierung morphologischer und taxonomischer Diversität in Langzeitseen läßt sich auf die gesamte Fauna ausdehnen. Dadurch wird deutlich, daß der mit dem Langzeitsee von Ohrid vergleichbare Steinheimer See im Kreis der Langzeitseen eine allgemeine Diskussionsgrundlage für die Evolutionsbedingungen liefern kann.

2.2.3. Erweiterte Problematik

Durch den zeitlichen Brückenschlag vom fossilen Steinheimer zum rezenten Ohridsee und dessen Einordnung in die Kategorie der Langzeitseen wurde das Thema der Evolution von *Gyraulus „multiformis“* generalisiert. Über Ursachen der Evolution und Diversifizierung der Fauna von Langzeitseen findet man in der Literatur Modelle, die auf Steinheim übertragbar sind. Steinheim wird hier als Spezialfall unter die Gesetzmäßigkeit von Langzeitseen subsumiert und dadurch erklärt. Die Einschränkung des Untersuchungsgegenstandes vorliegender Arbeit auf Gastropoden in Langzeitseen ist nicht nur aus ökonomischen Gründen angebracht, vielmehr besteht gerade auf dieser Erklärungsebene ein Informationsdefizit.

Die „stability-time“-Hypothese von SANDERS (1968) bezieht sich auf verschiedene Ökozonen mit erhöhter physischer Stabilität wie die Tiefsee, tropisch marine Flachwasserzonen, tropischer Regenwald und auch Langzeitseen. Zur Anwendung dieses Modells auf die Radiation der Steinheimer Gastropoden und den Ohridsee muß auf die Ausführungen in GORTHNER & MEIER-BROOK (1985) verwiesen werden.

Soviel auch über taxonomische Diversität in den genannten Arbeiten ausgesagt wird, sowenig ist darin über morphologische Diversität zu finden, d. h. in diesem Fall komplexe Schalenkulptur bei Gastropoden. Vorliegende Arbeit wird sich deshalb dem Thema widmen:

Analyse von Morphologie, Funktionalität und Evolutionsbedingungen von Gastropodengehäusen, insbesondere von deren Skulptur, in Langzeitseen.

2.3. Erläuterung: Evolution der wissenschaftlichen Methode

Man weiß, daß jede Wissenschaft ihre Philosophie haben muß. Nur dann macht sie wahre Fortschritte.
(LAMARCK: Zoologische Philosophie)

Im Vorhergehenden wurden aus der Literatur und eigener Vorarbeit Informationen zusammengestellt, die zur Formulierung einer Fragestellung führten. Wissenschaftlicher Erkenntnisgewinn fußt immer auf vorhandenen Theorien und sucht bewährte Lösungsmethoden zu verwenden. Das erarbeitete Problem soll nun explizit mit einem solchen wissenschaftstheoretischen Überbau versehen und in ein methodologisches Konzept gestellt werden. Darin soll einerseits ein Beitrag zur Methodik selbst – der Konstruktionsmorphologie – geliefert werden. Andererseits ist wohl eine Problemlösung mit evolutionstheoretischem Inhalt ohne das Bewußtsein für die immanente Logik der Forschung unmöglich.

2.3.1. Das konstruktionsmorphologische Dreieck

Begriff und methodischer Ansatz der Konstruktionsmorphologie gehen auf den Tübinger Entomologen HERMANN WEBER (1899–1956) zurück (WEBER

1958; REIF 1985 b). Daraus entwickelte SEILACHER (1970) ein Arbeitskonzept, das in zahlreichen Arbeiten, zunächst bei Bivalviern, Anwendung fand. REIF (REIF 1975; REIF 1981; REIF 1983 c; REIF 1985 a) legte historische und theoretische Beziehungen der Konstruktions- und Funktionsmorphologie dar. Eine Zusammenfassung geben z. B. REIF et al. (1985).

Der kurze Inhalt des konstruktionsmorphologischen Konzepts ist das Verständnis eines Organismus als evolutives Produkt in den Grenzen eines historisch-phylogenetischen, eines bautechnischen und eines ökologisch-adaptiven Aspekts (vgl. Abb. 8). In diesem limitierenden Dreieck sollte jeder Organismus eine Position einnehmen und seine Morphologie dadurch erklärbar sein. Die Limitierung, die selbst zeitlicher Veränderung unterliegt, ergibt dabei den Möglichkeitsraum denkbarer Strukturen. Nicht alle denkbaren Strukturen sind zu jeder Zeit evolutiv realisierbar. Daraus resultieren interessante Fragen zur Funktionalität und Adaptation von Organen und Organismen (vgl. GOULD & LEWONTIN 1979).

Ergebnisse und Entwicklung der Konstruktionsmorphologie waren auch für vorliegende Arbeit grundlegend:

- a) In SEILACHERS Konzept (SEILACHER 1970) wird von Anfang an die Möglichkeit selektiv neutraler Phänomene genannt, was er anhand divarikater Rippen bei Muscheln diskutiert, die normalerweise Grabfunktion besitzen (SEILACHER 1972). Divarikate Schalenornamente der Skulptur, Pigmentierung und Mineralisation bestimmter Muscheln werden jedoch als funktionslos angesehen. Sie sind von hoher intraspezifischer Variabilität begleitet.
- b) Der bautechnische Aspekt legt für Bivalvier, Gastropoden, Ammonoiten und Brachiopoden, allen Organismen mit marginalem Schalenwachstum, dasselbe morphogenetische Programm der Musterbildung der Schale nahe.
- c) SEILACHERS Schwerpunkt lag zunächst im Studium des bisher vernachlässigten bautechnischen Aspekts organischer Konstruktionen. Spätere Arbeiten bringen eine verstärkte Hinwendung zur Ökologie, Lebensweise und Umweltbeziehung (z. B. SEILACHER 1984). Auch REIF (1983 c) trieb die Verbindung von Funktionsmorphologie mit evolutionärer Ökologie und ihrer paläontologischen Anwendung voran.
- d) REIF (1983 c), zurückgehend auf BOCK & WAHLERT (1965), löste den funktionalen Aspekt in zwei Arten der Frage an einen Organismus auf: „Wozu dient das Organ?“ und „Wie funktioniert das Organ?“ (Funktionsmorphologie I und II). Er nennt vier komplementäre Erklärungsmodi morphologischer Phänomene: ontogenetisch, evolutiv, funktional I und II (REIF 1985 a).

Begriff, Inhalt und Entwicklung der Konstruktionsmorphologie waren Voraussetzung zu vorliegender Arbeit, führten aber durch die innere Auseinandersetzung mit dem Konzept selbst zu einer Erweiterung:

Konstruktionsmorphologie will einen Organismus als Ganzes aus drei Aspekten erklären. Dies würde gelingen, wenn das Dreieck alle Evolutionsfaktoren umfassen würde. Vor allem beim ökologisch-adaptiven Aspekt wird deutlich, daß es Ursachen außerhalb des Dreiecks gibt, wie die Selektion durch die Umwelt, die diese Adaptation bewirkt. Ökologie bedeutet Naturhaushaltslehre, ist also eine die Wechselbeziehung zwischen Organismus und Umwelt betreffende Betrachtung. Umwelt ist also ein eigenständiger Faktor in einem Systemzusammenhang. Zur Umwelt gehören neben abiotischen Faktoren auch andere, synökologische Organismen.

Diese Umwelt ist somit selbst eine Variable in der Evolution, die sogar durch die Organismen verändert wird. Sie wird bisher im ökologisch-adaptiven Aspekt des Dreiecks inkorporiert, obwohl sie kein Teil des Organismus ist, sondern umgekehrt, das Umfassende. Sie könnte als „Umgebung“ des Dreiecks aufgefaßt werden. Eine besser geeignete Darstellung ergibt sich jedoch durch Aufklappen des Dreiecks an der ökologisch-adaptiven Ecke zu einem Tetraeder, an dessen Spitze der Aspekt Umwelt zu stehen kommt (Abb. 8). Auf diese Spitze richtet sich die Frage „wozu“ einer Funktion des Organismus. Von dort wirkt die Selektion. Daß sich die vier Limitierungen in der Zeit ändern und damit noch andere, fünfdimensionale Darstellungen statt eines pulsierenden Tetraeders möglich sind, ist selbstverständlich.

Es bestand eine Entwicklungstendenz, auch bei SEILACHER (1984) und REIF (1983 c), den Umweltfaktor als quasi eigenständig, allerdings noch nicht gleichwertig zu behandeln. Diese erweiterte, ökologische Konstruktionsmorphologie liegt ganz im heutigen Trend eines sich wandelnden Ökologieverständnisses von Mensch, Biosphäre und Umwelt.

Die Erweiterung auf vier Aspekte einer ökologischen Konstruktionsmorphologie bringt Möglichkeiten der Homologisierung des Konzepts mit sich, die die Ausführung dieses Schrittes belohnen. Hinführend müssen die vier Faktoren als Fragen an den Organismus formuliert werden, wie es REIF (1985a) für den funktionalen Aspekt tat. Der historisch-phylogenetische Aspekt entspricht der Frage „weshalb?“, der selektierende Umweltaspekt entspricht der Frage „wozu?“, der bautechnische Aspekt entspricht der Frage „aus was?“ und der funktional-adaptive der Frage „wie?“ (Abb. 8). Alle vier Fragen können zusammengefaßt werden zur Frage „warum?“ (Warum ist ein Organismus so und nicht anders gebaut?). Diese Fragen entsprechen den vier Ursachen des ARISTOTELES: *causa efficiens*, *causa finalis*, *causa materialis* und *causa formalis*. Sie liegen jeglichem Verstehen und Erklären der menschlichen Vernunft zugrunde (RIEDL 1985). In ihnen gibt es vielfache Symmetriebeziehungen (KRUEGER 1984). Es sind exakt vier Ursachen, nicht mehr und nicht weniger, in die die Frage „warum?“ zerlegt werden kann und muß, um ein (Lebe-)Wesen ganz zu verstehen. In dieser Spaltung liegt jedoch nicht nur der Segen analytischen Verständnisses, sondern auch der Fluch der Ideologisierung (z. B. Kausalismus versus Finalismus). Dem kann in den Biowissenschaften das Systemdenken einer ökologischen Konstruktionsmorphologie entgegenwirken.

2.3.2. Das Thema: Fragestellung – Organismus – Umwelt

Das Thema vorliegender Arbeit läßt sich exakt in das Tetraedermodell ökologischer Konstruktionsmorphologie einpassen (Abb. 9).

Bau, Funktion und Evolution (eigentlich: Phylogenie) entsprechen den drei Ecken des klassischen, konstruktionsmorphologischen Dreiecks. Sie bilden die allgemeinen Grundfragen.

- Komplexe Gastropodenschalen sind Organe von Organismen einer taxonomischen Gruppe, auf die sich die Untersuchung bezieht. Jeder Datengewinn in den Biowissenschaften braucht die Beschränkung auf ein Taxon oder ein Organ eines Taxons, um den Arbeitsaufwand im vernünftigen Rahmen zu halten.
- Langzeitseen sind die Habitate als Umwelt der gewählten Organismengruppe. Dieser geographischen Einschränkung kann eine chronologische (stra-

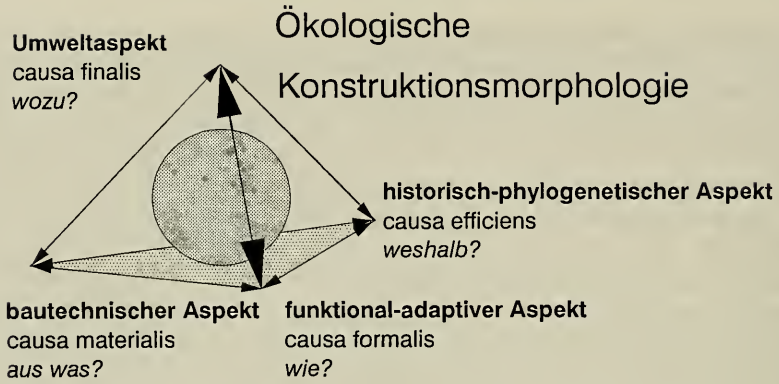


Abb. 8. Klassische Konstruktionsmorphologie betrachtet einen Organismus unter drei Aspekten – dem Basisdreieck in dieser Abbildung. Ökologische Konstruktionsmorphologie sieht die Umwelt als vierten, selbständigen Faktor in der Systemanalyse. Die Modellentwicklung erfolgt durch Aufspaltung des funktionalen Aspekts, der eine starke Umweltabhängigkeit aufweist und diese bisher mit umfaßte. Zur Darstellung dieser 4 Punkte wurde ein Tetraeder gewählt, in dessen Zentrum sich der Organismus als Sphäre befindet.

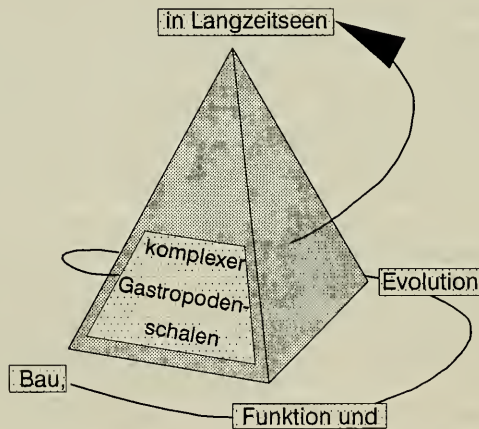


Abb. 9. Das Thema vorliegender Arbeit, angepaßt an (und eingepaßt in) das Modell einer ökologischen Konstruktionsmorphologie.

tigraphische) folgen. Hier wurden hauptsächlich rezente Organismen mit einigen ausgewählten fossilen, meist tertiären Beispielen verglichen.

Das Aufbauschema dieses Themas lautet also: „Fragestellung – Organismus – Umwelt“ bzw. „Konstruktionsmorphologische Analyse eines Taxons in Raum und Zeit“. Dies könnte zum Standardschema einer Arbeit auf dem Gebiet der Biowissenschaften erhoben werden.

Der hohe Anspruch eines systemtheoretisch ausgewogenen Arbeitskonzepts erfordert jedoch auch seinen geistigen Preis: Ein solches Gebilde aus Elementen und Beziehungen, das man System nennt, ist schwer zu erklären, weil man, um seine Teile zu begreifen, ihre Zuordnung, und damit das Ganze, schon kennen müßte. Das

Ganze ist aber mehr als die Summe seiner Teile und kann nicht aus der einfachen Aufzählung der Teile verstanden werden. Vier Aspekte sind bereits in 6 Beziehungen vernetzbar, die 6 Kanten zwischen 4 Ecken des Vierflächners. Die Form „ökologische Konstruktionsmorphologie“ des gestellten Themas bringt also eine Komplikation der Darstellung mit sich, die durch die Linearität des geschriebenen Wortes kaum zu lösen ist. Jeder Gliederungspunkt vorliegender Arbeit enthält deshalb neben einem Schwerpunktaspekt ein wiederholtes „Kreisen“ durch alle Ecken des Tetraeders.

2.3.3. Eine wissenschaftstheoretische Gliederung

Zu wissen, wie Wahrheit zu finden wäre, wird vom Studenten der Naturwissenschaften heute vorausgesetzt. Doch wo der gesunde Menschenverstand nicht weiterhilft, ist Rat zu holen bei der Wissenschaftstheorie (z. B. OESER 1974). In der Hoffnung, einen besseren Weg des Verstehens und Erklärens zu finden, wurde hier auf das systemtheoretische Funktionsmodell der Wissenschaftsentwicklung von ERHARD OESER (OESER 1976; OESER 1983) zurückgegriffen. Demnach bewegen sich Wissenschaften in einem quasi-zirkulären Prozeß mit dem Ziel der Informationsverdichtung durch Begriffs-, Hypothesen- und Theorienbildung. Dabei wird es möglich, eine immer größer werdende Zahl von Faktoren aus einer immer kleineren Anzahl von Hypothesen abzuleiten. Dieser Prozeß ist nicht linear-kumulativ, sondern durchläuft revolutionäre Phasen des Paradigmenwechsels (KUHN 1962). Auch die individuelle wissenschaftliche Arbeit beinhaltet einen Prozeß von der Erwartung (Information, Hypothesen) zur Erfahrung (Analyse und Modellbildung) und kann somit die Struktur der Theoriendynamik im Kleinen annehmen.

Für die Kapitel vorliegender Arbeit bedeutet das (Abb. 10): Auf der Grundlage aufbereiteter, vorhandener Information (Kap. 1 und 2) werden Fragen formuliert und zu einem Konzept der Prüfung von Hypothesen ausgebaut. Auf der Basis der synthetischen Evolutionstheorie werden neue Informationen in experimenteller

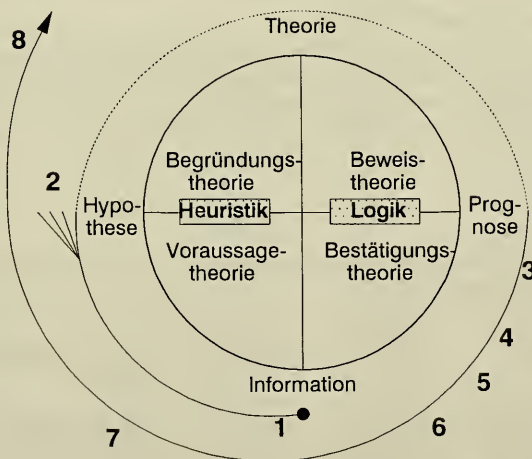


Abb. 10. Einordnung der Kapitel der vorliegenden Arbeit (1–8) in ein wissenschaftstheoretisches Entwicklungsmodell (nach OESER 1983).

Analyse gewonnen (Kap. 4 und 5) um die Möglichkeit zur Entscheidung für eine der vorhandenen Hypothesen zu schaffen (Kap. 7). Da dies nicht gelingt, muß aus einer neuen, durch Induktion gewonnenen Hypothese ein besseres Modell konstruiert werden (Kap. 8).

3. Material und Methoden

3.1. Spezies

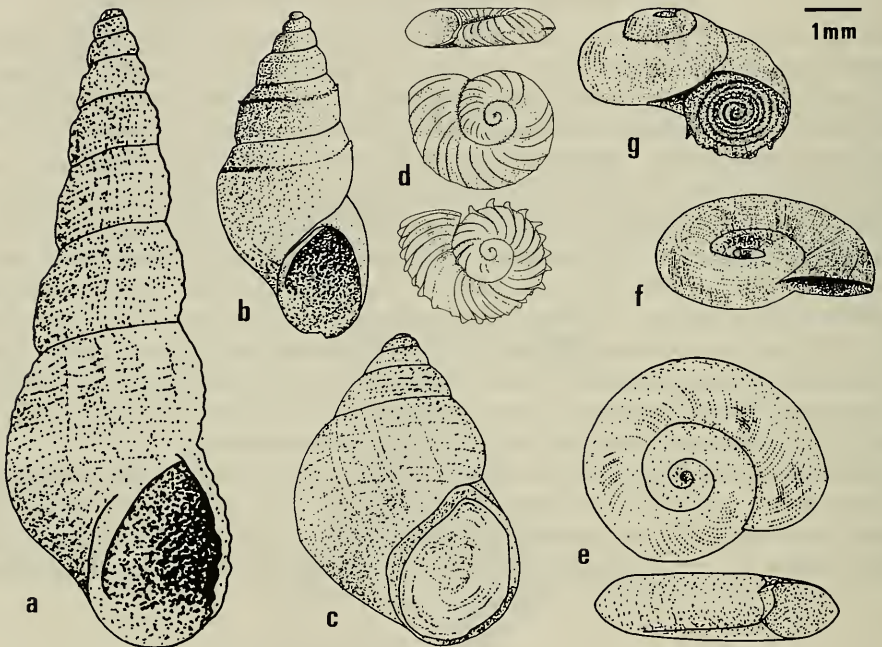


Abb. 11. Habitus der in Laborexperimenten verwendeten und häufig genannten Spezies (vgl. Tab. 1): Melaniidae: a) *Melania tuberculata*; Hydrobiidae: b) *Potamopyrgus jenkinsi* (gekielte Form); Bithyniidae: c) *Bithynia tentaculata*; Planorbidae: d) *Gyraulus (Armiger) crista*, e) *Gyraulus chinensis*, f) *Gyraulus albus*; Valvatidae: g) *Valvata piscinalis*; (d,e: aus MEIER-BROOK 1984, verändert; alle anderen: original).

Tab. 1. Herkunft der in den Züchtungsexperimenten 1 bis 10 verwendeten Populationen von Süßwassergastropoden.

Spezies	Familie	Herkunft		Versuche	Abb.
		Ort	Datum		
<i>Melanoides tuberculata</i>	Melaniidae	Aquarium	17.03.86	1,2,8	a
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>	Hydrobiidae	Bodensee	03.12.85	4,5,6,7	b
<i>Gyraulus chinensis</i>	Planorbidae	Holland	ca. 1976	9	e
<i>Gyraulus albus</i>	Planorbidae	Bad Urach	11.05.86	10	f
<i>Valvata piscinalis</i>	Valvatidae	Alpsee 4	01.11.86	3	g

3.2. Fundpunkte

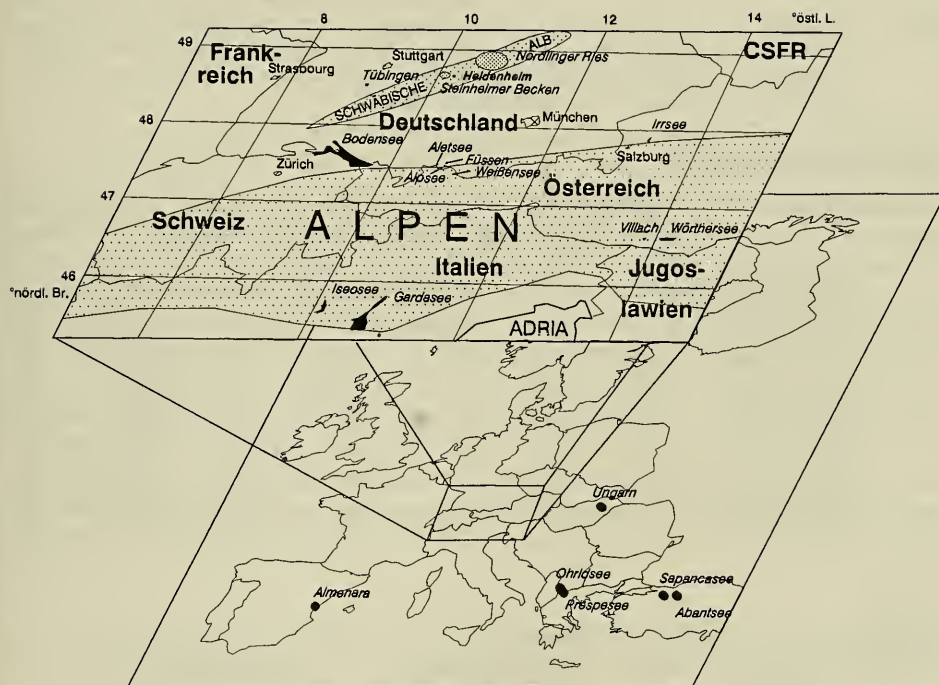


Abb. 12. Geographische Lage der in der Untersuchung erwähnten Fundorte von Gastropoden in eigener Aufsammlung (vgl. Tab. 2).

Tab. 2. Exkursionen zur Sammlung von Gastropoden-Populationen, Schalenmaterial und ökologischen Daten mit Spezifizierung der Fundorte.

Nr.	Exkursion	Datum	Fundort	Ort in der Umgebung	Geographische	
					Breite [°.]	Länge [°.]
1	Steinheim 1	27.11.81	Steinheim	Heidenheim	48.41 N	10.09 E
2a	Ohrid 1	06.08.82	Ohridsee	Ohrid	41.07 N	20.48 E
2b	"	"	Preस्पasee	Bitola	40.55 N	21.00 E
4	Weißensee	21.09.83	Weißensee	Ehrwald	47.24 N	10.55 E
5	Ungarn	08.08.84	Hortobagy	Debrecen	47.32 N	21.38 E
3	Ohrid 2	31.07.83	Therme	Villach	46.36 N	13.50 E
6a	Alpenseen	04.06.85	Iseosee	Lovere	45.49 N	10.04 E
6b	"	"	Gardasee	Salo	45.36 N	10.31 E
6c	"	"	Alpsee	Füssen	47.34 N	10.42 E
7	Wendelsheim 1	05.11.85	Steinbruch	Rottenburg	48.28 N	8.56 E
8	Hirschau	15.11.85	Hirschau	Tübingen	48.32 N	9.03 E
9	Bodensee 1	03.12.85	Bodensee	Konstanz	48.40 N	9.11 E
10	"Wilhelma"	17.03.86	Aquarium/Zoo	Stuttgart	48.46 N	9.11 E
11	Kärnten	15.04.86	Wörthersee	Klagenfurt	46.38 N	14.18 E
12	Bad Urach	11.05.86	Gartenteich	Bad Urach	48.29 N	9.25 E
13	Salzkammergut	07.08.86	Irrsee	Salzburg	47.48 N	13.02 E
14	Wendelsheim 7	30.09.86	Märchensee	Rottenburg	48.28 N	8.56 E
15	Alpsee 4	01.11.86	Alpsee	Füssen	47.34 N	10.42 E
16a	Ohrid 3/Türkei	19.08.87	Sapancasee	Adapazari	40.46 N	30.24 E
16b	"	"	Abantsee	Bolu	40.44 N	31.37 E

3.3. Parameter

Tab. 3. Übersicht zur Ausführung der Züchtungsexperimente mit Angabe der jeweiligen Variablen und Auswertungsparameter. In den Versuchen 4 bis 11 wurden Populationen der jeweiligen Spezies unter Zugabe verschiedener Salze zu einem „Standard“-Wasser kultiviert (Versuchsreihen I bis IV).

Züchtungsexperimente

Versuch Nr.	Spezies	Variable	Auswertung	Ionenkomb.	Sedi-ment	Individ. pro Beh.	Futter	Dauer Tage
1	<i>Melanooides tub.</i>	A	a,(b)	Standard	4 Arten	12	Trocken	181
2	<i>Melanooides tub.</i>	A	a,b,c	Standard	2 Arten	40	Trocken	235
3	<i>Valvata pisc.</i>		c	Standard	ja	4-6	Trocken	666
4	<i>Potamop. jenk.</i>	B,C,D	a,(b),d	I	nein	3	Laub	139
9	<i>Gyraulus chin.</i>	B,C,D	a,b,c,d	I	nein	3	Salat	188
11	<i>Bithynia tent.</i>	B,C,D	(d)	I	nein	2-4	Laub/Tr.	113
10	<i>Gyraulus alb.</i>	B,C,D	a,(b),d	I	ja	10	Laub	338
8	<i>Melanooides tub.</i>	B,C	b,c	II	ja	10	Trocken	235
5	<i>Potamop. jenk.</i>	B,C	a,(b),d	II	ja	5	Laub/Tr.	234
6	<i>Potamop. jenk.</i>	D	a,(b),d	III	ja	5	Trocken	331
7	<i>Potamop. jenk.</i>	E	d	IV	ja	15,30,90	Trocken	56

Legende

Variable	
A	Sediment
B	Temperatur
C	Ionenart
D	Ionenkonzentration
E	Populationsdichte
F	Population

Auswertung	
a	Anzahl
b	Größe
c	Schalendicke
d	Skulptur

Ionenkombination [mmol/l] bzw. [%]	Versuchsreihe			
	I	II	III	IV
Meersalz	nein	0,3 %	nein	nein
NaCl	32	4	0,8...128	32
MgCl ₂	nein	4	nein	nein
CaCl ₂	nein	4	nein	nein
MgSO ₄	4	4	nein	nein
MgSO ₄	8	nein	nein	nein
MgSO ₄	16	nein	nein	nein
CaSO ₄	4	4	nein	nein
Na ₂ SO ₄	nein	4	nein	nein
NaHCO ₃	4	4	nein	nein
Temperatur	20/27°C	20/27°C	nein	nein

3.3.1. Entwicklung der Zuchtmethoden

3.3.1.1. Einleitung

Wasserschnecken sind zwar im allgemeinen in einem großen, naturnah eingerichteten und bereits veralgten Aquarium leicht zu kultivieren. Die hier notwendigen Versuchsanforderungen wirken jedoch einschränkend. Die interspezifische und monofaktorielle Analyse hydrologischer Parameter scheitert daran, daß keine einheitlichen Umweltbedingungen bezüglich anderer Faktoren, wie Sediment, Bepflanzung, Biozönose und vor allem in der Ernährung geschaffen werden können. Gleiche Bedingungen würden den Ansprüchen der verschiedenen Arten in verschiedenem Maß gerecht und damit das Untersuchungsergebnis stärker beeinflussen als die Variable. Unter einfachen und gut kontrollierbaren Umständen, wie einheitliche Behälter, Belüftung und Beleuchtung, Standardwasser und Trockenfutter sind die

meisten Arten gar nicht am Leben zu erhalten. Zumindest der Bodengrund muß aus einer Schicht belebten Schlammes bestehen.

3.3.1.2. Sediment

Versuch 1

Es wurden Versuche zur Wahl des geeigneten Bodengrundes mit *Melanoides tuberculata* durchgeführt. In Wannen von 12 l Inhalt wurde eine 2,5 cm dicke Schicht aus natürlichem Seesediment (Bodenseeufer), Kalksand oder Kalksilt ausgebracht, sowie ein Gefäß ohne Sediment. Der natürliche Schlamm wurde mit wenig Wasser durch ein 1 mm Sieb gedrückt bzw. geschlämmt, um homogene Substanz zu gewinnen und eventuell molluscivore Organismen wie Insektenlarven oder Egel (Hirudinea) zu entfernen. Durch Erhitzen abgetöteter Schlamm brachte keinen guten Zuchterfolg mit Schnecken. In jeden der 4 Behälter wurden 12 etwa gleich große, adulte Individuen von *Melanoides tuberculata* gesetzt. Gefüttert wurde mit Zierfisch-Trockenfutter und getrocknetem Ulmenlaub. Nach 181 Tagen wurde geschlämmt und ausgezählt (Tab. 4).

Nach Zahl und Größe der Nachkommen war der natürliche, lebende Schlamm das geeignetste Substrat. Die anderen, zunächst sterilen Substrate blieben weniger erfolgreich. Im sedimentfreien Becken waren die Stamtiere und $\frac{3}{4}$ der Jungtiere sogar gestorben.

Tab. 4. Entwicklung einer Population von je 12 Individuen von *Melanoides tuberculata* auf vier verschiedenen Arten von Sediment nach ca. 6 Monaten.

Individuenzahl <i>M. tuberculata</i>	Sedimentart							
	Naturschlamm		Kalksilt		Kalksand		ohne Sediment	
	lebend	tot	lebend	tot	lebend	tot	lebend	tot
Schalenhöhe								
> 20 mm	12	0	12	0	11	1	1	10
10 – 20 mm	35	0	5	6	8	2	0	1
< 10 mm	230	6	156	6	66	10	36	93

Versuch 2

Um die Unterschiede zwischen Sand und Silt weiter zu differenzieren wurden aus dem Nachwuchs des Beckens mit natürlichem Schlamm die 80 größten Tiere ausgelesen und je die Hälfte in ein neues Becken mit Sand und in eines mit Silt gebracht. Nach 235 Tagen wurde wieder geschlämmt und ausgezählt. Die 40 Tiere des Kalksiltbeckens waren geschlechtsreif geworden und eine weitere Generation von 98 Jungtieren war vorhanden. Im anderen Becken mit Kalksand waren nur die 40 Stamtiere herangewachsen. Nun wurden die Gehäuse der beiden Populationen nach dem Entfernen der Weichteile individuell gewogen und gemessen und die beiden Größen als relatives Schalengewicht in Abb. 13 korreliert. Das Ergebnis zeigt die Größenunterschiede der Populationen deutlich.

Aus den Vorversuchen zur Züchtung von *Melanoides tuberculata* wurde die Konsequenz gezogen, mit einer Sedimentschicht gleicher Konsistenz zu arbeiten und für alle Arten den für *Melanoides tuberculata* optimalen, kalkreichen, belebten Naturschlamm zu verwenden. Für alle sogenannten Detritusfresser ist das Bodensediment für die Kultivierung von entscheidender Bedeutung. Für Arten, die sich anders ernähren ist es zumindest nicht schädlich.

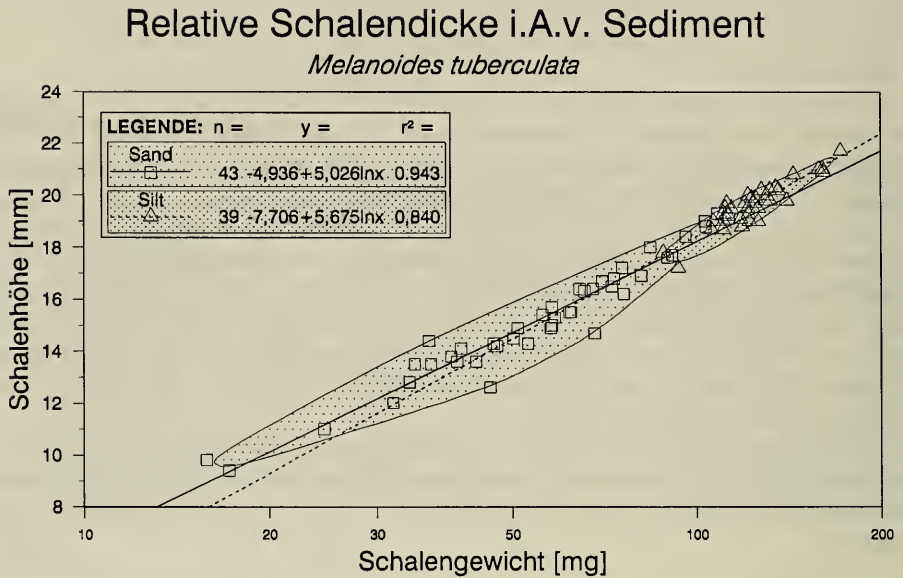


Abb. 13. Eine Züchtung von *Melanoïdes tuberculata* in Aquarien mit vor allem in der Korngröße verschiedenem Sediment erbrachte keine Unterschiede bezüglich der Schalendicke. Jedoch zeigten sich Unterschiede der absoluten Größe mit deutlich rascherem Wachstum der Population in feinerem Sediment (Silt).

3.3.1.3. Futter

Die von Mollusken effektiv verwertete Nahrung kann gegenüber dem Anteil und der Zusammensetzung der ingestierten Substanz stark differieren. *Gyraulus chinensis* ist einfach mit frischen Blättern des Kopfsalates (*Lactuca sativa*) zu ernähren. Bei *Gyraulus albus* waren getrocknete Blätter der Ulme (*Ulmus carpinifolia*) erfolgreich. Sie entwickeln eine reiche Mikroflora (KAUSHIK & HYNES 1971). Die Gyraulen des Ohridsees wurden einer eingehenden ökologischen und auch anatomischen Untersuchung unterzogen (GORTHNER 1984 b). Sie erwiesen sich als „Detritusfresser“. Algenzellen blieben jedoch nach Passieren des Verdauungstraktes intakt. Wahrscheinlich sind hier wie anderswo Bakterien eine verwertbare Nahrungsquelle (RODINA 1948; RODINA 1963). Auch *Gyraulus chinensis* frisst eher den faulenden Rand als die frischen Zellen des Kopfsalates. Eingebrahtes pflanzliches „Futter“ mag daher nur als Substrat für die eigentlich von den Schnecken zu verdauenden Destruenten unter den Mikroorganismen dienen. Eine kontrollierte Fütterung mit Bakterien ist bei Aquarientieren nicht möglich. Eine Befriedigung solcher Nahrungsansprüche gelingt, wenn Aquarienbehälter ein geeignetes Milieu und Substrat für selbständiges Wachstum von benötigten Algen und Bakterien liefern. Dies kann jedoch nicht in jeder Versuchsreihe identisch reproduziert werden und die Vorlaufphase bis zur Annäherung an ein biologisches Gleichgewicht des Mini-Ökosystems

– wenn überhaupt erreichbar – kann aus Zeitgründen nicht eingehalten werden. Diese Sekundär-Ernährung kann indirekt über die Zugabe u. a. von Zellulose, Protein und Mineralstoffen in Form von Ulmenlaub oder Aquarienfisch-Trockenfutter erzielt werden. Die Dosis ist das entscheidende Problem, da Fäulnis vermieden werden muß. In den belüfteten und beleuchteten Gefäßen mit Sediment und Mikrofauna ist eine gewisse Pufferung und die rasche Umsetzung der Futterzugabe gewährleistet. Wenn möglich wurde die Trockenfütterung bevorzugt. Die Futtergabe erfolgte einmal pro Woche.

3.3.1.4. Gefäße, Belüftung, Beleuchtung, Temperatur

Zunächst wurden *Drosophila*-Becher mit einem Volumen von 100 cm³, welche billig und robust sind, mit Wasser gefüllt. Darin kann man einige Individuen der kleineren Arten halten und zur Fortpflanzung bringen. Die Tragfähigkeit und vor allem ökologische Stabilität des Lebensraumes ist eng begrenzt. Die Bewertung der Fortpflanzungs- und Wachstumsdynamik wurde deshalb in 1-Liter-Einweckgläsern durchgeführt. Die Stammpopulationen wurden in Aquarien mit 5–30 l Inhalt gehalten.

Die Gefäße wurden zum Schutz vor Verdunstung und Spritzwasser mit Plexiglasdeckeln versehen, die eine Bohrung für die Zuführung einer Glaspipette hatten und eine zweite zur Futterzugabe. Über einen Hahn wurde jeweils die aus einem Schlauchsystem von einer Membranpumpe herangeführte Luft mit 5–10 Blasen pro Sekunde durch die Pipetten geblasen. Es wurde permanent belüftet.

Die Versuchsanlage wurde im zwölfstündigen Licht-Dunkel-Wechsel mit Röhren beleuchtet (Normal- und Rot-Ton/Grolux).

Die Versuche wurden in einem Kellerraum ausgeführt, in dem eine Temperaturkonstanz von 20 °C ± 0,5 °C kurzzeitig auch ± 1 °C gehalten werden konnte. Die Versuche mit erhöhter Temperatur von 27 °C wurden in mit Thermostat beheiztem Wasserbad der Gefäße durchgeführt.

3.3.1.5. Wasser und Ionen

In Vorversuchen mit synthetisch hergestelltem „Standard-Süßwasser“ wurde eine negative Beeinträchtigung des Populationswachstums von *Gyraulus* gegenüber Kontrollgruppen in Behältern mit Leitungswasser festgestellt. Für die Hälterung der Tiere sowie für alle Versuche wurde daher das zur Verfügung stehende Leitungswasser bei einer Temperatur von 20°C als „Standard“ verwendet. Es entstammt dem Bodensee und hat den Vorteil einer genau bekannten hydrochemischen Zusammensetzung mit Standardabweichung der monatlichen Messungen vom Jahresmittelwert (1984):

Abdampfrückstand 192 ± 12 mg/l; Kalzium 50,9 ± 0,8 mg/l; Magnesium 7,4 ± 0,3 mg/l; Natrium 4,3 ± 0,06 mg/l; Chlorid 5,3 ± 0,1 mg/l; Sulfat 32,4 ± 2,2 mg/l.

In den Versuchen 4 bis 11 wurden bestimmte Salze dem Standardwasser zugegeben (Tab. 3). Die Gesamt-Ionenkonzentration ist also um den jeweiligen Ionengehalt des Standardwassers höher als in den Versuchsbeschreibungen angegeben. Nur der Anteil von Calcium, das hier aber von geringerem Interesse ist, erhöht sich dabei wesentlich, d. h. um ca. 30 % bei Zugaben von 4 mmol/l CaSO₄. Bei den anderen Ionen beträgt die Abweichung bei einer Konzentrationserhöhung um 4 mmol/l in Versuchsreihe II nur 4–8 %, für Natrium und Chlorid mit 32 mmol/l in Reihe IV

sogar weniger als 1 %. Mit Hilfe von Meersalz wurde Brackwasser mit 0,3 % Salzgehalt hergestellt, um die Wirkung einer natürlich und häufig auftretenden Ionenkombination auf die Versuchstiere zu testen.

In den Versuchen zur Auswirkung des Ionengehalts des Wassers auf die Skulpturbildung der Gastropodenschalen wurde die Angabe als Konzentration [mmol/l] gegenüber dem absoluten Gewicht [mg/l] der Ionenzugabe bevorzugt, weil erstere physiologisch aussagekräftiger ist und beabsichtigt wurde, gleiche Konzentrationen verschiedener Ionen zu vergleichen.

3.3.2. Gehäusegröße und Schalendicke

Die Größe von Schneckengehäusen wird i. a. als Angabe der Höhe (H) und der Breite (B) ausgedrückt. Intraspezifisch besser vergleichbar ist hingegen eine auf das Gehäusevolumen bezogene Größe. Diese ist jedoch nur sehr aufwendig zu ermitteln (RAUP 1966; RAUP & GRAUS 1972). Ein univariater, volumenbezogener Größenindex wird von POLLARD (1975) bestimmt durch $(H \times B)^{1/2}$, ein Verfahren, das auch in vorliegender Arbeit in Kap. 5.1.2 und 5.3.1 angewendet wurde. Ähnliche Probleme ergeben sich für eine Quantifizierung der Schalendicke (Gehäuse-Wandstärke). Sie ist erstens nicht direkt meßbar und muß zweitens auf die Größe des Gehäuses bezogen werden. Eine relative Schalendicke könnte ideal aus dem Quotienten von Schalenvolumen und Gehäuse-Innenvolumen errechnet werden (GRAUS 1974). Das Schalenvolumen kann durch das leicht ermittelbare Gewicht des leeren Gehäuses unter Annahme konstanter spezifischer Dichte errechnet werden. Für fossile, sedimentgefüllte Gehäuse ist jedoch keine Gewichtsbestimmung derart möglich. In vorliegender Arbeit wurde daher zur Ermittlung der relativen Schalendicke fossiler Spezies aus medianen Gehäusequerschliffen nach Einbettung in Kunstharz unter Verwendung eines Bildverarbeitungssystems (IBAS) die Querschnittsfläche sowie die Innenfläche bestimmt. Die Schalendicke ist die Differenz der Querschnittsfläche und der Innenfläche. Die relative Schalendicke wurde als Quotient aus Schalendicke und Innenfläche berechnet (Kap. 4.2.5). Die relative Schalendicke von Rezentmaterial war in den Untersuchungen nur im intraspezifischen Vergleich von Interesse. Bei vorausgesetzter ähnlicher Schalenform innerhalb der Spezies konnte deshalb die Gehäusegröße als einfaches Längenmaß (Gehäusebreite) dargestellt werden. Das Schalen­gewicht wurde an getrockneten, leeren Gehäusen bestimmt (Kap. 4.2).

3.3.3. Nomenklatur

Die Bedeutungen einiger conchologischer Begriffe bedürfen einer vorausgehenden Erklärung, obwohl die konsequente Systematisierung der Nomenklatur hier nicht durchgeführt wurde.

„Schale“, entsprechend dem englischen „shell“, wird als Oberbegriff für Schalen von Muscheln und Gehäusen von Schnecken verwendet, wie es mit dem Begriff „Mollusken-Schale“ schon geläufig ist.

„Skulptur“ im weiteren Sinne umfaßt alle Ornamentierungen bzw. Musterbildungen der Schale. Diese reichen von der Pigmentierung, Periostracal- und (Kalk-) Schalensulptur bis zur Querschnittsform der Gewinde bzw. Apertur. Die externe Oberfläche der Kalkschale ist Träger der Skulptur im engeren Sinne und besonders wichtig als fossilisierbarer Informationsträger. Zwischen Pigmentierung und Quer-

schnittsform liegt der Übergang von zwei- zu dreidimensionaler Musterbildung. Es existiert eine Hierarchie der Formen (und Begriffe), auch in phylogenetischer Hinsicht bei Entwicklungstrends der Gastropodengehäuse. Gehäuseform-Parameter als höchste Beschreibungsebene werden in vorliegender Arbeit nur beiläufig untersucht, z. B. bei skulptur-entwicklungsbedingter Loslösung der Gewinde (Skalarität) und Erhöhung der Windungsspirale. Ebenso spielt hier der materielle Aspekt der Schale (Struktur, Textur, Substanz) eine im wahrsten Sinne des Wortes untergeordnete Rolle.

Die häufigsten Skulpturerscheinungen können entsprechend ihrer Orientierung auf dem Gehäuse und in Bezug zum Bildungsvorgang in kommarginale und longitudinale Elemente eingeteilt werden. Kommarginal heißt, parallel zur Mündung und damit in zeitlicher (Wachstums-) Rhythmik angeordnet. Longitudinal bedeutet längs der Windungen (spiralförmig) und damit senkrecht zu kommarginalen Elementen orientiert. Die Mündung oder Apertur des Gehäuses ist der Ort der Schalenbildung, d. h. es liegt marginales Wachstum vor.

Die Elemente der unterschiedlichen Skulpturtypen werden umgangssprachlich mit einer Fülle von Namen charakterisiert, deren Vereinheitlichung nicht möglich ist, weil es auf die absolute Größe (Haar oder Dorn), auf die Orientierung (Leiste oder Rippe) oder auf die Formverhältnisse (Leiste oder Kiel) ankommt. Alle Übergänge sind möglich. Eine definitive Abgrenzung erscheint daher wenig sinnvoll.

4. Bau von Gastropodenschalen

4.1. Bildung der Schale durch den Weichkörper

Von den Fragen nach den Ursachen von Musterbildung auf Gastropodengehäusen soll die „causa materialis“ am Anfang stehen. Diese Betrachtung nimmt sich folglich des „bautechnischen Aspekts“ der Konstruktionsmorphologie an.

Bei der Bildung der Schale durch den Weichkörper nehmen bestimmte Stoffe bestimmte Formen an. Der Ort dieser Bauprozesse ist bei conchiferen Mollusken der Mantel (Pallium). Am Mantelrand wird die äußerste Schalenschicht, das Periostracum, abgeschieden (Abb. 14). Es besteht aus organischem Material, dem Conchin aus chinongegerbten Proteiden. Die eigentliche Schale wird nachfolgend zwischen Mantelepithel und Periostracum, das als Kristallisationsmatrix dient, im sogenannten Extrapallialraum gebildet. Sie besteht bei rezenten Mollusken aus ungefähr 90 % anorganischer Substanz, überwiegend CaCO_3 , das meist als Calcit oder Aragonit, bei Süßwasserschnecken vor allem letzteres, kristallisiert. Direkt unter dem Periostracum können Pigmenteinlagerungen in der Musterkalkschicht erfolgen. Die Bildung von Periostracum und Musterkalkschicht erfolgt marginal, die Abscheidung der übrigen Schalensubstanzen hingegen flächenhaft. Die formbildenden Prozesse der Skulptur- und Pigmentbildung gehen also aus einer eindimensionalen, im allgemeinen in sich geschlossenen Linie hervor und bilden chronologisch in Folge des Wachstums des Tieres ein zweidimensionales Muster im Raum.

Der Mantelrand hat demnach eine zentrale Bedeutung für die Musterbildung und ist Bindeglied zwischen lebendem Tier (Malacozone) und toter Schale (Concha). An der Übergangszone zwischen so unterschiedlich gebauten Körperkompartimenten eines Individuums, wie den Weichteilen gegenüber dem Exoskelett, teilen sich die Arbeitsmethoden und Interessen der Erforscher in Malakozoologen und Conchylio-

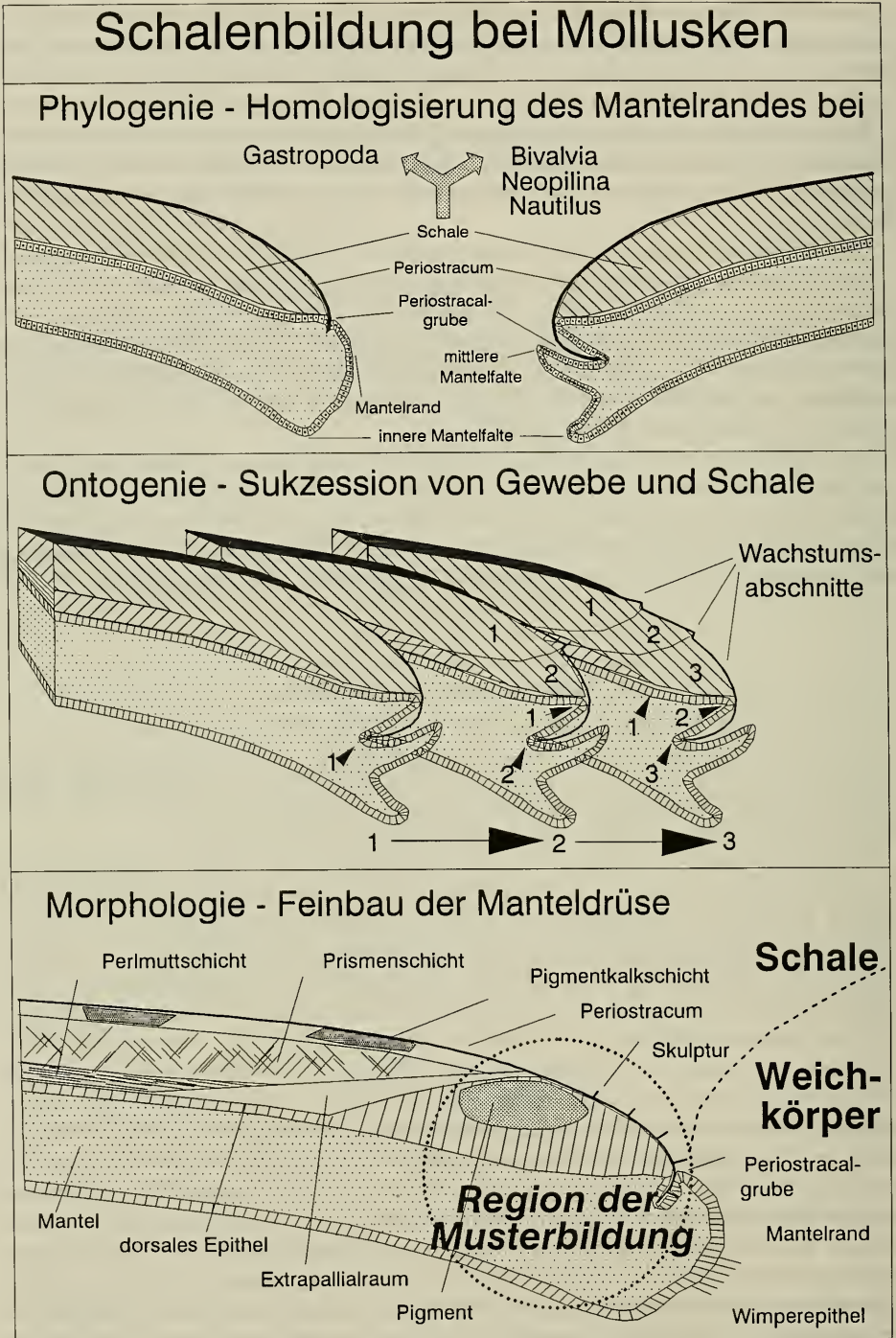


Abb. 14. Biologische Grundlagen zur Schalenbildung bei Mollusken. Oben: nach STASEK (1973); unten: nach BECKER (1949) u. a.

logen, scheiden sich letztlich auch die Geister von Biologen und Paläontologen. Damit wird die Darstellung des Übergangs zur interdisziplinären Aufgabe.

Evolution und vergleichende Morphologie des Mantelrandes der Mollusken wurden von STASEK & WILLIAMS (1973) dargestellt. Teile des Mantelrandes lassen sich homologisieren (Abb. 14). Eine ausgeprägte Unterteilung des Mantelrandes in eine innere, mittlere und äußere Falte, wie bei *Nautilus*, *Neopilina* und Muscheln, existiert bei Gastropoden im allgemeinen nicht. Jedoch erfolgt die Bildung des Periostracums in einer mehr oder weniger tiefen Grube, die die Lage zwischen äußerer und mittlerer Mantelrandfalte anzeigt (Abb. 14). Das Gewebe ist hier dicht mit muskulären, sensorischen und exkretorischen Zellen ausgestattet (vgl. SALEUDDIN 1979). Eine Feinpositionierung erfolgt durch Aktivität von Myofibrillen.

Durch Falten- oder periodische Taschenbildung der Periostracalgrube und des umgebenden Gewebes können Formen des Periostracums wie Leisten und Haare entstehen. KAISER (1966) stellte in mikroskopischen Untersuchungen die histologischen und morphologischen Verhältnisse und Veränderung bei der Haarbildung einer terrestrischen Gastropodenart (*Trichia hispida*) im Zusammenhang von Gewebe und Schale dar.

Im Fall von Pigmentmusterbildung untersuchte BECKER (1949) die Mantelrand-Schalen-Relation bei *Theodoxus fluviatilis* und *Dreissena polymorpha*. Er gibt Beispiele für Modifikationen wie Einfluß der Salinität auf Musterbildung bei *Theodoxus*. Bei der Muschel *Dreissena polymorpha* sind asymmetrische Periodenverschiebungen zwischen rechter und linker Klappe möglich. In Position der Siphos ist die Periodenlänge oft deutlich größer, was im typisch gezackten Streifenmuster an dieser Mantelrandposition von *Dreissena polymorpha* leicht erkennbar wird.

Auf der Suche nach Gesetzmäßigkeiten der Musterbildung muß nun an dieser Stelle zwischen Pigmentmustern und Skulpturen unterschieden werden.

Pigmentmuster wurden von WADDINGTON & COWE (1969), MEINHARDT (1984), MEINHARDT & KLINGLER (1985, 1987), VINCENT (1986) und ERMENTROUT et al. (1986) am Computer simuliert. In der Annahme, daß der Programmierung des Rechners ein auch in der Natur bei der Schalenornamentbildung verwirklichtes physiologisches Prinzip zugrunde liegt, wurden zwei verschiedene Modelle vorgeschlagen. MEINHARDT (1984) geht von einer Aktivator-Inhibitor-Kinetik mit refraktären Phasen aus. Die hierzu notwendige Stoffdiffusion muß über nächst benachbarte Zellen erfolgen. ERMENTROUT et al. (1986) hingegen nehmen neurale Aktivitäten an, die auch eine rasche Wirkung über längere Distanz zulassen würden. Diese Modelle können mit wenigen Parametern in einfachen Differentialgleichungen eine Vielzahl sehr komplexer Pigmentmuster erzeugen. Die einfache Form und das große Erklärungspotential der Modelle sprechen für sich. Die Stabilität der Musterbildung durch Selbstorganisation mit Regenerationsmöglichkeiten bei Beschädigung ist unter bautechnischem Aspekt sehr effizient und daher in der Evolution von Mollusken ein wahrscheinlich eingeschlagener, vorteilhafter Weg, um nach dem Ökonomieprinzip mit geringem Aufwand bei größter Flexibilität maximale Wirkung zu erzielen.

Skulpturmuster sind mit den Formeln zur Pigmentmustersimulation nicht in jedem Fall generierbar. Die elementaren Formen der kommarginalen, longitudinalen und divarikaten Muster sind beiden Ornamentierungstypen gemeinsam. Pigmentmuster zeigen jedoch eine Komplexität an Varianten, wie sie von Skulpturen nicht verwirklicht sind. Andererseits gibt es bei Skulpturmustern eine hierarchische Ordnung (Abb. 15), wie sie bei Pigmenten nicht beschrieben worden ist.

Über den bautechnischen Vorgang bei der Skulpturbildung ist bis heute wenig bekannt. Bei Vivipariden waren Mantelrandtentakel schon von LEYDIG (1876) beschrieben worden. Daß diese Weichteilformen bei *Viviparus* mit Haarreihen des Periostracums der Schale in Zahl und Position korrespondieren, stellten ANNANDALE & SEWELL (1921) dar. Er bemerkte allerdings auch, daß von späteren Autoren die Tentakel nicht wiedergegeben wurden und daß dies wohl an der Schwierigkeit der Präservierung und Präparation liegt: Der Malakozoologe wirft das Tier als Ganzes in das Konservierungsmittel, was zur Schrumpfung, Deformation und Dislokation des Mantelrandgewebes führt und entfernt dann die Schale vor der anatomischen Untersuchung. Der Conchyliologe bewahrt ohnehin nur die Schale auf. Die besten Möglichkeiten bieten in vivo Beobachtungen. So wurden von COOK (1949) sowohl die Tentakel als auch die Periostracalhaare eines juvenilen Tieres dargestellt, jedoch hatte sich der Mantelrand lateral verschoben (Abb. 56 a). Der kausale Zusammenhang ist aber unzweifelhaft. Als weiteres Indiz dafür wurde von COOK (1949) und ANNANDALE & SEWELL (1921) festgestellt, daß Tentakel und Haare nur bei juvenilen Tieren vorhanden sind und beide parallel und allmählich im Laufe des Wachstums verschwinden. ANNANDALE & SEWELL (1921) untersuchten mehrere ostasiatische Vivipariden mit komplexerer Skulptur der Embryonalschale. Dabei treten mehrere Größenklassen von Periostracalhaaren auf. Diese Hierarchie existiert bereits in den Tentakeln des Mantelrandes, so bei *Viviparus bengalensis* (ANNANDALE & SEWELL 1921: 248) (siehe Abb. 15).

In den Größenverhältnissen wird intuitiv eine Symmetrie und harmonische Gliederung wahrnehmbar. In Abbildungen entsprechender Detailtreue und Wahrnehmung des Zeichners bei anderen Spezies, wie z. B. bei *Patella vulgata* in FRETTER & GRAHAM (1962) (siehe Abb. 15) ist dasselbe Muster vorhanden. Die längsten Tentakel korrespondieren mit longitudinalen Rippen der Schale. Auch *Murex pecten* (siehe Kap. 4.4.1.5) trägt in vielfacher Weise diese Symmetrie in Rippen und Dornen (Taf. 10). Drei Beispiele aus so entfernt verwandten Familien wie Viviparidae, Patelidae und Muricidae beweisen die Universalität der Bildungsgesetze kommarginaler Ornamente bei Gastropoden.

Die Regel läßt sich etwa so in Worte fassen: Die Bildung von Tentakeln und Schalenornamenten ist von der Position und gegenseitigen Distanz aktiver Zentren im Mantelrand abhängig. Aktive Positionen hemmen ihre Umgebung. Im Lauf des Wachstums der Schale werden die Distanzen der aktiven Positionen vergrößert. Mit gewisser absoluter Entfernung entstehen interkalar neue, schwächere Aktivitätszentren. Eine dritte Ordnung tritt auf, sobald die Hemmung zwischen Formbildungen der zweiten Ordnung und deren beiden Nachbarn der ersten Ordnung ebenfalls das Minimum unterschritten hat. So entsteht eine weitere Zwischenschaltung gleichzeitig in allen Zwischenräumen, die spiegelsymmetrisch äquivalent sind. Ab der 4. Ordnung werden Fallunterscheidungen unterschiedlicher Lateralverhältnisse nötig.

Diese Formbildung hat die isochrone Wirkung positionaler Aktivitätszentren zur Bedingung. Deshalb kommt sie zwischen peristomatischen, longitudinalen Skulpturen zum tragen, während diachrone, kommarginale Periodik in Rippen und Varices eine nicht-hierarchische, einfache Struktur besitzt. Dies kann beginnen bei sogenannten Wachstumsrippen, die eine Tagesperiodik anzeigen (CLARK 1968) oder von Umwelteinflüssen im Tageslauf geprägt sein können, wie dem Schalenverschluß bei Bivalviern mit folgender anaerober Atmung und pH-Stabilisierung durch Lösung von Schalenkalk (GORDON & CARRIKER 1978). Größere Varices mariner Gastro-

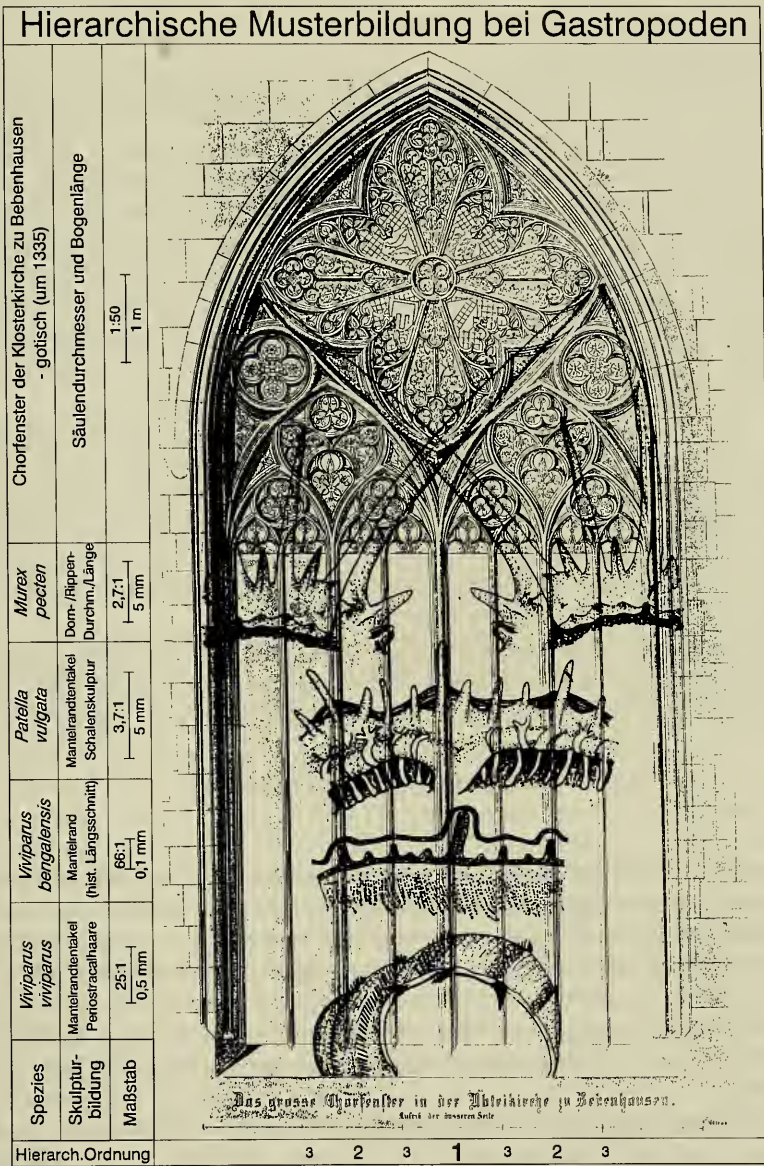


Abb. 15. Skulpturbildung erfolgt bei Gastropoden oft in einem hierarchischen Ordnungsmuster. Dies manifestiert sich sowohl in den schalenbildenden Weichteilen am Mantelrand als auch in der Schalensulptur in Haaren, Rippen und Dornen. Die größeren Strukturen bedingen kleinere benachbarte Objekte bei relativer Äquidistanz. Es entsteht eine fraktale Symmetrie. Dieses Bauprinzip findet sich auch in einer gotischen Bogenkonstruktion wieder. *V. viviparus*: nach COOK (1949); *V. bengalensis*: nach ANNANDALE (1921); *Patella vulgata*: nach FRETTER & GRAHAM (1962); umgezeichnet. *Murex pecten*: rechts, original; links gespiegelt. Kirchenfenster: gez. von WOLFF & LEIBNITZ, Reproduktion, Landesdenkmalamt Tübingen.

poden werden im Abstand von Wochen anscheinend ohne direkte äußere Zeitgeber gebildet (MACKENZIE 1960).

Der wesentliche Unterschied zwischen den Bildungsgesetzen für Pigment- und Skulpturmuster liegt wahrscheinlich im unterschiedlichen Stoff- und Energieaufwand. Pigmente sind eine geringe materielle Investition mit starker optischer Wirkung. Skulpturen sind, je nach Größe, mit tiefgreifenden substantiellen Umbildungen des Mantelrandes verbunden. Größere Dornen können nur von längeren Mantelrandtentakeln erzeugt werden. Die Versorgung dieses Gewebes an sich erzeugt schon einen größeren Stoffumsatz. Außerdem ist die höhere Stoffabgabe in das größere Skulpturvolumen zu leisten. Diese Stoffwechselbedingungen sind im Organismus abhängig von Positionen, Abständen und der Sekretionsleistung skulpturbildender Zentren. Nur bei substantiell geringfügigen Skulpturen könnten die Bildungsmechanismen denen der Pigmentmuster entsprechen.

Dieses Gesetz der Musterbildung bewirkt eine Annäherung der Ornamentierungssymmetrie an die Selbstähnlichkeit der logarithmischen Spirale, die dem Gewinde der Molluskenschalen zugrunde liegt. Die einfache Harmonisierung hierarchischer Strukturen läßt sich auch in der Kunst und Architektur wiederfinden. Bei dem gotischen Kirchenfenster zum Beispiel (Abb. 15), dessen Bogen hierarchisch zerteilt wird, prägen sich bei ökonomischer Materialverwendung die Stabilitätsanforderungen der tragenden Säulen in deren Dicke aus.

Das gleiche Prinzip ergibt bei der Optimierung der Wachstumsprozesse komplexerer Schalenskulptur dasselbe Muster. Weshalb dieses Muster so aussieht und nicht anders, ergibt sich „von selbst“ im Laufe der Phylogenese und Ontogenese.

4.2. Dicke der Schale

4.2.1. Einleitung

Die Schalendicke ist neben der Gehäuseform ein wesentlicher Faktor bei der Diskussion der Funktionalität von Schalenskulpturen. Sie soll in dieser Untersuchung dem eigentlichen Thema Skulptur vorausgeschickt werden, weil Schalendicke eine Frage nach Substanz und Menge ist, damit dem hierarchisch untergeordneten Strukturproblem der Schale näher steht und primär nicht zur Musterbildung beiträgt. Eine erhöhte Wandstärke setzt eine größere Verfügbarkeit und stärkere Aufnahme von Kalzium voraus und bedingt unter anderem eine mechanische Verstärkung gegen äußere Kräfte.

Erste Probleme ergeben sich bereits bei der Definition und Messung von Schalendicke. Einig sind sich verschiedene Autoren darin, daß eine direkte Messung der Wandstärke weder praktikabel noch sinnvoll ist. Statt dessen wird versucht, die Wandstärke indirekt über die Bestimmung von Gewicht und Größe der Schalen auszudrücken um so zu einem relativen Schalendicke-Index zu gelangen (siehe Kap. 3.3; FRANZ 1932; RENSCH 1932; POLLARD 1975; GRAUS 1974).

In vorliegender Arbeit wurde die relative Schalendicke bei Rezentmaterial ausgedrückt als Quotient zwischen Schalengewicht und Schalenbreite. Bei Fossilmaterial, an dem das Schalengewicht wegen Sedimentfüllung nicht exakt zu bestimmen ist, wurde aus Querschliffen der Quotient der Schalenquerschnittsfläche zur Innenfläche der Windung als Maß für die Wandstärke gebildet.

In der Literatur sind Angaben zur Schalendicke von Gastropoden zwar häufig zu finden, jedoch fast ausschließlich als Schätzwert über die Bruchfestigkeit oder Licht-

penetranz. Für eine vergleichende Interpretation sind diese qualitativen Angaben verschiedener Autoren kaum zu verwenden. Die faktischen Kenntnisse über Evolution, Genetik und ökologischen Bezug von Schalendicke bei Gastropoden sind daher sehr spärlich.

Für terrestrische Gastropoden zeigt die klassische Untersuchung von RENSCH (1932) Schalendicke neben anderen Gehäuseeigenschaften in einer weiträumigen Verteilung. Er stellte häufig erhöhte Schalendicke in wärmeren Gebieten fest, jedoch ist auch Einfluß der Feuchtigkeit der Habitate möglich. Eine genetische Determination der Schalendicke wird vermutet. POLLARD (1975) kommt für *Helix pomatia* ebenfalls zum Ergebnis einer wenigstens teilweise genetischen Festlegung von intraspezifischen Unterschieden der Schalendicke und fand relativ größere Wandstärke, die einen besseren Schutz vor Austrocknung ermöglicht, in Gebieten mit geringerem Niederschlag. Da der Faktor Verdunstung für den Wasserhaushalt von Gastropoden in aquatischem Milieu wegfällt, dort dagegen der Ionengehalt des Wassers von Einfluß sein kann, ist die Sachlage bei der Schalendicke von Wasserschnecken anders.

Für marine Mollusken bringt STRAUCH (1972) viele Beispiele für eine Temperaturabhängigkeit der Kalzifikation. Die Zahl und Vielfalt kalkabscheidender Organismen nimmt gegen die Pole und in der Tiefsee gegenüber dem tropischen Flachwasser ab. Auch die Schalendicke der Mollusken ist in der Regel in wärmerem Wasser größer. GRAUS (1974) bestätigt dies durch Ermittlung eines Kalzifikationsindex mit insgesamt 105 Spezies von 4 atlantischen Fundpunkten zwischen 17° und 42° nördlicher Breite. Zum Äquator hin steigt neben der Schalendicke auch der Skulpturierungsgrad an. Limnische und terrestrische Gastropoden haben generell einen sehr viel niedrigeren Kalzifikationsindex als alle marinen Populationen.

Für limnische Gastropoden gibt es derartig umfassende Untersuchungen nicht. Bei Vivipariden stellte FRANZ (1932) spezifische Unterschiede der Schalendicke quantitativ fest, die er für erblich bedingt hielt. Eine stärkere Schale fossiler und rezenter Arten kommt im Zusammenhang mit wärmerem Klima vor, während Tiefenpopulationen aus Seen dünnchaliger sind. ZHADIN (1952) hält die Dünnchaligkeit der Gastropoden des Baikalsees für eine Folge niedriger Wassertemperatur und nennt die dickschalige *Radix peregra geysericola* aus einer Thermalquelle als Gegenbeispiel.

Der Kalkreichtum in der Umgebung ist für terrestrische Gastropoden nach RENSCH (1932) nicht ausschlaggebend für die Schalendicke. Auch bei Laborversuchen mit *Physa heterostropha* im Süßwasser fanden ROSENTHAL et al. (1965) nur eine geringfügig erhöhte Kalziumaufnahme trotz stark erhöhter Kalziumkonzentration des Mediums.

Zur Kenntnis der natürlichen Verbreitung von intraspezifischen Schalendickeunterschieden, zur Erbllichkeit und phänotypischen Variabilität, sowie zur evolutiven Entwicklung sollen folgende Untersuchungen an ausgewählten Beispielen betragen.

4.2.2. Natürliche Variabilität der Schalendicke

4.2.2.1. Geographische Variabilität

Um einen Überblick über den Faktor Schalendicke zu bekommen, wurde zunächst die intraspezifische Variabilität in Abhängigkeit von geographischer Verbreitung untersucht. Als geeignete Spezies unter limnischen Gastropoden kommt *Valvata piscinalis* in Frage. Die Art ist in zusagenden Biotopen recht individuenreich

Tab. 5. Seen, aus denen Populationen von *Valvata piscinalis* entnommen wurden, um die Schalendicke zu bestimmen.

See	Geogr. Koordinaten		Höhe über N.N. [m]	Fläche [km²]	max. Tiefe [m]	Tiefe der Probennahme [m]
	Breite [°.]	Länge [°.]				
Alpsee	47.34 N	10.42 E	811	0,88	59	15,0
Weißensee	47.24 N	10.55 E	1085	0,60	?	0,5
Bodensee	47.40 N	9.11 E	396	538	252	0,5
Gardasee	45.36 N	10.31 E	65	370	346	6,0
Wörthersee	46.38 N	14.18 E	439	19	84	4,0
Prepasee	40.55 N	21.00 E				0,5

vertreten und kommt in allen biogeographischen Regionen Europas vor (ILLIES 1978). Es wurden Populationen aus Seen mit geographisch weit gestreuter Lage verglichen (Tab. 5).

Durch die räumliche Ferne sind auch maximale Unterschiede der modifikatorischen und der genetischen Faktoren, die die Schalenbildung beeinflussen, zu erwarten. Da der Vergleich intraspezifisch durchgeführt wurde, konnte die relative Schalendicke aus den Parametern Schalenbreite und Schalengewicht ermittelt werden (Abb. 16).

Auffällig ist zunächst die Clusterbildung der einzelnen Populationen, die eine durchschnittliche Größendifferenz in den verschiedenen Seen ausdrückt. Der Koeffizient der relativen Schalendicke ist für 4 der 6 Seen relativ ähnlich. Zwei Seen dagegen, der Weißensee und besonders der Alpsee, beherbergen erheblich dünnere Populationen. Beide Orte geben Anlaß, den Faktor Wassertemperatur näher zu untersuchen.

Schalendicke i.A.v.d. geograph. Lage

Valvata piscinalis

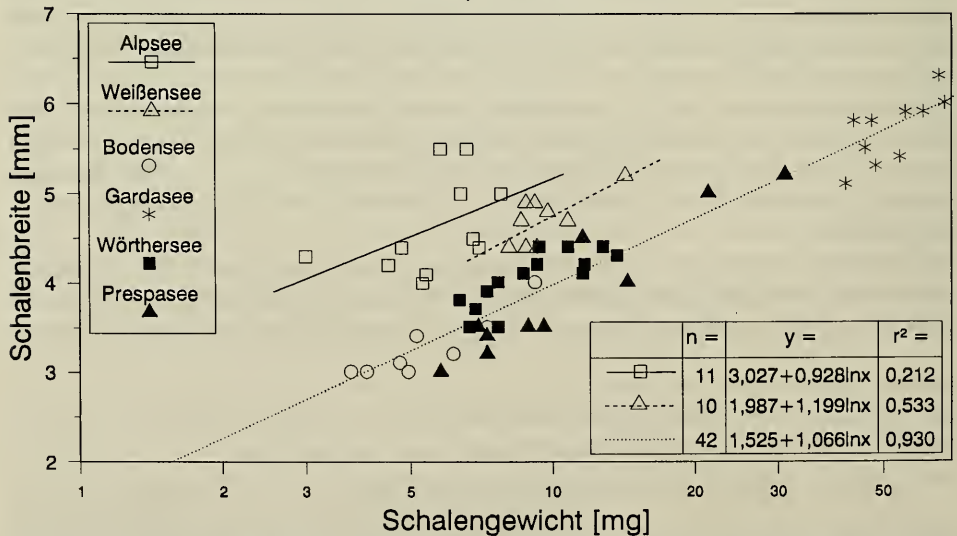


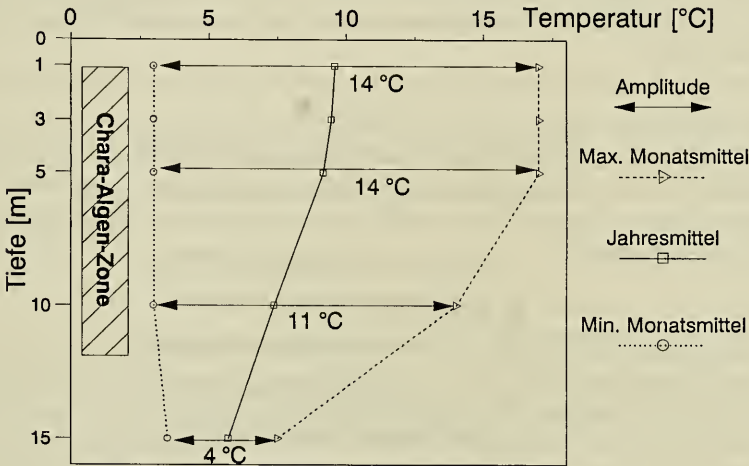
Abb. 16. Relativ dünnchalige Populationen von *Valvata piscinalis* im Weißensee und Alpsee, zwei kühleren Gebirgsseen.

- Der Weißensee ist wegen seiner Höhenlage als relativ kalt einzustufen.
- Auch der Alpsee liegt relativ hoch. Außerdem erfolgte hier die Probenahme in 15 m Wassertiefe und damit am tiefsten von allen Seen.

Das Ergebnis der Messungen führte zu einer näheren Untersuchung der Schalendicke bezüglich der Tiefenverteilung und Temperaturabhängigkeit im Alpsee.

Wassertemperatur im Alpsee

i.A.v.d. Wassertiefe



i.A.v.d. Jahreszeit und Wassertiefe

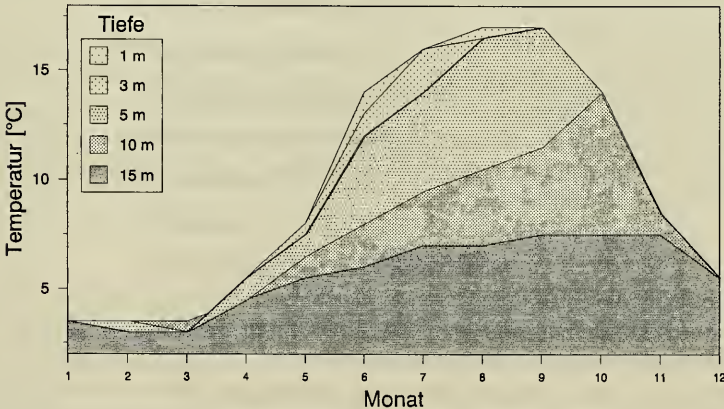


Abb. 17. (oben) Tiefenabhängigkeit der Wassertemperatur im Alpsee bei Füssen (nach FRÖBRICH et al. 1977). Nicht nur die maximale und jahresdurchschnittliche Temperatur sinkt mit der Tiefe, sondern auch die Amplitude ist in 15 m Tiefe mit 4°C sehr verringert. Dieser limnische Biotop gemäßigter Breiten besitzt also eine Temperaturkonstanz wie ein tropischer Standort.

Abb. 18. (unten) Tiefenabhängiger Jahresgang der mittleren Monatstemperatur.

4.2.2.2. Tiefengradient

Einleitung

Die relative Dünnschaligkeit bei *Valvata piscinalis* aus 8–15 m Tiefe des Alpsees soll tiefen- und temperaturabhängig untersucht und mit begleitenden Gastropoden-Arten verglichen werden. In mitteleuropäischen Breiten ist gewährleistet, daß die Wassertemperatur holomiktischer Seen im Jahresdurchschnitt mit zunehmender Wassertiefe stetig abnimmt. Falls die Temperatur eine Rolle bei der Bildung embryonaler Skulpturmerkmale bei der Bildung von Gastropodenschalen spielt, kann dieser Faktor an Populationen aus unterschiedlicher Tiefe eines Sees untersucht werden. Durch die kleinräumigen Entfernungen werden auch genetisch bedingte Unterschiede sowie ökologische und geographische Einflüsse minimiert, die bei *Valvata piscinalis*-Populationen aus verschiedenen Seen (vorhergehendes Kapitel) nicht auszuschließen sind.

Der Alpsee bei Füssen ist ein für diese Fragestellung geeignetes Gewässer, weil er

- limnologisch gut untersucht ist (FRÖBRICH et al. 1977),
- durch große Seetiefe, windgeschützte Gebirgslage und kleine Oberfläche, d. h. geringe Windeinwirkung, eine steile Temperaturschichtung aufbaut
- und weil er von Schmutzwassereinflüssen und Eutrophierung weitgehend unberührt geblieben ist.¹⁾

Temperaturverhältnisse

Aus den Temperatur-Isoplethen für den Alpsee (nach FRÖBRICH et al. 1977) wurde das Temperatur-Jahresmittel in Abhängigkeit von der Wassertiefe errechnet (Abb. 17). Bis zur Tiefe von 5 m liegt dieser Wert bei ca. 9,5 °C und fällt dann bis 15 m Tiefe auf 5,7 °C ab. Die Differenz der Jahresdurchschnittswerte zwischen Oberfläche und 15 m Tiefe beträgt also nur 3,8 °C. Für die öko-physiologischen Wirkungen der Temperatur auf den Organismus ist die jahreszeitliche Amplitude von großer Aussagekraft. Sie beträgt in 15 m Tiefe nur 3,5 °C, gegenüber 13,5 °C an der Oberfläche (Abb. 18).

In der Tiefe kleinerer Seen besteht also eine Temperaturstabilität, wie sie terrestrisch (mit höherem absolutem Wert) nur in den Tropen möglich ist. Zwischen 10 und 15 m sinkt das sommerlich erreichte Maximum besonders rasch um 1,5 °C pro Tiefenmeter. In dieser Tiefe übersteigt die Temperatur den Wert von 5,5 °C nur für ein halbes Jahr, in den Monaten Mai bis November, während dessen sich eine Temperaturschichtung etabliert.

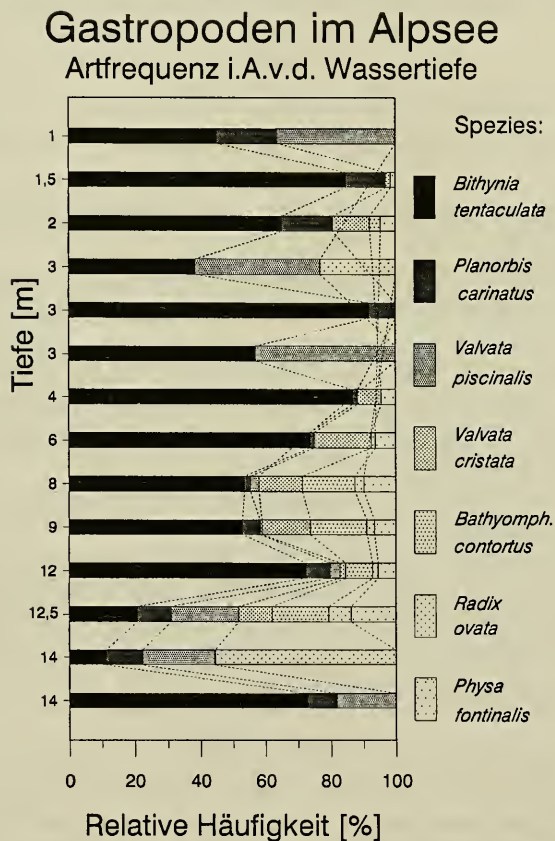
Synökologie

Tiefen- und Temperaturabhängigkeit von Schalenbildung kann nur bei solchen Schneckenarten betrachtet werden, die über einen größeren Tiefenbereich vorkommen. Deshalb wurde die Gastropodenfauna des Alpsees in ihrer taxonomischen Zusammensetzung und Tiefenverbreitung untersucht. Proben wurden in einem Profil bis 15 m Tiefe genommen. In Tauchgängen mit Atemgerät wurde mit einem Netz das Sediment- bzw. Pflanzenmaterial eines Areals komplett abgetragen, um

¹⁾ Ich danke der Bayerischen Verwaltung der Staatlichen Schlösser, Gärten und Seen für die Erteilung einer privatrechtlichen Gestattung zum Tauchen mit Atemgerät.

Tab. 6. Vorkommen und Häufigkeit von Gastropoden im Alpsee aus 21 Proben zwischen 0 und 15 m Tiefe.

Spezies	Individuen- zahl	Individuen- dominanz
<i>Bithynia tentaculata</i>	1019	67,8%
<i>Planorbis carinatus</i>	118	7,9%
<i>Valvata piscinalis</i>	71	4,7%
<i>Valvata cristata</i>	121	8,1%
<i>Bathyomphalus contortus</i>	89	5,9%
<i>Radix ovata</i>	23	1,5%
<i>Physa fontinalis</i>	62	4,1%
Summe	1503	100%

Abb. 19. Die Arten *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus* sind im Alpsee relativ häufig in allen Tiefen bis 14 m anzutreffen. Sie eignen sich deshalb für eine tiefenabhängige Schalendickeuntersuchung.

Gastropoden im Al্পsee

Artenzahl und Diversität

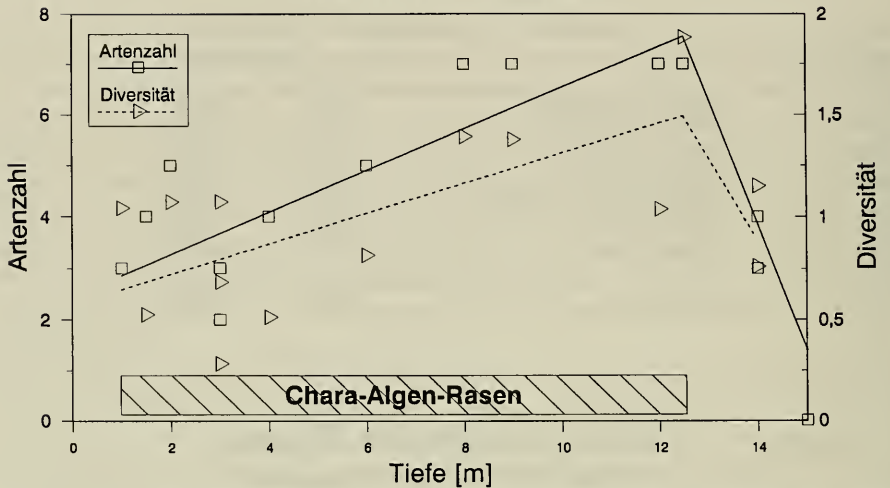


Abb. 20. Der Diversitätsindex (nach SHANNON-WEAVER) und die Artenzahl der Gastropoden zeigen ein absolutes Maximum in der unteren *Chara*-Zone des Al্পsees.

relative Häufigkeiten erfassen zu können. Der Molluskeninhalt wurde ausgeschlämmt und gezählt.

Der Al্পsee ist ein sogenannter *Chara*-See (vgl. Ohridsee und Steinheim). D. h. wo die Hangneigung Ablagerung von Feinsediment erlaubt, gedeihen Characeen (Armleuchter-Algen) verschiedener Arten in einem geschlossenen Rasen von 10–80 cm Höhe und in 0,5–12 m Tiefe. Am Ufer entsteht durch Welleneinwirkung ein bewuchsfreier Saum und unterhalb von ca. 12 m Tiefe liegt Kalksilt mit Bewuchs von Cyanophyceen-Matten. Diese Verhältnisse sind für die Interpretation der faunistischen Untersuchung wichtig.

Es wurden in der Charazone zwischen 0 und 15 m Tiefe die in Tab. 6 angeführten Arten von Gastropoden lebend angetroffen.

Aus 21 Proben mit 1503 ausgezählten Individuen ließen sich die relativen Häufigkeiten der Arten in verschiedener Wassertiefe in Abb. 19 darstellen. Daraus ergibt sich, daß 3 Arten (*Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus*) über das ganze Profil mehr oder weniger häufig vorkommen. Sie können der conchyliologischen Analyse unterworfen werden.

Diversität

Die taxonomische Diversität (nach SHANNON-WEAVER) im untersuchten Profil zeigt einen Tiefengradienten, der sein Maximum in der unteren Charazone erreicht (Abb. 20). Es läßt sich eine Kurve der Artendichte in Abhängigkeit von der Tiefe erstellen. Die Diversität ist nicht, wie erwartet, im Bereich des Flachwassers mit morphologisch vielfältiger Strukturierung und hohem Energiezufluß am größten, sondern in den kalten Tiefen des einförmigen *Chara*-Rasens. 7 Arten bilden hier die Gastropoden-Zönose. Unterhalb der *Chara*-Grenze nimmt die Gastropodenfauna rasch an Zahl und Vielfalt ab.

Morphologische Diversität zeigt in der unteren Charazone von 8–14 m die Art *Valvata piscinalis*. Viele Gehäuse tragen eine feine Longitudinal-Rippung als Ansatz einer Skulpturbildung (Taf. 3/1). Dieser Aspekt der Schalenbildung wird in Kapitel 4.4.1.6 hauptsächliche Thematik sein.

Messungen der Schalendicke

Bei unten folgenden Arten wurde die relative Schalendicke bestimmt. Eine Flachwasser-Population wurde jeweils einer Tiefwasser-Population der unteren Charazone gegenübergestellt:

Bithynia tentaculata (Abb. 21, oben)

Planorbis carinatus (Abb. 21, oben)

Valvata piscinalis (Abb. 21, unten)

- Bei allen Arten haben die Tiefwasser-Populationen größere Gehäuse.
- *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus* zeigen keinen Unterschied der Schalendicke in Abhängigkeit von der Wassertiefe.
- Die Tiefenpopulation von *Valvata piscinalis* ist gegenüber der Uferpopulation sehr dünnshalig und zeigt stärkere Streuung der korrelierten Parameter.

Der Unterschied der Gehäusegröße der Populationen ist wahrscheinlich nicht absolut, sondern könnte durch späteres Einsetzen der Fortpflanzungs- und Wachstumszeit bei jahreszeitlich später erreichtem Temperaturmaximum in zunehmender Wassertiefe erklärt werden (Abb. 18). Die größeren Individuen des tiefen Wassers entsprächen dann einer Generation von Elterntieren, die im flachen Wasser nach der Laichzeit bereits abgestorben ist. Im Jahreslauf müßten sich die Größenverhältnisse periodisch umkehren.

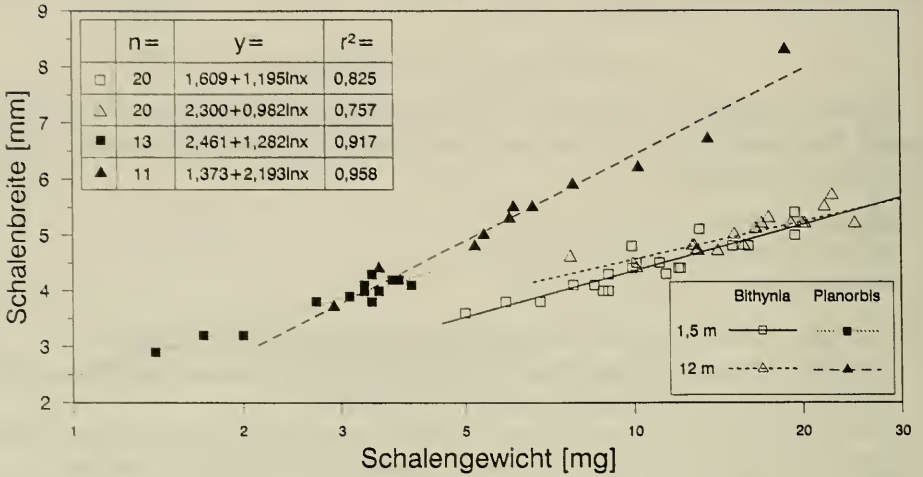
Der Unterschied der relativen Schalendicke bei *Valvata piscinalis* aus verschiedener Tiefe ist hingegen nicht zyklisch erklärbar. Im Alpsee existieren zwei conchyliologisch unterschiedliche Populationen. Ihre Habitate liegen einerseits in 2–4 m, andererseits in 8–14 m Wassertiefe. Die Horizontalentfernung beträgt 25–75 m. Zwischen diesen Zonen bestehen offensichtlich Isolationsbarrieren, die eine Vertikalwanderung ausschließen, denn Schalenform- und Dickefaktoren sind nicht ontogenetisch modifizierbar. Der Fortpflanzungszyklus wird also in der jeweiligen Tiefenzone komplett durchlaufen. Dies ist daher auch für *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus* wahrscheinlich, obwohl hier mangels morphologischer Merkmale eine Beweisführung nicht möglich ist. Die biotopabhängige Variation der Schalendicke ist ein spezifisches Merkmal von *Valvata piscinalis*. Die Vermutung eines Zusammenhangs mit der Temperatur als mit zunehmender Tiefe wesentlichem physischen Faktor wird durch das Ergebnis gestützt. Daraus ergeben sich weitere Fragen, die das Problemfeld einkreisen und zu den Untersuchungen der nächsten Kapitel überleiten sollen.

- Wie verhält es sich mit *Valvata piscinalis* in anderen Seen bezüglich der Wassertiefe?
- Welchen Aktionsradius besitzen Valvatiden, vor allem in der Fall-Linie eines Uferprofils? (Siehe S. 46)
- Sind Characeen-Rasen für Gastropoden eine wirksame mikrogeographische Isolationsbarriere? (Siehe S. 47)

Schalendicke i.A.v.d. Wassertiefe

Bithynia tentaculata; *Planorbis carinatus*

Alpsee



Valvata piscinalis

Alpsee

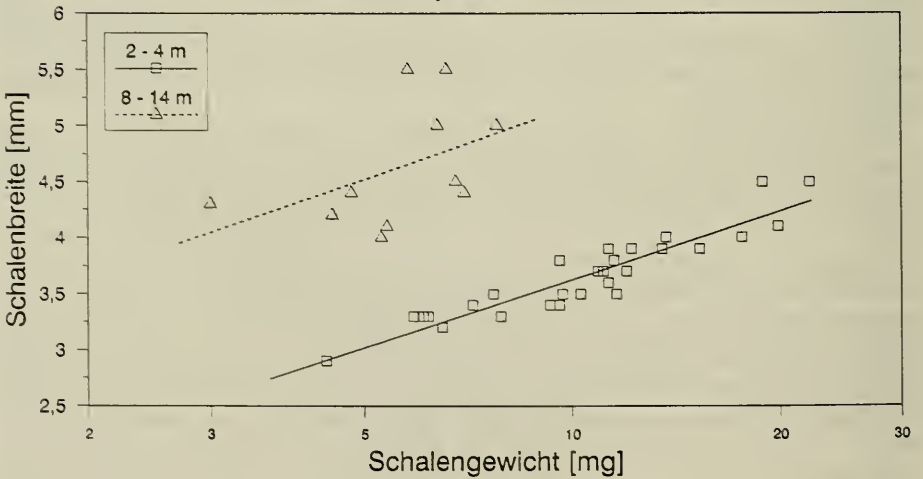


Abb. 21. Von drei Gastropodenarten sind die Tiefwasserpopulationen zur selben Zeit größer als die Flachwasserpopulationen. Jedoch nur *Valvata piscinalis* bildet in der Tiefe dünnere Schalen aus.

- Wie verhält sich die relative Schalendicke einer Spezies in Bezug auf einen Temperaturgradienten, der durch die Lage von Seen in verschiedener Meereshöhe erzeugt wird? (Kap. 4.2.2.3)
- Ist der Unterschied in der Schalendicke eine genetische Veranlagung oder weitgehend modifikatorisch beeinflusst? (Kap. 4.2.3)

Gastropoden im Bodensee

Artfrequenz i.A.v.d. Wassertiefe

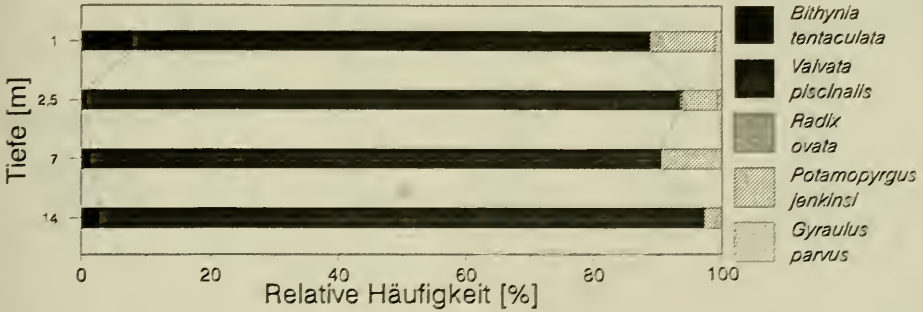


Abb. 22. Die im Alpsee untersuchten Arten *Bithynia tentaculata* und *Valvata piscinalis* kommen auch im Bodensee über das ganze Tiefenprofil vor (vgl. Abb. 19).

Schalendicke i.A.v. See und Wassertiefe

Valvata piscinalis

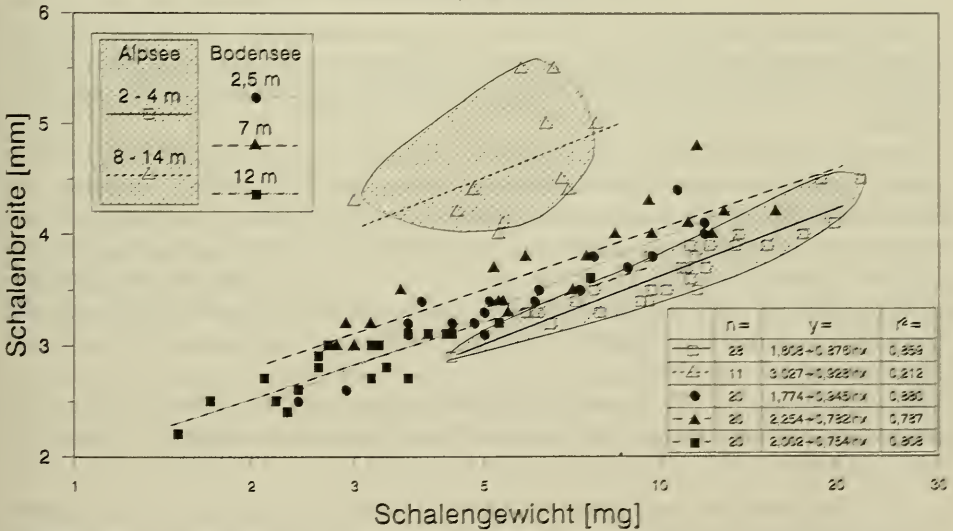


Abb. 23. Die Ergebnisse der Schalendickebestimmung von *Valvata piscinalis* im Bodensee ergeben keine tiefenabhängigen Unterschiede im Vergleich und Gegensatz zum Alpsee. Die Flachwasserpopulationen des Alpsees entsprechen den Bodensee-Populationen verschiedener Tiefe.

Gastropoden im Bodensee

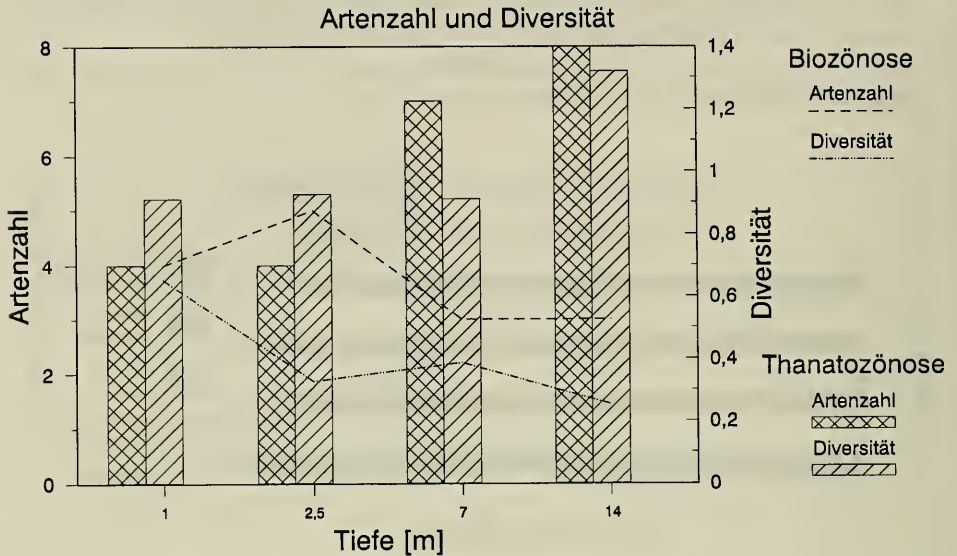


Abb. 24. Im Gegensatz zum Alpsee zeigt dieses Profil des Bodensees eine mit der Wassertiefe sinkende Tendenz in Zahl und Diversität lebender Gastropodenarten und absolut geringere Werte. Jedoch die Auswertung der leeren Schalen (Thanatozönose) ergibt ein reziprokes Verhalten und ein Maximum am tiefsten Fundpunkt. Da im Sediment mehr und andere Arten festgestellt wurden als heute dort leben, kann auf ein Aussterbe-Ereignis geschlossen werden.

Vergleich Alpsee – Bodensee

Nachdem punktuelle Aufsammlungen in verschiedenen Seen das Augenmerk auf *Valvata piscinalis* im Alpsee gelenkt haben, soll nun eine weitere detaillierte Profilaufnahme im Bodensee zur Diskussion der Ergebnisse aus dem Alpsee herangezogen werden.

Im Bodensee bei Konstanz/Egg wurden in Tauchgängen bis 15 m Tiefe Sedimentproben genommen und die Gastropoden proportional ausgezählt. In allen vier Tiefenstufen des Profils war *Valvata piscinalis* mit der höchsten Art dominanz vertreten (Abb. 22). Eine tiefenabhängige vergleichende Schalendickemessung konnte also durchgeführt werden. Das Diagramm in Abb. 23 zeigt, daß die Populationen nicht signifikant verschieden sind. Zum Vergleich wurden die Ergebnisse des Alpsees dargestellt. Dessen Uferpopulation liegt auf der Regressionsgeraden der Bodensee- Populationen aus allen Tiefen.

Zur Interpretation der unterschiedlichen Verhältnisse bei *Valvata piscinalis* in beiden Seen müssen weitere ökologische Daten verglichen werden: die Artenzahl und die Diversität der Gastropodenfauna (Abb. 24).

- Die Probennahme an dieser Profillinie im Bodensee erbrachte nur 5 Arten gegenüber 7 im weit kleineren Alpsee. Vor allem die Diversität ist – auch durch das Dominieren von *Valvata piscinalis* – erheblich geringer.
- Die Diversität sinkt mit zunehmender Wassertiefe.
- Die Auswertung der Schalen ohne lebende Tiere (Thanatozönose = Balken in

Abb. 24) ergibt jedoch ein mit der Tiefe zunehmendes Arten- und Diversitätsspektrum mit Werten, wie sie aus dem Alpsee bekannt sind (vgl. Abb. 20). Vier von neun Gastropodenarten sind nur noch subrezent in einer Thanatozönose durch ihre Schalen nachweisbar.

Daraus kann gefolgert werden, daß der Bodensee sich nicht nur bezüglich *Valvata piscinalis* anders verhält als der Alpsee, sondern daß ein ökologisches Ereignis in jüngerer Zeit einen Faunenschnitt bewirkt hat. Hierbei spielen die Characeen eine Schlüsselrolle. Den Unterschied der heutigen Vegetation der Seen zeigt Abb. 25 in einer schematischen Profil-Darstellung. *Chara* wuchs an dieser Stelle des Bodensees nur zwischen 2 und 3 m Wassertiefe am oberen Rand der Halde in geringer Dichte. Tieferes Wasser ist frei von Makrophyten.

Diskussion

Chara

Der Bodensee war, wie die meisten Voralpenseen, ein typischer Chara-See (BAUMANN 1911). Jedoch mit der zunehmenden Eutrophierung in den 60er Jahren ging diese Biozönose stark zurück (LANG 1967). Characeen sind bekannt als Phosphat-Flüchter (KRAUSE 1981) und brauchen klares Wasser, um bis in größere Tiefen gedeihen zu können. Mit den Armleuchter-Algen ist dann wohl auch ohne großes Aufsehen in Wissenschaft und Gesellschaft die damit assoziierte Tiergemeinschaft verschwunden. Characeen sind für Mollusken – im Gegensatz zur Ansicht vieler Malakologen und Limnologen – eine Voraussetzung hoher Art- und Individuendichte (GORTHNER 1984 b). Der relativ unbelastete Alpsee liefert heute noch ein gutes Beispiel. Was hier und jetzt als Besonderheit dasteht, ist jedoch nur der bewahrte Rest einer Zönose von Characeen und Mollusken, wie sie bis vor einigen Jahrzehnten in mitteleuropäischen Seen des pleistozänen Vereisungsgebietes noch normal und verbreitet war.

Isolation

Es gibt gute Gründe, die *Chara*-Algen-Zone eines Sees als wesentliche Isolationsbarriere für die vertikale Migration von Gastropoden anzunehmen:

- Es gibt keine zugängliche Sedimentoberfläche mehr. Die inkrustierenden *Chara*-Sprosse bilden nach unten ein immer dichter werdendes Geflecht.
- Die Dichte des Basalbereichs des Rasens läßt nur millimeterbreite, vertikale Zwischenräume, was auch für kleinere Tiere ein mechanisches Bewegungshemmnis darstellt.
- Eine Wanderung der Gastropoden müßte im Basalbereich der *Chara*-Sprosse „von Ast zu Ast“ erfolgen, mit erheblicher Verlängerung der Weglänge.
- Das interstitielle Wasser im Basisbereich des Chara-Rasens wird anoxisch und durch mikrobielle H₂S-Anreicherung sogar toxisch. Dies prägt sich im typischen Vorkommen von Schwefelbakterien in der *Chara*-Assoziation aus (KRAUSE 1969).

Migration

Valvata piscinalis ist auf normalem Sediment sehr wohl zur Vertikalwanderung fähig. LUIB (1984) wies durch Markierungsversuche im Bodensee nach, daß in 11 m Tiefe ausgesetzte Tiere mit einer Geschwindigkeit von ca. 2 m zurückgelegter Strecke pro Tag ihre „Laichplätze“ in 3 m Tiefe wieder aufsuchten. Daher ist bei

Uferprofil und Chara-Algenzone

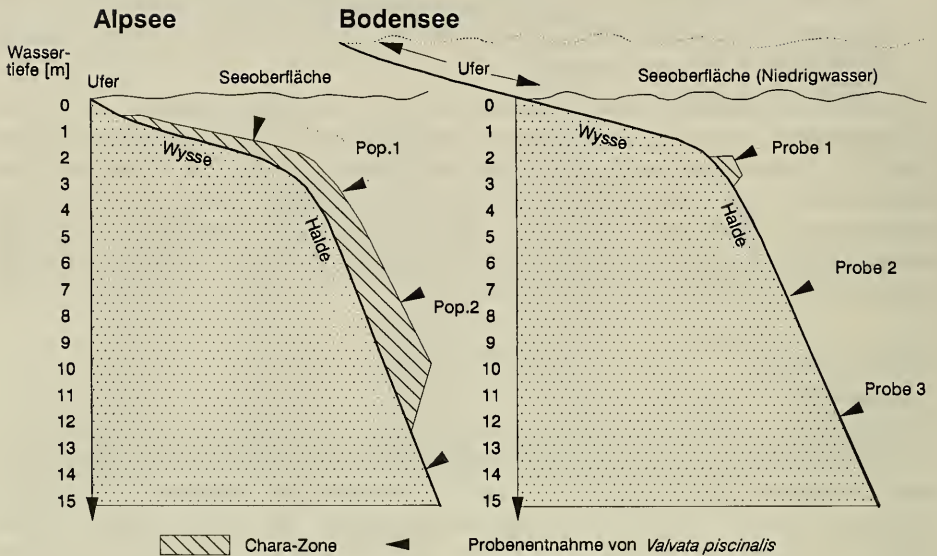


Abb. 25. Der wesentliche Unterschied im Uferprofil von Alpsee und Bodensee ist der Makrophytenbestand, zu dem auch die großwüchsigen Chlorophyceen der Gattung *Chara* gerechnet werden müssen. Während im Alpsee ein geschlossener *Chara*-Rasen bis in 12 m Tiefe besteht, existierte im Bodensee zur Zeit der Profilaufnahme keine entsprechende Phytozönose. Dies ist wahrscheinlich eine anthropogen bedingte, junge Veränderung, die die (Gastropoden-) Fauna katastrophal beeinflusste.

Verschwinden der *Chara*-Zone, z. B. im eutrophierten Bodensee, mit einer raschen Vermischung von Populationen zu rechnen, falls solche Zonierungen auch in diesem See bestanden haben sollten. Daraus erklärt sich die tiefenunabhängige Schalendicke von *Valvata piscinalis* im heutigen Bodensee im Gegensatz zu den durch Characeen isolierten, unterschiedlich dickschaligen Populationen im Alpsee.

4.2.2.3. Meereshöhe

Im Vorhergehenden wurde untersucht, wie sich die Schalendicke entlang eines Tiefengradienten in Seen verhält. Temperaturabhängigkeit wurde vermutet. Da mit der Wassertiefe aber ein ökologischer Wechsel der Zönose stattfindet, wäre es sinnvoll, einen Temperaturgradienten zu verwenden, der dieselbe Ökozone verschiedener Seen betrifft. Eine solche Variable könnte durch das Klima verschiedener geographischer Breiten geprüft werden, was aber bei Populationen mit weit entfernter Herkunft den Einfluß genetischer Distanz stärker mit ins Spiel brächte. Auf kurzer räumlicher Entfernung läßt sich ein Temperaturgradient auch über die Lage von Seen in unterschiedlicher Meereshöhe erreichen.

In der Türkei wurde im Sapançasee auf 50 m ü. N. N. und im Abantsee auf 1400 m ü. N. N. die Art *Viviparus viviparus* zahlreich in 3–4 m Tiefe gefunden. Das Ergebnis der Größen-Gewichts-Relation zeigt Abb. 26. Bei der Population des tief gelegenen Sapançasees sind drei Kohorten der mehrjährigen Art zu unterscheiden.

Schalendicke i.A.v.d. Meereshöhe

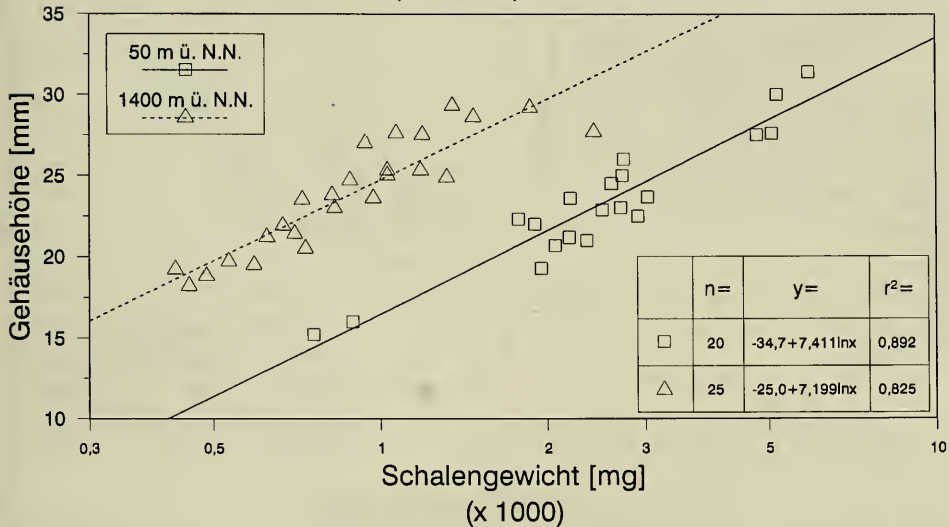
Viviparus viviparus

Abb. 26. Populationen von *Viviparus viviparus* aus sehr unterschiedlich hoch gelegenen Seen der Türkei zeigen große Schalendickenunterschiede – die dünnchaligere in größerer Meereshöhe. Dies könnte die Annahme des Temperatureinflusses, entsprechend bei *Valvata piscinalis* (Abb. 21), stützen.

Die Schalen sind relativ zur Größe viel schwerer als diejenigen des Gebirgssees. Zur Zeit der Probennahme betrug die Wassertemperatur an der Oberfläche 26 °C bzw. 18 °C. Der hoch gelegene See ist sicher auch im Jahresdurchschnitt um eine ähnliche Differenz kälter. Somit könnte der Temperaturfaktor als Ursache für Schalendickenvariation auch in diesem natürlichen Experiment in Frage kommen.

4.2.3. Heritabilität der Schalendicke bei *Valvata*

Versuch 3

In Kapitel 4.2.2.2., Abb. 21 wurde gezeigt, daß im Alpsee zwei isolierte Populationen von *Valvata piscinalis* existieren: die eine in 2–4 m Tiefe auf unbewachsener Sedimentoberflächen mit relativ dickschaligen Gehäusen, die andere, dünnchalige in 8–14 m Tiefe auf *Chara*. Diese Schalenunterschiede müssen jedoch nicht von der Existenz zweier genetisch verschiedener Rassen abhängen, sondern können durch Umwelteinflüsse modifikatorisch bedingt sein. Zur Untersuchung dieser Frage wurden von jeder Population einige Tiere ins Labor gebracht und unter gleichen und konstanten Bedingungen gezüchtet, um die Tochtergeneration bezüglich der Schalendicke zu untersuchen.

Die Kulturen wurden in 1-Liter-Gläsern mit 3 cm Kalkschlammsediment unter künstlicher Beleuchtung von 12 Std./Tag, 20 ± 1,5 °C, schwacher Belüftung und Fütterung mit Trockenfutter einmal pro Woche über eine Zeit von 22 Monaten gehalten. Leider war es technisch nicht möglich, die Gegenprobe durchzuführen und die 3 m-Wildpopulation unter den niedrigen Temperaturen der 14 m-Wildpopulation mit ca. 7 °C Jahresdurchschnitt zu züchten. Die Wildpopulationen entstammen

Heritabilität der Schalendicke *Valvata piscinalis*

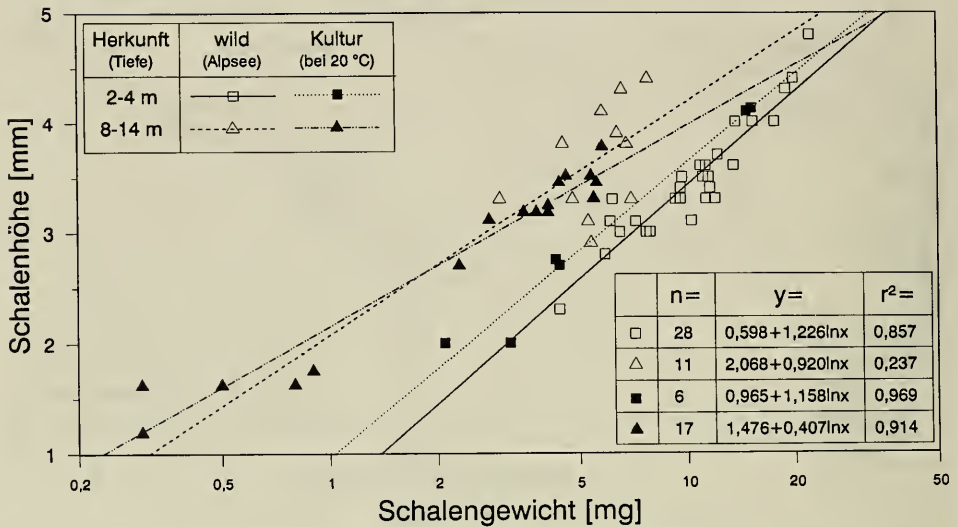


Abb. 27. Populationen von *Valvata piscinalis* waren aus geringer und großer Tiefe (d. h. niedrigerer Temperatur) des Alpsees ins Labor gebracht und bei konstant 20°C gezüchtet worden. Die Unterschiede der Regression der Wildpopulationen blieben auch bei den Nachzuchten der 1. Generation bestehen. Daher ist die Schalendicke bei *Valvata piscinalis* wahrscheinlich genetisch und nicht durch Temperaturmodifikation bedingt.

dem Alpsee aus 3 bzw. 14 m Tiefe. Eingesetzt wurden jeweils 6 bzw. 4 juvenile Individuen.

Aus der Wildpopulation aus 14 m Tiefe gingen innerhalb von annähernd 2 Jahren 17 Nachkommen hervor. Von den 3 m-Stammtieren wurden 6 Exemplare gezüchtet und gemessen. Die beiden Wildpopulationen sowie die jeweiligen Kulturen sind in Abb. 27 dargestellt. Die Kultur-Populationen entsprechen in ihrer Schalendicke den Wildstämmen aus der entsprechenden Tiefenzone. Folglich hatte die Angleichung der ökologischen Parameter für beide Kulturen keine Annäherung der Schalendicke der darin unterschiedlichen Ausgangspopulationen gebracht. Der Unterschied der Schalendicke der natürlichen Populationen im Alpsee ist also genetisch bedingt.

4.2.4. Züchtung unter Variation der Umwelt

Die natürliche Variabilität der Schalendicke erwies sich bei Vertretern der Familie Bithyniidae und Planorbidae als gering, bei Valvatiden und Vivipariden unter speziellen Bedingungen als sehr hoch. Für *Valvata piscinalis* konnte die Erblichkeit des Phäns nachgewiesen werden.

Es stellt sich die Frage, ob die Schalendicke von Süßwassergastropoden unter Laborbedingungen durch verschiedene ökologische Parameter modifizierbar ist. Die Arten *Melanoides tuberculata*, *Bithynia tentaculata*, *Gyraulus chinensis*, *Gyraulus albus* und *Potamopyrgus jenkinsi* wurden dafür in Kultur genommen. Valvatiden und Vivipariden wären auf Grund der Vorversuche interessante Taxa gewesen,

kamen aber wegen ihrer Ernährungsansprüche und bei *Viviparus* wegen der erheblichen Größe und langen Generationsdauer nicht in Betracht.

Die untersuchten Variablen waren die Sedimentbeschaffenheit, die Wassertemperatur sowie Art und Konzentration der gelösten Ionen, aufgeführt in Tab. 3 (A, B, C und D). Letztendlich wurde die Schalendicke aus den Versuchen 2, 8, und 9 bestimmt. *Bithynia tentaculata* ließ sich unter gegebenen Umständen nicht züchten, *Gyraulus albus* wurde nicht gemessen, weil *Gyraulus chinensis* bereits ein negatives Ergebnis gezeigt hatte. In die in Kapitel 3.3.1 beschriebene Versuchsanlage wurden adulte Tiere der genannten Arten mit jeweils 3 bis 12 Individuen eingesetzt. Frühestens nachdem die erste Tochtergeneration erwachsen war (nach 188–234 Tagen) wurden die Schalen gewogen und gemessen.

Keine der Arten *Melanoides tuberculata* oder *Gyraulus chinensis* hat bei irgendeiner Variablen eine signifikante Varianz der Schalendicke gezeigt. Dabei wurden extreme Bedingungen gestellt wie:

Sediment: Sand, Silt, sedimentfrei

Temperatur: 20 °C gegenüber 27 °C

Ionen: Verschiedene Salze bis in Konzentrationen an der Subvitalitätsgrenze der Verträglichkeit

Die Auswertung der Anzahl, Größe und Skulptur der Zuchttiere brachte jedoch Ergebnisse, die im Zusammenhang mit der ökologisch-empirischen Analyse von Skulpturbildung in Kap. 4.4.2 ausführlich dargestellt werden.

4.2.5. Evolution der Schalendicke von *Gyraulus „multiformis“*

Die Steinheimer Gastropoden gelten als ausgesprochen dickschalig. Diese Bewertung war der Hauptanlaß, um in vorliegender Arbeit Schalendicke neben Skulptur und Form der Gehäuse auch quantitativ unter den Aspekten von Bau, Funktion und Evolution zu analysieren. Es wurde in Diskussionen schon der Verdacht geäußert, daß Dickschaligkeit bei fossilen Gehäusen sekundär durch Inkrustierung entstanden sein könnte. Obwohl die Untersuchung der Schalenstruktur generell nicht beabsichtigt war, kann dieser Einwand in Bezug auf die Steinheimer Schnecken leicht durch eine REM-Aufnahme entkräftet werden (Taf. 7/1 und 2).

Bei Gehäusen verschiedener Spezies mit unterschiedlichen Formparametern genügen Gewichts-Längen-Messungen nicht mehr zum Vergleich der relativen Schalendicke. Bei fossilen Arten mit gefüllten Gehäusen ist die Gewichtsbestimmung zudem unmöglich. Aus Querschliffen kann jedoch der Quotient aus Fläche der Wandsubstanz zum umschlossenen Innenraum als brauchbare Maßzahl bestimmt werden (siehe Kap. 3.3.2). Für 6 Arten der Steinheimer Schneckenreihe wurde dies durchgeführt, sowie vergleichsweise bei 5 rezenten Arten der Gattung *Gyraulus* jeweils an 2–3 Individuen. Die Mittelwerte der relativen Schalendicke sind in Abb. 28 in Abhängigkeit von der Innenfläche als Maß für die Gehäusegröße abgebildet. Es läßt sich ableiten:

- Die Steinheimer Spezies sind gegenüber der rezenten Vergleichsgruppe dickschaliger.
- Die Stammart *Gyraulus kleini* steht bezüglich der Schalendicke näher bei rezenten Arten.
- Drei chronologisch sukzessive Populationen von *Gyraulus kleini* erfahren eine Größenzunahme, aber noch keine relative Schalenverdickung.

Schalendicke i.A.v.d. Gehäusegröße

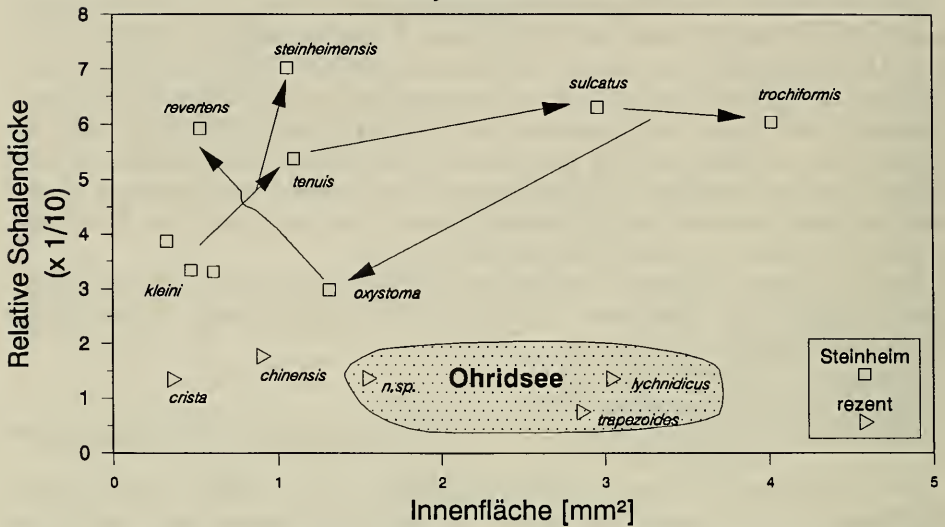
Gyraulus

Abb. 28. Darstellung der relativen Schalendicke als Quotient aus Schalenwand-Fläche und Innenfläche. Die fossilen *Gyraulus*-Arten von Steinheim sind dickschaliger als alle rezenten, hier untersuchten Arten der Gattung. Auch die ähnlich komplex skulpturierten Schalen des Ohridsees sind relativ dünnchalig. Pfeile geben für Steinheim die phylogenetische Abfolge der Arten an. Die Stammart *Gyraulus kleini* und die Übergangsart zu einem zweiten Zyklus der Skulpturdiversifizierung, *Gyraulus oxystoma*, sind am dünnchaligsten (vgl. Abb. 40).

- Zwischen der ubiquitären Art *Gyraulus kleini* und des daraus hervorgegangenen *Gyraulus steinheimensis* erfolgt eine starke Zunahme der Dickschaligkeit, welche in der Entwicklungsreihe bis *Gyraulus trochiformis* beibehalten wird.
- Der Faunenschnitt zwischen *Gyraulus trochiformis* und *Gyraulus oxystoma* ist von einer Abnahme der Schalendicke auf ursprüngliche Werte begleitet.
- *Gyraulus revertens* ist wieder dickschaliger, vor allem gegenüber *Gyraulus kleini*, dem er äußerlich ähnelt.
- Von den Arten des Ohridsees ist *Gyraulus trapezoides* (12 m Wassertiefe) gegenüber *Gyraulus lychnidicus* (Ufer) dünnchaliger.

Die subjektive Empfindung von Dickschaligkeit bei den großen Spezies täuscht und wird durch die Relativierung von Wandstärke zu Gehäusegröße aufgehoben. Die rezenten Spezies besitzen Schalen ähnlicher relativer Dicke. Im Ohridsee existieren zwei Arten, die sich in gleicher Weise in Schalendicke und Biotop unterscheiden (die tiefe Population ist dünnchaliger) wie die beiden Populationen von *Valvata piscinalis* intraspezifisch im Alsee. Die Steinheimer Schneckenreihe erfuhr eine weitreichende Veränderung der Schalendicke, die nach den Beobachtungen an rezentem Material als evolutiv und genetisch fixiert angesehen werden muß. Diese Entwicklung erfolgt zyklisch und parallel zu Veränderungen der Größe, Form und Skulptur (vgl. Kap. 4.4.1.7). Neben Skulpturunterschieden macht die unterschiedliche Schalendicke von *Gyraulus revertens* und *Gyraulus kleini* die Identitäts- und die Wiedereinwanderungs-Hypothese (KLÄHN 1922) unwahrscheinlich.

4.3. Skulptur des Protoconchs

4.3.1. Einleitung

Bei der Untersuchung von Schalenskulpturen verdient der Protoconch bzw. die Embryonalschale von Süßwassergastropoden besondere Beachtung, weil Skulpturen dort bereits in der pränatalen Ontogenese angelegt werden. Erstens ist die Schalenbildung in der Eihülle von Umwelteinflüssen in gewissem Maße abgeschirmt und unterliegt damit anderen Selektionsbedingungen als der Teleoconch des juvenilen und adulten Individuums. Zweitens tragen die ersten Windungen der Schalen oft ausgeprägte Skulpturen, welche am Teleoconch entweder gar nicht oder nur noch schwach oder in abweichender Form auftauchen. Drittens gibt es für Süßwassergastropoden keine umfassende, vergleichend morphologische Bearbeitung dieses Merkmals.

Bei marinen Spezies dagegen, die in Bezug auf Skulpturen und larvale Entwicklungsstadien stärker differenziert sind, hat man frühontogenetische Schalenmerkmale für ökologische, biogeographische und paläontologische Zwecke ausgewertet (SHUTO 1974). Größe und Mündungsform lassen Rückschlüsse auf planktotrophe versus lecitotrophe Lebensweise zu. Arten mit planktischen Larvalstadien haben in der Regel komplexere frühontogenetische Schalenskulpturen. Die Art des Musters läßt aber keine weiteren Rückschlüsse zu. Zur vergleichenden Entwicklungsbiologie von Mollusken haben FIORONI (1982) sowie FIORONI & SCHMEKEL (1975) einen umfangreichen Beitrag geliefert. BANDEL (1982) suchte frühontogenetische Schalenmerkmale vor allem mariner Gastropoden systematisch zu verwerthen.

Bei Süßwassergastropoden wurden in älteren Monographien (z. B. BAKER 1945) embryonale Schalenmerkmale nur beiläufig erwähnt. WALTER (1962) entdeckte „Punktierung“ des Protoconchs als generelles Merkmal bei *Bulinus*-Arten. HAMILTON-ATTWELL & VAN EEDEN (1971) und PATTERSON (1974) verwendeten dies zur Artdiagnose und bemerkten intraspezifische Variabilität. MEIER-BROOK (1983) fand Spiralskulptur des Protoconch bei Arten der Gattung *Gyraulus* (Planorbidae). Für die Valvatidae stellte BINDER (1967) bei 9 untersuchten Arten Longitudinalstreifung des Protoconchs fest und maß den Streifenabstand. Er sah dafür aber keine systematische Anwendbarkeit. *Valvata baikalensis* zeigte ein besonders großes Embryonalgehäuse mit weitem Streifenabstand. Bei terrestrischen Arten (Bulimulidae von den Galapagos-Inseln (COPPOIS & VOS 1986)) erwiesen sich Protoconch-Skulpturen als taxonomisch wertvoll. Eine Korrelation des Merkmals mit Besonderheiten der Adultschale, der Anatomie oder des Habitats der Arten konnte dagegen nicht gefunden werden. Die Familie Viviparidae trägt in der limnischen Gastropodenfauna eine der komplexesten Protoconch-Skulpturen, über die schon seit langem relativ gute Kenntnisse vorliegen (ANNANDALE 1924; FRANZ 1932; KESSEL 1933). ANNANDALE (1921) stellte bei der Art *Heterogen turris* aus dem Biwasee ein für Vivipariden sehr ungewöhnliches Embryonalgehäuse fest und bezog auch fossile Formen in die Betrachtung ein. Ontogenetische und phylogenetische Zusammenhänge wurden aufgedeckt und die Hierarchie der Musterbildung ansatzweise erkannt. JOKINEN (1984) verglich 3 nordamerikanische Arten und unterschied Periostracalhaare und Kiele verschiedener Typen und Größen.

GOTTSCHICK (1919/1920) hatte auch bei den tertiären Steinheimer Gyraulen Embryonalstreifung bemerkt. Diese Entdeckung und der geringe Kenntnisstand solcher Merkmale bei Planorbiden gaben den eigentlichen Anlaß zur vergleichenden

Tab. 7. Spezies, deren Protoconchskulptur näher untersucht wurde.

Spezies		Herkunft	Streifen- zahl		REM		Abbildung (Taf./Fig.)
			Min.	Max.	Vergr.	Aufn.Nr.	
<i>Ancylus</i>	<i>lapicidus</i>	Ohridsee	32	36	58	561	1/2
<i>Anisus</i>	<i>leucostomus</i>	leg. Meier–Brook	0	8	270	578	4/6
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	leg. Janz	11	18	240	512	4/8
<i>Bathyomphalus</i>	<i>contortus</i>	Hirschau	0	8	680	575	4/5
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	Hirschau	0	0	69	30148	2/3
<i>Choanomphalus</i>	<i>schrenkii</i>	NHMW 32952	13	14	(lichtoptisch)		
<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>	Irrsee	7	11	200	30151	
<i>Gyraulus</i>	<i>albidus</i>	Ohridsee	6	7	660	571	
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Kirch.furt	7	8	260	406	5/6
<i>Gyraulus</i>	<i>costatus</i>	Steinheim	8	9	460	590	9/2
<i>Gyraulus</i>	<i>crescens</i>	Steinheim	9	11	390	758	8/8
<i>Gyraulus</i>	<i>kleini</i>	Steinheim	7	11	200	396	7/4
<i>Gyraulus</i>	<i>laevis</i>	Villach	7	10	(lichtoptisch)		
<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i>	Ohridsee	11	14	114	517	
<i>Gyraulus</i>	<i>oxystoma</i>	Steinheim	8	17	270	752	
<i>Gyraulus</i>	<i>parvus</i>	Bodensee	9	11	230	30146	6/2
<i>Gyraulus</i>	<i>revertens</i>	Steinheim	7	8	410	755	8/6
<i>Gyraulus</i>	<i>spirillus</i>	Taiwan	7	8	(Meier–Brook, 1983)		
<i>Gyraulus</i>	<i>sulcatus</i>	Steinheim	11	14	400	592	
<i>Gyraulus</i>	<i>tenuis</i>	Steinheim	8	24	610	746	7/6
<i>Gyraulus</i>	<i>trapezoides</i>	Ohridsee	11	20	164	401	6/4
<i>Gyraulus</i>	<i>trochiformis</i>	Steinheim	27	28	230	593	8/2+4
<i>Hippeutis</i>	<i>complanatus</i>	Tübingen	9	13	260	520	4/4
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	Tübingen	0	9	126	568	4/3
<i>Planorbis</i>	<i>planorbis</i>	Gönningen	6	7	280	27158	
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	0	0	(ohne Aufnahme)		
<i>Valvata</i>	<i>cristata</i>	leg. Meier–Brook	13	14	476	580	
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Bodensee	27	28	180	26715	2/6
<i>Valvata</i>	<i>relicta</i>	Ohridsee	19	20	180	573	3/4
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	51	52	196	563	3/6
<i>Valvata</i>	<i>stenotrema</i>	Ohridsee	29	30	118	521	3/2
<i>Viviparus</i>	<i>ater</i>	Gardasee	0	0	18	28283	
<i>Viviparus</i>	<i>viviparus</i>	Iseosee	3	20	14	28284	

REM-Untersuchung der Protoconch-Skulptur einheimischer rezenter Gastropoden, insbesondere *Gyraulus*, und einer diesbezüglichen Betrachtung des Steinheimer Materials.

4.3.2. Protoconch-Skulptur bei einigen Süßwassergastropoden

Zur Untersuchung kamen 33 Arten, darunter 16 aus der mitteleuropäischen Limnofauna, 7 aus dem Ohridsee und 8 aus Tertiärsedimenten von Steinheim (Tab. 7). Es wurden REM-Fotos hergestellt und ausgewertet. Eine Auswahl davon ist in den Tafeln 2–9 wiedergegeben.

Das allgemeine Erscheinungsbild der Skulpturen besteht aus kommarginalen und/oder longitudinalen Elementen oder Element-Anordnungen. Kommarginale Wachstumsstrukturen sind häufig als mehr oder weniger unregelmäßige Falten und Runzeln ausgebildet, die sich nicht quantifizieren lassen. Longitudinale Elemente sind vorherrschend. Sie treten meistens als leistenartige Aufwölbungen des Periostracums auf, die einen Kiel bilden können, manchmal aber auch als Vertiefungen. Eine kom-

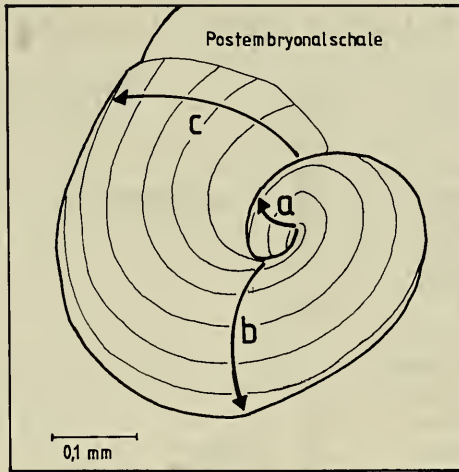


Abb. 29. Protoconch mit Abschnitten a, b und c, an denen die Zahl von longitudinalen Skulpturelementen ermittelt wurde.

marginale Periodik kann überlagert werden, was zu unterbrochenen Rillen (Gruben), mäandrierenden Leisten oder unterbrochenen Longitudinalreihen (Gitter, Zähne, Haare) führt. Divarikate Muster wurden nicht beobachtet. Ungeachtet der wirklichen räumlichen Struktur der Skulptur soll hier von longitudinalen oder kom-marginalen „Streifen“ die Rede sein, wie sie bei der lichtmikroskopischen Betrachtung erscheinen.

Diese Streifen sind abzählbar, vorausgesetzt, ein oberflächlich sauberer Protoconch ist vorhanden. Bei rezenten Tieren können die Juvenes mit noch durchsichtigen Gehäusen auch durch das Lichtmikroskop ausgewertet werden. Bei Fossilien sind Säuberung und REM-Aufnahme notwendig.

Gezählt werden die Streifen der Gehäuseoberseite, die zwischen den beiden Nähten der benachbarten Windungen sichtbar sind. In diese Größe gehen also Faktoren der Schalenform und des Protoconchdurchmessers mit ein und bestimmen neben der Variabilität des Streifenabstandes die Varianz der Meßgröße. Das Verfahren ist bei dieser taxonomischen Gruppe dennoch praktikabel und daher einer Messung absoluter Distanzen vorzuziehen.

Auch längs der Protoconch-Windungen gibt es ontogenetische Veränderungen der Skulpturmuster und der Streifenzahl. Streifen können zwischengeschaltet werden oder verschwinden. Um dieses an sich interessante Phänomen auch in seiner zeitlichen Richtung zu erfassen, wurde an drei Positionen gezählt (Abb. 29): nahe dem Beginn des Protoconchs (a), nächst dem Ende (c) und in einer mittleren Position (b).

In hierarchischen Größenunterschieden oder unterschiedlichem Feinbau (Haare, Leisten, Gruben) drücken sich qualitative Unterschiede aus, bei denen die Abzählmethode an eine prinzipielle Grenze gelangt. Das ist z. B. bei *Viviparus* der Fall.

Da die gesamte Untersuchung nur der Gewinnung eines Überblickes diente, wurde allein bei *Gyraulus albus* und *Gyraulus kleini* eine statistisch auswertbare Zahl von Individuen untersucht, ansonsten lediglich 3 – 5 Exemplare. Die Werte der Streifenzahl sind Extreme der intraspezifischen einschließlich der ontogenetischen Varianz des Protoconchs. In Abb. 30 ist der maximal festgestellte Spielraum gra-

Skulptur des Protoconch

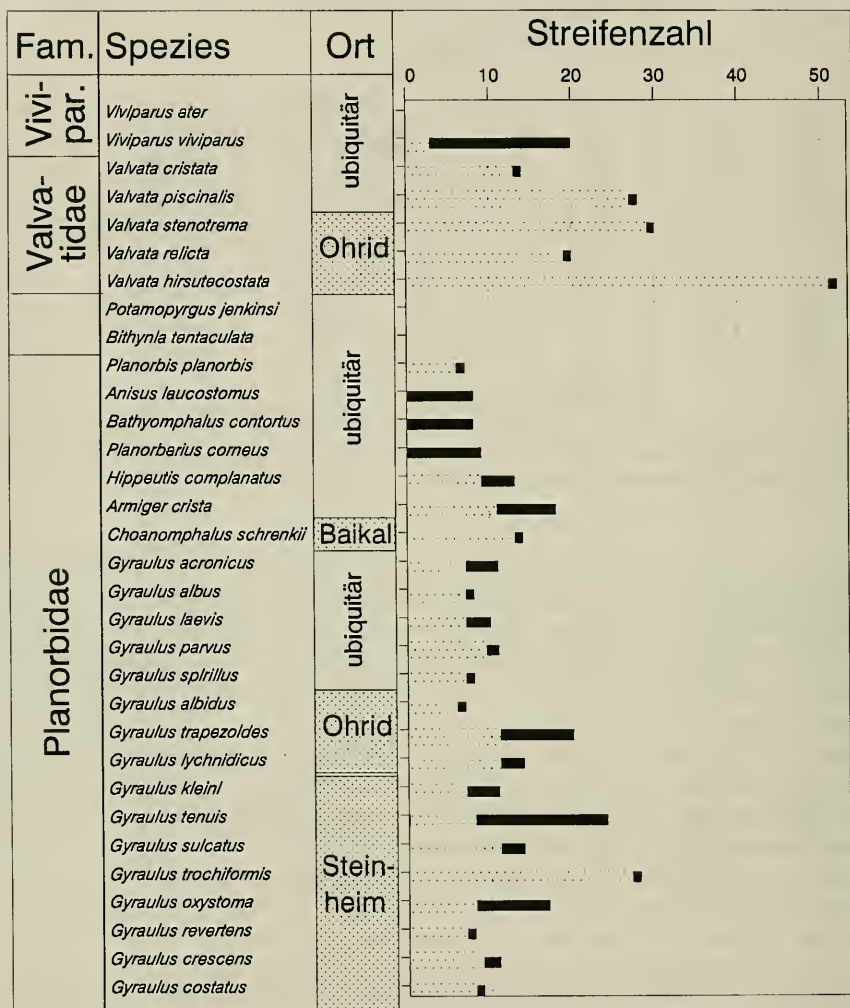


Abb. 30. Verwendung embryonaler Skulpturmerkmale als taxonomisches Kriterium. Valvatae sind durch relativ hohe Streifenzahl von Planorbiden unterschieden. Bei Gyraulus besitzen die Endemiten von Ohrid und Steinheim vermehrte Streifen. *Gyraulus trochiformis* zeigt die höchste Zahl innerhalb der Familie Planorbidae.

phisch (als Bereichsbalken) dargestellt. Die systematische Auswertung der Bilder und Daten brachte folgende Ergebnisse:

Viviparidae

Skulptur fehlend (*Viviparus ater*) bis relativ komplex (*Viviparus viviparus*), longitudinal in drei Reihen von Haaren und ca. 20 Leisten mit Andeutung von Zwischenleisten; Querschnitt in Position der Haarreihen gewinkelt.

Valvatidae (Taf. 2 und 3)

Longitudinale und kommarginale Skulptur. Longitudinale Muster dominieren am Anfang, kommarginale am Ende des Protoconchs. Geringer Leistenabstand (hohe Dichte: 14–52 Streifen). Dadurch entsteht „Gitterskulptur“.

Endemische Arten des Ohridsees: Tendenz zur Verstärkung der Protoconch-Skulptur ist ausgeprägt. Nach der Zahl der Leisten entspricht *Valvata piscinalis* der conchyliologisch ähnlichen, im Ohridsee endemischen Art *Valvata stenotrema*. Dasselbe gilt für *Valvata cristata* im Verhältnis zu *Valvata relictata*. Die große, endemische Art *Valvata hirsutecostata* trägt dichte, stark ausgeprägte Protoconch-Skulptur (Taf. 3/6).

Bithyniidae und Hydrobiidae

Bei den untersuchten Arten *Bithynia tentaculata* und *Potamopyrgus jenkinsi* ist der Protoconch völlig glatt.

Planorbidae

Große Formenvielfalt; longitudinale Skulptur dominiert; meist großer Leistenabstand (7–11). Unterschiede der Gattungen:

Planorbarius corneus (Taf. 4/3): Grubenartige Vertiefungen in regelmäßigem Netz; übergehend in Leisten.

Hippeutis complanatus (Taf. 4/4): Leisten nur schwach erhoben, im mittleren Teil in der Zahl halbiert, am Ende des Protoconchs mehr als Andeutung von Gruben mit kommarginaler Dehnung.

Bathyomphalus (Taf. 4/5) und *Anisus* (Taf. 4/6): Longitudinale Leisten am Anfang, kommarginale Wachstumsfalten im Endabschnitt.

Planorbis: Longitudinalleisten sehr schwach bis fehlend.

Gyraulus (Taf. 5 und 6): Longitudinalleisten, von Anfang bis Ende des Protoconch reichend, meist deutlich und regelmäßig.

Die Planorbiden sind durch die Merkmale der Protoconch-Skulptur gut gegenüber Valvatiden und Vivipariden unterschieden. Der stets planispirale Protoconch hebt sie zusätzlich von anderen limnischen Gastropodenfamilien ab.

4.3.3. Variabilität und taxonomische Verwendung embryonaler Skulpturmerkmale bei der Gattung *Gyraulus*

Bei der Gattung *Gyraulus* (Planorbidae) lag besonderes Interesse und umfangreiches Sammlungsmaterial vor, um eine vergleichende Untersuchung der Protoconch-Skulptur auf Artniveau durchzuführen. Einerseits waren es die beiden stark skulpturierten *Gyraulus*-Arten des Ohridsees, andererseits die *Gyraulus* „multiformis“-Gruppe von Steinheim, welche in Beziehung gebracht werden sollten zu rezenten europäischen und ubiquitären Arten der Gattung.

Die Variabilität der Leistenzahl bei *Gyraulus albus* (Fundort Hirschau, Exkursion Nr. 8) wurde statistisch erfaßt, um die taxonomische Verwendbarkeit des Merkmals zu testen (Tab. 8). Dabei zeigte sich eine hierfür wünschenswert geringe Standardabweichung.

Nach den Ergebnissen des vorhergehenden Kapitels ist es möglich, *Gyraulus* auch innerhalb der Planorbidae mittels Protoconch-Merkmalen relativ sicher von anderen Gattungen zu unterscheiden. Es bestehen engere Beziehungen zu den Gattungen *Planorbis*, *Anisus* und *Bathyomphalus*, die ebenfalls dem Tribus Planorbini ange-

Tab. 8. Untersuchung der Variabilität der Protoconchskulptur einer Population von *Gyraulus albus*.

Zahl der Protoconchleisten	
Individuenzahl	18
Mittelwert	7,42
Standardabweichung	0,6
Minimum	7
Maximum	8

hören. Die Leistenzahl liegt im Normalfall bei 7 bis 11. Frühontogenetische Veränderungen der Anzahl oder des Typs der Skulptur sind in der Regel nicht vorhanden.

Ein Vergleich mit der im Baikalsee endemischen Planorbidengattung *Choanomphalus* ist phylogenetisch interessant. Nach lichtoptischen Beobachtungen an einem Exemplar des Naturhistorischen Museums Wien (NHMW 32952) weist *Choanomphalus schrenkii* mit 14 Leisten eine gegenüber ubiquitärem *Gyraulus* stark erhöhte Zahl auf. Eine verwandtschaftliche Beziehung zu *Gyraulus kleini* von Steinheim, wie von BAKER (1945) vermutet, ist deshalb ausgeschlossen. *Armiger*, eine Untergattung von *Gyraulus*, trägt die hohe Zahl von bis zu 18 Leisten (Taf. 4/8).

Ausgehend von der Auswertung der fünf ubiquitären Arten *Gyraulus acronicus*, *Gyraulus albus*, *Gyraulus laevis*, *Gyraulus parvus* und *Gyraulus spirillus* mit normalerweise 7 (bis zu 11) Leisten können nun die drei endemischen Arten des Ohridsees betrachtet werden (Taf. 6 und Abb. 30):

- *Gyraulus albidus* besitzt ca. 7 Leisten, liegt also im Normalfeld von *Gyraulus*. Er ist auch conchyliologisch am besten mit einer ubiquitären Art wie *Gyraulus acronicus* vergleichbar.
- *Gyraulus lychnidicus* besitzt im mittleren Abschnitt ca. 14 Leisten.
- *Gyraulus trapezoides* besitzt im mittleren Abschnitt ebenfalls 14 Leisten, im Endabschnitt jedoch bis zu 20 (11–20). Er bildet zahlreiche feine Zwischenleisten. Die intraspezifische Variabilität ist groß.

Die Arten *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides* des Ohridsees mit für *Gyraulus* ungewöhnlichem Teleoconch zeigen auch im Protoconch stark vermehrte und variable Leistenzahl. Die Variabilität von *Gyraulus trapezoides* ist größer. Er lebt in tieferem Wasser, also in einem stabileren Biotop als *Gyraulus lychnidicus*.

Gyraulus kleini ist die Stammart der Steinheimer Evolutionsreihe. Bei der merkmalsarmen Gattung *Gyraulus* ist eine Gattungsdiagnose einer fossilen Art besonders unsicher, im vorliegenden Fall jedoch wesentliche Voraussetzung für alle Vergleiche mit lebenden Tieren. Taf. 7/4 zeigt ein gut erhaltenes Embryonalgewinde von *Gyraulus kleini*. Es trägt in der Regel 7 Leisten (bis zu 11). Es unterscheidet sich darin nicht von rezenten ubiquitären Gyraulen, wie z. B. *Gyraulus laevis*, mit dem *Gyraulus kleini* von GOTTSCHICK oft verglichen worden war. Da die Planorbiden bereits im Miozän ausdifferenziert waren, ist eine Verwechslung mit anderen fossilen Gattungen dieser Familie auszuschließen. Eine Ansprache als *Valvata*, wie es in der Literatur des 19. Jahrhunderts über Steinheim oft der Fall ist, ist damit nun völlig unmöglich.

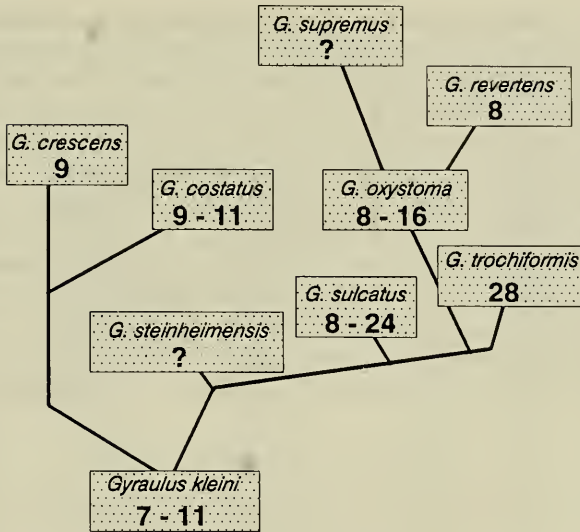


Abb. 31. Evolution der Streifenanzahl des Protoconchs von *Gyraulus* „multiformis“. Die großen, skulpturierten Arten zeigen auch die stärksten Veränderungen der Protoconchskulptur.

4.3.4. Evolution der Protoconch-Skulptur bei *Gyraulus* „multiformis“

Nach der Beschreibung der Protoconch-Skulptur von *Gyraulus kleini* von Steinheim liegt es nahe, die Embryonalgehäuse der evolutiv abgeleiteten Spezies zu betrachten, um so die Phylogenie der Ontogenie zu studieren, was nur bei Organismen mit terminalem Wachstum und nur bei besonders günstigen Erhaltungsbedingungen wie in Steinheim möglich ist.

Die Ergebnisse der REM-Aufnahmen sind in den Tafeln 7–9 am Objekt zu betrachten. Die Auszählung und Darstellung erfolgte in Abb. 30. Einen besseren Vergleich in Stammbaumform läßt Abb. 31 zu. Leider konnten von der ersten endemischen Spezies (*Gyraulus steinheimensis*) und von der letzten der Stammreihe (*Gyraulus supremus*) keine auswertbaren Aufnahmen der Embryonalgewinde erzielt werden.

Die Arten der „Nebenreihe“, *Gyraulus costatus* und *Gyraulus creescens*, welche klein und planispiral blieben, sind auch in der Protoconch-Skulptur konservativ. Mit *Gyraulus tenuis* (= *Gyraulus sulcatus* bei MENSINK 1984) war bereits früh eine stark vermehrte und variable Leistenanzahl von 8–24 vorhanden. *Gyraulus trochiformis*, mit dem größten und sonderbarsten Gehäuse, das von einem *Gyraulus* bekannt geworden ist, trägt nicht weniger als 28 Leisten. Der früher als *Gyraulus trochiformis* entstandene und wohl weniger spezialisierte *Gyraulus oxystoma* bleibt bei 8–16 Leisten. Der daraus hervorgegangene *Gyraulus revertens* hat, wie *Gyraulus kleini*, wieder 8 Leisten.

Insgesamt läßt sich also im Steinheimer Becken die gleiche Tendenz zur Leistenvermehrung bei den größeren und stark skulpturierten Arten von *Gyraulus* feststellen wie im Ohridsee, jedoch hier in der phylogenetischen Dimension. Morphologische Abwandlung der Arten und ihrer Adultgehäuse ergreift also auch die

Embryonalschale. Skulpturvermehrung und Erhöhung der Variabilität tritt bereits hier auf. Da frühontogenetische Merkmale als relativ konservativ angesehen werden müssen, sind die dokumentierten drastischen Veränderungen als Beweis für eine weitreichende Evolution aufzufassen. Bei *Gyraulus trochiformis* hat sich die Leistenzahl auf ein Maß vermehrt, wie es bei keiner anderen Art der Familie bisher gefunden werden konnte. Dies, wie auch der aberrante Bau des Teleoconchs, würde die Erstellung eines eigenen Taxons vom Rang einer Familie rechtfertigen.

Eine Embryonalschale von *Gyraulus kleini* zeigte Leistenvermehrung im Anfangsteil. Da diese Merkmale im Teleoconch phylogenetisch später auftreten, könnte dies bedeuten, daß ontogenetisch eine Verlagerung von frühontogenetischen Charakteren in das Adultstadium, also eine Retardation und Paedomorphose stattfindet. Ist es eine Entwicklung von Atavismen oder selektiver Erwerb neuer Merkmale, was *Gyraulus „multiformis“* im Langzeitsee von Steinheim hervorbringt?

4.4. Skulptur des Teleoconchs

4.4.1. Morphologisch-deskriptive Analyse

4.4.1.1. Einleitung

Die Untersuchung der Teleoconch-Skulptur von Gastropoden bildet den zentralen Teil der morphologischen Analyse. Der Begriff Skulptur wird hier in seiner weiten Fassung als Musterbildung der Schalenoberfläche und Aperturform verwendet. Ausgehend von der exemplarischen Beschreibung einiger ubiquitärer Süßwassergastropoden und ihrer Skulptur soll der Bau komplexer endemischer Gastropodenschalen des Ohridsees relativiert werden können. Beispiele von Gastropoden anderer Langzeitseen werden anschließend herangezogen. Anhand der marinen Spezies *Murex pecten* soll schließlich ein Maximum an Schalenkomplexität und damit das andere Extrem gegenüber normalen limnischen Gastropoden gezeigt werden. Danach werden, mit dem durch die vorangegangenen Skulpturbeschreibungen geschulten Blick und mit besonderer Berücksichtigung von *Gyraulus*, Erklärungsansätze limnischer Skulpturbildung aufgezeigt. Das neontologische Schalenstudium erlaubt schließlich eine Bewertung der Evolution der Teleoconch-Skulptur bei *Gyraulus „multiformis“* von Steinheim. Eine Zusammenstellung der mit REM aufgenommenen Spezies und Teleoconch-Skulpturen gibt Tab. 9.

4.4.1.2. Mitteleuropäische Süßwassergastropoden

Der Zugang zur Beschreibung der Teleoconch-Skulptur limnischer Gastropoden soll durch die mit ca. 50 Arten leicht überschaubare, in Deutschland heimische und ubiquitäre Fauna mit geringer Skulpturausprägung erschlossen werden. Die Daten stammen aus eigenem Sammlungsmaterial und systematischer sowie biogeographischer Literatur (GLÖER et al. 1980; EHRMANN 1949; ILLIES 1978). Die Ergebnisse der Skulpturbeschreibung sind in Tab. 10 zusammengefaßt. Einige der skulpturaufweisenden Spezies dieser Fauna sind als REM-Aufnahmen in den Tafeln abgebildet (siehe Tab. 10, rechte Spalte). Skulpturbildung in weiterem Sinne zeigen 17 von 45 Spezies (38 %). Diese Skulpturmerkmale sind den Sammlern bestens vertraut und werden auch in der malakologischen Literatur zur Artcharakteristik benutzt und dargestellt. In diesem Zusammenhang interessiert die systematische Verteilung sowie die spezifische Ausprägung von Schalen-skulptur, die kurz erläutert werden soll.

Tab. 9. Spezies, deren Teleoconchskulptur näher untersucht wurde.

Spezies		Herkunft	REM		Abbildung (Taf./Fig.)
			Vergr.	Aufn. Nr.	
<i>Ancylus</i>	<i>lapicidus</i>	Ohridsee	58	561	1/2
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Tübingen	290	511	5/1
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Tübingen	54	508	4/7
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Wendelsheim	60	26719	5/3
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Tübingen	49	507	5/2
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	Alatsee	12	30181	2/2
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	Hirschau	47	30153	2/1
<i>Ginaia</i>	<i>munda</i>	Ohridsee	21	756	1/1
<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>	Irrsee	16	31755	6/3
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Hirschau	25	28289	5/5
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Kirch.furt	220	407	5/7
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Bad Urach	63	26713	5/4
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Iseosee	65	30187	5/8
<i>Gyraulus</i>	<i>costatus</i>	Steinheim	85	589	9/1
<i>Gyraulus</i>	<i>costatus</i>	Steinheim	50	30143	9/3
<i>Gyraulus</i>	<i>crescens</i>	Steinheim	63	759	8/7
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	50	30142	9/4
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	55	30140	9/7
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	65	30139	9/6
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	60	30144	9/8
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	55	30141	9/5
<i>Gyraulus</i>	<i>kleini</i>	Steinheim	30	28292	7/3
<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i>	Ohridsee	480	516	6/6
<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i>	Ohridsee	29	515	6/5
<i>Gyraulus</i>	<i>spec.</i>	Ohridsee	260	566	6/8
<i>Gyraulus</i>	<i>parvus</i>	Bodensee	25	30145	6/1
<i>Gyraulus</i>	<i>revertens</i>	Steinheim	37	760	8/5
<i>Gyraulus</i>	<i>sulcatus</i>	Steinheim	14	26705	7/8
<i>Gyraulus</i>	<i>tenuis</i>	Steinheim	30	26711	7/7
<i>Gyraulus</i>	<i>tenuis</i>	Steinheim	29	748	7/5
<i>Gyraulus</i>	<i>trapezoides</i>	Ohridsee	35	514	6/7
<i>Gyraulus</i>	<i>trochiformis</i>	Steinheim	11	28290	8/1
<i>Gyraulus</i>	<i>trochiformis</i>	Steinheim	66	595	8/3
<i>Melanoides</i>	<i>tuberculata</i>	Villach	12	30188	1/7
<i>Melanoides</i>	<i>tuberculata</i>	Villach	11	27166	1/8
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	Ungarn	14	27162	4/2
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	Märchensee	12	30137	4/1
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	18	31756	1/4
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	12	31757	1/5
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	25	30182	1/3
<i>Pyrgula</i>	<i>annulata</i>	Gardasee	15	30149	1/6
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Alpsee	15	31754	3/1
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Wörthersee	170	26709	2/8
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Bodensee	26	26716	2/5
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Wörthersee	20	26708	2/7
<i>Valvata</i>	<i>relicta</i>	Ohridsee	57	572	3/3
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	190	564	3/8
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	13	31751	3/5
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	12	31753	3/7

Tab. 10. Das Auftreten verschiedener Skulpturtypen bei Süßwassergastropoden der Fauna von Deutschland. Kommt nur eine seltene, eventuell modifikatorisch bedingte Variante vor, wird dies durch eingeklammerte Symbole (+) dargestellt und nicht in die prozentuale Auswertung unten mit einbezogen.

Taxon			Ornamentierung				Abbildung (Taf./Fig.)
Familie	Genus	spec.	i.a. ohne Skulptur	Pigment- muster	Skulptur i.e.S.	polygon. Querschnitt	
Neritidae	<i>Theodoxus</i>	<i>danubialis</i>		+			
	<i>Theodoxus</i>	<i>fluviatilis</i>		+			
	<i>Theodoxus</i>	<i>transversalis</i>		+			
Viviparidae	<i>Viviparus</i>	<i>ater</i>		+			
	<i>Viviparus</i>	<i>contectus</i>		+			
	<i>Viviparus</i>	<i>viviparus</i>		+	+		
Valvatidae	<i>Valvata</i>	<i>cristata</i>	+				
	<i>Valvata</i>	<i>pulchella</i>	+				
	<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	+		(+)		2/5
Hydrobiidae	<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	+		(+)	(+)	1/3
	<i>Lithoglyphus</i>	<i>naticoides</i>	+			(+)	
	<i>Bythinella</i>	<i>alta</i>	+				
	<i>Marstoniopsis</i>	<i>scholtzi</i>	+				
Bithyniidae	<i>Bithynia</i>	<i>leachi</i>	+				
	<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	+				2/1
Physidae	<i>Aplexa</i>	<i>hypnorum</i>	+				
	<i>Physa</i>	<i>acuta</i>	+				
	<i>Physa</i>	<i>fontinalis</i>	+				
Lymnaeidae	<i>Lymnaea</i>	<i>stagnalis</i>	+		(+)		
	<i>Stagnicola</i>	<i>corvus</i>	+				
	<i>Stagnicola</i>	<i>glabra</i>	+				
	<i>Stagnicola</i>	<i>turricula</i>	+				
	<i>Galba</i>	<i>truncatula</i>	+				
	<i>Radix</i>	<i>auricularia</i>	+		(+)		
	<i>Radix</i>	<i>peregra</i>	+		(+)		
	<i>Myxas</i>	<i>glutinaosa</i>	+				
Ancylidae	<i>Ancylus</i>	<i>fluviatilis</i>	+		(+)		
	<i>Ferrissia</i>	<i>wautieri</i>	+				
Acroloxidae	<i>Acroloxus</i>	<i>lacustris</i>	+				
Planorbidae	<i>Anisus</i>	<i>leucostomus</i>	+				
	<i>Anisus</i>	<i>spirorbis</i>				(+)	
	<i>Bathyomphalus</i>	<i>contortus</i>	+				
	<i>Anisus</i>	<i>vortex</i>				+	
	<i>Anisus</i>	<i>vorticulus</i>				(+)	
	<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>			+		6/3
	<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>			+		5/5
	<i>Gyraulus</i>	<i>laevis</i>	+				
	<i>Gyraulus</i>	<i>riparius</i>				+	
	<i>Gyraulus</i>	<i>rossmaessleri</i>	+				
	<i>Gyraulus</i>	<i>crista</i>			+		4/7
	<i>Segmentina</i>	<i>nitida</i>					+
	<i>Hippeutis</i>	<i>complanatus</i>					+
	<i>Planorbarius</i>	<i>comeus</i>	+				4/1
	<i>Planorbis</i>	<i>carinatus</i>					+
<i>Planorbis</i>	<i>planorbis</i>					+	
Gesamtzahl, ohne (+)		45	28	6	4	6	
%			62,2%	13,3%	8,9%	13,3%	
Gesamtzahl ohne Planorbidae		29	23	6	1	0	
%			79,3%	20,7%	3,4%	0,0%	
Planorbidae		16	5	0	3	6	
%			31,3%	0,0%	18,8%	37,5%	

- Neritidae: Pigmentmuster, oft intensiv und komplex.
 Viviparidae: Pigment meist in Form von 3 longitudinalen Bändern.
 Hydrobiidae: keine Skulpturen. *Potamopyrgus jenkinsi*, der eigentlich nicht zur heimischen Fauna gehört, bildet in manchen Populationen häufig longitudinale Periostracalkiele.
 Lymnaeidae: gelegentlich „hammerschlägige“ Oberfläche.
 Planorbidae: a) Periostracalskulptur bei 3 von 16 Arten (*Gyraulus albus*, *Gyraulus acronicus* und *Gyraulus (Armiger) crista*), siehe Tafel 5/5, 6/3 und 4/7. Dabei bestehen ein longitudinaler Periostracalkiel bei *Gyraulus acronicus*, kommarginale Periostracalrippen bei *Gyraulus (Armiger) crista* und eine gitterartig überlagerte Periostracalskulptur bei *Gyraulus albus*.
 b) Polygonale Aperturform, d. h. Abweichung des Windungsquerschnitts von der sphärisch-elliptischen Form, zeigen 6 bis 8 von 16 Arten. Dies äußert sich in einer Kante, die kielförmig spitz (*Planorbis carinatus*), oder etwa rechtwinklig (*Planorbis planorbis*, *Anisus vortex*) bis stumpf (*Anisus vorticulus*, *Anisus spirorbis*) sein kann.

Die verbleibenden Familien sind im Betrachtungsgebiet im allgemeinen skulpturlos. Aus den Daten von Tab. 10 lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

- 38 % der heimischen limnischen Gastropoden zeigen Skulpturbildung.
- Verschiedene Ausprägungen der Ornamentierung treten familienspezifisch auf (Pigmentierung bei Neritiden und Vivipariden, Skulptur im engeren Sinne bei Planorbiden).
- Skulpturhäufigkeit und Vielfalt ist bei Planorbiden mit 9 von 16 Arten (56 %) weit größer als bei den übrigen Familien der Fauna mit 6 von 29 Arten (21 %).
- die Periostracalskulptur ist bei der Gattung *Gyraulus* stark ausgeprägt.

Insgesamt sind die Schalenskulpturen dieser Fauna wenig auffällig und nur ansatzweise entwickelt, was ein Vergleich zu anderen Faunen zeigen wird (folgende zwei Kapitel sowie Kap. 5.1). Ein Beispiel stark entwickelter Skulptur in der näheren Umgebung zu Deutschland gibt *Pyrgula annulata* aus dem Gardasee (Taf. 1/6).

4.4.1.3. Endemische Gastropoden des Ohridsees

Ein ganz anderes Bild als bei verbreiteten mitteleuropäischen Gastropoden ergibt sich für die Schalenskulptur von Arten, die im Ohridsee endemisch sind. Der Ohridsee ist in Makedonien an der jugoslawisch-albanischen Grenze gelegen (vgl. Kap. 2.2.1). Er ist der tiefste und älteste See Europas (STANKOVIC 1960) und besitzt eine hochgradig endemische Fauna, darunter auch viele Gastropoden. Die intralukustrischen Verbreitungsverhältnisse sind jedoch kompliziert (RADOMAN 1955; STANKOVIC & RADOMAN 1955; GORTHNER 1984 b). Es werden 75 Arten genannt, die den See und seine Umgebung bewohnen, wovon 57 (76 %) endemisch sind. Im See selbst leben jedoch nur 54 Arten, wovon 5 nur lokal und selten vorkommen, vielleicht durch anthropogene Wirkung eingeschleppt wurden, und ubiquitär sind. Es bleiben also 49 Arten, von denen 47 (96 %) endemisch sind. Diese Arten sind in Tab. 11 aufgelistet und entsprechend Tab. 10 nach ihrer Skulptur bewertet worden. Hinweise auf Tafeln mit Abbildung der Gehäuse in REM-Aufnahmen stehen in der äußersten rechten Spalte.

Die Übersicht zeigt, daß Skulpturbildung in allen Familien stark vertreten ist, am uneinheitlichsten bei den meist sehr kleinen Orientaliiden, doch generell bei Valvatiden, Pyrguliden und bei Planorbidae (*Gyraulus*). Ein quantitativer Vergleich mit der mitteleuropäischen Fauna ist in Tab. 12 zu sehen.

Tab. 11. Gehäuse-Ornamentierung bei endemischen Spezies aus dem Ohridsee.

Familie	Taxon		Ornamentierung				Abbildung (Taf./Fig.)
	Genus	spec.	i. a. ohne Skulptur	Pigment- muster	Skulptur	polygon. Querschnitt	
Valvatidae	<i>Valvata</i>	<i>stenotrema</i> Pol.			+		
	<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i> Pol.			+		3/5
	<i>Valvata</i>	<i>rhabdota</i> Sturany			+		
	<i>Valvata</i>	<i>relicta</i> Pol.			+	+	3/3
Orientaliidae	<i>Dolapia</i>	<i>ornata</i> Radoman			+	+	
	<i>Karevia</i>	<i>miladinovorum</i> Hadzisce			+	+	
	<i>Ohridohauffenia</i>	<i>depressa</i> Radoman			+	+	
	<i>Ohridohauffenia</i>	<i>sublitoralis</i> Radoman				+	
	<i>Ohridohoratia</i>	<i>carinata</i> Radoman			+	+	
	<i>Ohridohoratia</i>	<i>pygmaea</i> Westerlund				+	
	<i>Ohridosturanya</i>	<i>stankovici</i> Hadzisce	+				
	<i>Ohrigocea</i>	<i>karevi</i> Hadzisce			+	+	
	<i>Ohrigocea</i>	<i>samulii</i> Hadzisce	+				
	<i>Polinskiola</i>	<i>polinski</i> Radoman	+				
	<i>Polinskiola</i>	<i>sturanyi</i> Westerlund	+				
	<i>Rotondia</i>	<i>rotonda</i> Radoman	+				
	<i>Zaumia</i>	<i>kusceri</i> Hadzisce	+				
	<i>Zaumia</i>	<i>sanctizaumi</i> Radoman	+				
	<i>Lyhndia</i>	<i>hadzii</i> Hadzisce					+
	<i>Lyhndia</i>	<i>stankovici</i>			+	+	
	<i>Lyhndia</i>	<i>sublitoralis</i>					+
	<i>Lyhndia</i>	<i>karamani</i> Hadzisce			+	+	
	<i>Pseudohoratia</i>	<i>brusinae</i> Radoman	+				
	<i>Pseudohoratia</i>	<i>lacustris</i> Radoman	+				
<i>Pseudohoratia</i>	<i>ochridana</i> Polinski	+					
<i>Gocca</i>	<i>ochridana</i> Hadzisce					+	
Pyrgulidae	<i>Pyrgohydrobia</i>	<i>grochmalickii</i> Polinski	+				
	<i>Chilopyrgula</i>	<i>sturanyi</i> Brusina			+	+	
	<i>Macedopyrgula</i>	<i>pavlovici</i> Polinski			+	+	
	<i>Macedopyrgula</i>	<i>wagneri</i> Polinski			+	+	
	<i>Neofossarulus</i>	<i>stankovici</i> Polinski			+	+	
	<i>Stankovicia</i>	<i>baikaliformis</i> Polinski				+	
	<i>Trachyochridia</i>	<i>filocincta</i> Polinski			+		
	<i>Ginaia</i>	<i>munda</i> Sturany				+	1/1
	<i>Ochridopyrgula</i>	<i>macedonica</i> Brusina			+	+	
	<i>Xestopyrgula</i>	<i>dybowskii</i> Polinski				+	
	<i>Micropyrgulidae</i>	<i>Micropyrgula</i>	<i>stankovici</i> Polinski			+	
	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Radix</i>	<i>relicta</i> Polinski	+			
Planorbidae	<i>Gyraulus</i>	<i>albidus</i> Radoman			+		
	<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i> Hesse			+	+	6/3
	<i>Gyraulus</i>	<i>trapezoides</i> Polinski			+	+	6/7
	<i>Planorbis</i>	<i>macedonicus</i> Sturany				+	
Ancyliidae	<i>Ancylus</i>	<i>lapicidus</i> Hubendick			+		1/2
	<i>Ancylus</i>	<i>scalariformis</i> Stank. & Rad.			+		
Ancyliidae	<i>Ancylus</i>	<i>tapirulus</i> Polinski	+				
Acroloxidae	<i>Acroloxus</i>	<i>improvisus</i> Polinski	+				
	<i>Acroloxus</i>	<i>macedonicus</i> Hadzisce			+	+	
	Gesamtzahl		47	14	0	24	25
	%			29,8%	0,0%	51,1%	53,2%

Tab. 12. Vergleich der Ornamentierung der Süßwassergastropoden-Faunen von Deutschland (Tab. 10) und Ohrid (Tab. 11).

Limnische Gastropoden	Arten- zahl	mit Schalen- ornament	davon mit		
			Pigment- muster	Skulptur- muster	polygonaler Apertur
Deutschland	45	38%	35%	24%	35%
Ohridsee	47	70%	0%	73%	76%

Im Ohridsee ist nicht nur der Gesamtanteil der skulpturierten Spezies etwa doppelt so hoch wie in Deutschland bzw. Mitteleuropa. Auch die besonders tiefgreifende Umgestaltung der Gehäuse mit polygonaler Apertur ist bei drei Viertel aller Spezies vorhanden. Ferner ist die Intensität der Skulpturbildung des Periostracums (Haare, Taf. 6/8; Schuppen, Taf. 3/8; hohe Rippen, Taf. 1/2) und der Schale (breite Wülste, Taf. 3/3; „Wellblechskulptur“, Taf. 1/1) enorm.

Es ist nicht Ziel vorliegender Arbeit, eine lückenlose Beschreibung der Schalen-skulptur aller Spezies aus Langzeitseen zu liefern. Vielmehr sollen Evolutionstendenzen, Bau-Charakteristika und ökologisches Umfeld beispielhaft analysiert werden. Daher wird bezüglich weiterer Abbildungen und Beschreibungen auf die taxonomische Literatur verwiesen.

Bei morphologisch-vergleichender Betrachtung der Gastropodenfauna des Ohridsees läßt sich also qualitativ und quantitativ außergewöhnliche Skulpturausbildung feststellen. Weiterhin wird der See fast ausschließlich von stenöken, endemischen Spezies besiedelt. Insgesamt ist seine Fauna also morphologisch und taxonomisch hoch differenziert. Die Gattung *Gyraulus* ist dafür ein typisches Beispiel. Ansätze der Skulpturbildung ubiquitärer Spezies entwickeln sich im Ohridsee in endemischen Formen fort.

4.4.1.4. Gastropoden aus Langzeitseen

Vergleichbar zum Ohridsee gibt es weltweit eine Reihe weiterer alter Seen mit bemerkenswerter Fauna. Dies sind der Biwasee in Japan, der Inlésee in Burma, der Titicacasee in Peru/Bolivien, der Baikalsee in Sibirien und der Tanganyikasee in Ost-Afrika (vgl. Kap. 2.2.2., Abb. 6). Sie heben sich als sogenannte Langzeitseen mit einer Lebensdauer von 100 000 bis mehreren Millionen Jahren von allen anderen, normalerweise schnell verlandenden Binnenseen ab. Ausgehend vom geographischen Aspekt der Artbildung gibt BROOKS (1950) einen Vergleich der Faunen. BOSS (1978) diskutiert die Evolutionsbedingungen von Gastropoden dieser Seen und stellt geographische Daten sowie Artenlisten zusammen. Beide Autoren stellen die Frage der taxonomischen Diversität in den Vordergrund, ohne auf die morphologischen Eigenheiten dieser endemischen Spezies einzugehen, speziell auf die starke Skulptur-entwicklung der Schneckenschalen. Weitere vergleichbare Langzeithabitate sind der Quatro Cienegas Komplex von Coahuila in Mexiko (TAYLOR 1966) und das Malili-System sowie der Possosee auf Celebes (SARASIN & SARASIN 1898).

Als erstmals Schalen aus dem Tanganyikasee (WOODWARD 1859) und Baikalsee (GERSTFELD 1859) der wissenschaftlichen Beschreibung zugänglich wurden, war dieses Phänomen bereits aufgefallen. Von BOURGUIGNAT (1885) wurden die Formen durch ihre Ähnlichkeit zu marinen Gehäusen als „thalassoide“ bezeichnet. Zur Definition und Genese dieses Begriffs siehe Kap. 6 im Anschluß an den analytischen Teil. Eine vergleichende Untersuchung der Schalen-skulpturen fehlte. Ihre Beschreibung und die Diskussion ihrer Bedeutung erfolgte also bisher ausschließlich im Rahmen der umfangreichen Literatur zu Faunistik der betreffenden Seen.

Eine Skulpturbewertung, wie im Falle des Ohridsees durchgeführt, hätte nur Aussagewert, wenn parallel dazu eine Vergleichsfauna der Umgebung bewertet würde. Da der Stand systematischer und biogeographischer Bearbeitung für die einzelnen Langzeitseen sehr unterschiedlich ist, wurde nur für den Baikalsee und den Tanganyikasee eine solche Bewertung vorgenommen. Diese wird in Kap. 5.1.2 nach Erläuterung des semiquantitativen Bewertungsschlüssels dargestellt werden.

Konvergenzen

Die Endemiten der Langzeitseen sind im jeweiligen See entstanden und nicht etwa weit zerstreute Relikte einer ehemaligen Fauna mit entsprechenden Schalenskulpturen. Bei der Gattung *Gyraulus* zum Beispiel, die im europäischen Ohridsee wie im ostasiatischen Biwasee mit eigenen Arten mit ähnlichen Gehäusen vorkommt (vgl. Abb. 4), zeigt der sehr unterschiedliche Bau von Radulae oder Prostata, daß keine engere verwandtschaftliche Beziehung besteht und die Gehäuse konvergent entstanden sein müssen (MEIER-BROOK 1979).

Wie sich *Gyraulus* in verschiedenen Langzeitseen conchyliologisch konvergent entwickelt hat, so sind auch andere Taxa, die in Langzeitseen einer evolutiven Abwandlung unterlagen, an verschiedenen Orten mit conchyliologisch ähnlichen Merkmalkomplexen ausgestattet, d. h. *Gyraulus* bildet Kiele und Haare, *Valvata* bildet Rippen, *Viviparus* Wülste und Knoten.

Variabilität

Die Schalenmerkmale sind innerhalb eines Sees intraspezifisch oft sehr variabel, z. B. bei *Gyraulus* im Ohridsee (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985), bei *Neothauma* (MOORE 1901), *Tiphobia borei* (MOORE 1898–1899 a) oder *Lavigeria nassa* aus dem Tanganyikasee. Aus der letztgenannten Art hatte BOURGUIGNAT (1890) über 40 Arten gemacht. JOHNSTON & COHEN (1987) untersuchten die Variabilität und Verbreitung mit Methoden der multivariaten Statistik. Karyologische Befunde (KAT 1986) zeigen andererseits, daß die conchyliologisch sehr unterschiedlichen Gattungen *Neothauma* und *Bellamyia* eng verwandt sind.

Extreme Skulptur

Von den Pulmonaten besitzt *Miratesta celebensis*, die im Possosee lebt, eine ungewöhnlich große und feste Schale mit Gitterskulptur und siphonostomer Mündung. Einige Melaniiden des Tanganyikasees weisen Schalenskulpturen und Formen auf, wie sie in der rezenten Limnofauna einzigartig sind. *Tiphobia borei* ähnelt mit ihren Dornen, die als Ein- und Ausfuhsipho dienen (vgl. Kap. 5.3.3.), einer marinen *Murex*. „Dornen“ als Ausfuhsipho des Atemwasserstroms besitzen auch *Bathanalia howesi* und *Paramelania iridescens*.

4.4.1.5. Komplexe marine Gehäuse: *Murex pecten*

Einleitung

Eines der komplexesten Gehäuse innerhalb der Gastropoden überhaupt besitzt *Murex pecten* (LIGHTFOOD 1789) aus dem Indo-Westpazifik (Taf. 10/1). Die bei Muriciden gewöhnlich auftretenden Stacheln sind hier an Zahl und Länge maximal ausgeprägt. Es entsteht eine bizarre Form, und die Spezies trägt wohl wegen der parallelen Bestachelung des Siphos auch den Namen „Venuskamm“ bzw. wird aufgrund einer anderen naheliegenden Assoziation „Skelettspindel“ genannt. Eine so weitgehende Ausdifferenzierung von Schalenskulptur bietet für die conchyliologische Analyse die Möglichkeit, quantitative und statistische Untersuchungen innerhalb eines Individuums durchzuführen. Im Komplexen wird die Erkenntnis der Gesetzmäßigkeit eines Konstruktionsprogrammes eher möglich sein, als im Einfachen, da das Erfassen von Regeln in der häufigen Wiederholung von Zahlen- und Maßverhältnissen leichter gelingt. Die Analyse von *Murex pecten* bildet gewissermaßen das Komplement zum Studium primitiver Skulpturbildungen bei Süßwasserschnecken, welche ihrerseits die Regeln der ökologischen Umweltbeziehungen

besser erkennbar werden lassen (siehe nachfolgendes Kapitel 4.4.1.6). In der folgenden Ausführung steht also der bautechnische Aspekt im Vordergrund, während sonst das Thema dieser Arbeit die ökologisch-adaptive Fragestellung betont.

Eine Monographie der Muriciden von RADWIN & D'ATTILIO (1976) stellt die morphologische Vielfalt der Gehäuse dar und nennt ihre systematisch wichtigen Merkmale. Die supraspezifische Taxonomie basiert bei dieser Familie auf Radula und auch auf Gehäusecharakteren (RADWIN & D'ATTILIO 1971). Die ausgeprägte Varix- bzw. Dornbildung der Muriciden wurde von verschiedenen Autoren untersucht. MAK-KENZIE (1960) fand bei *Eupleura caudata*, daß eine Wachstumsperiode mit Varixbildung, die bei dieser Spezies eine halbe Windung umfaßt, 7 Wochen benötigt. Äußere, langperiodische Zeitgeber haben dabei keinen Einfluß. Bei Arten von *Epitonium*, der „Wendeltreppe“, bei der die bis zu 15 Varices pro Windung viel dichter stehen, ließen sich artspezifische Unterschiede der Zahl systematisch verwenden (ROBERTSON 1983). Zum bautechnischen Aspekt der wachstumsbedingten Entfernung von Dornen bei *Murex trug* CARRIKER (1972) mit Aquarienbeobachtungen bei. Eine Varixbildung mit 30 mm Schalenzuwachs umfaßte 35 Tage, wovon ca. 8 Tage zur chemischen Entfernung von alten Dornen benötigt wurden.

Für die Untersuchung zur Verfügung standen insgesamt 5 Exemplare der Spezies aus der Kollektion SEILACHER sowie aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, Inv.-Nr. SMNS ZI 1 und ZI 2. Das am besten erhaltene Exemplar ohne abgebrochene Stacheln wurde vermessen. Es ist hinterlegt am Institut für Geologie und Paläontologie Tübingen unter der Nr. GPIT 1653/1. Zum Vergleich ähnlicher Skulpturbildungen wurden Individuen der Arten *Murex troscheli*, *Murex scolopax* und *Murex tribulus* herangezogen (Inv.-Nr. SMNS ZI 3 bis ZI 8). Die Rippenhöhe und die Zwischenabstände wurden aus dem Querschnitt eines Abdrucks des Gehäuses mittels eines Meßokulars bestimmt, die übrigen Gehäusemaße mit der Schieblehre.

Die Definition der gemessenen Skulpturparameter zeigt Abb. 32. Die Benennung der Perioden der Dornbildung (Varices) verwendet die Windungszahl, gezählt von der Mündung und mit Null beginnend und Buchstaben (a – c) innerhalb einer Windung. Die Numerierung der Dornen einer Periode erfolgt ausgehend von der Sutura im Uhrzeigersinn um die Apertur (Abb. 33). Es wurden die Abschnitte I, II und III unterschieden (siehe Kap. 4.4.1.5, S. 73, und Abb. 36). Jeder Dorn ist dadurch eindeutig klassifiziert und ansprechbar, z. B. 0-a–14.

Tab. 13. Maße und Charakteristika eines Gehäuses von *Murex pecten*, das der morphometrischen Untersuchung der Skulptur zugrunde liegt.

<i>Murex pecten</i>	Gehäusemaße
Gesamthöhe	127 mm
Apex bis Siphoende	118 mm
Apex bis Mündungsbasis	50 mm
Sipholänge	68 mm
Breite ohne Dornen	33 mm
Breite mit Dornen	77 mm
Mündungshöhe	24 mm
Auflagefläche	67 cm ²
Gehäusegewicht	19,08 g
Windungszahl	9
Zahl der Dornen	154

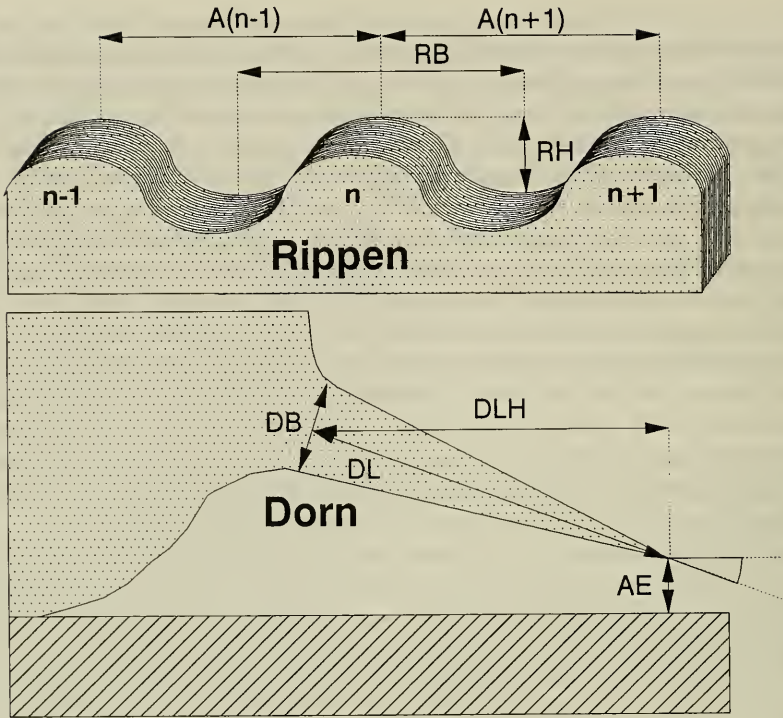


Abb. 32. Definition der gemessenen Skulpturparameter bei *Murex pecten*: RB = Rippenbreite, RH = Rippenhöhe, $A_{(n-1)}$, $A_{(n+1)}$ = Abstand zum benachbarten Skulpturelement, DB = Dornbreite, DL = Dornlänge, DLH = horizontale Dornlänge, AE = Abstand der Dornspitze zur Ebene der Auflagefläche.

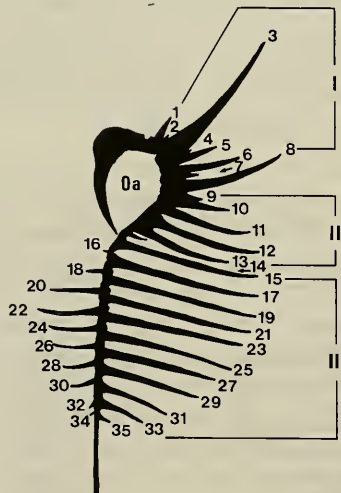


Abb. 33. Benennung der Skulpturelemente am Beispiel der letzten Varixbildung in der Mündungsebene (0-a). Die Zählung der Dornen beginnt an der Sutur und schreitet zur Siphonspitze fort (1–35). Es werden drei Abschnitte (I, II und III) unterschieden.

Diese Grundelemente sind sowohl ontogenetisch wie auch peristomatisch (entlang des Mündungsrandes) vielfältigen und beziehungsreichen Variationen unterworfen. Die folgende differenziertere Betrachtung soll die ontogenetische (zeitliche) und die peristomatische (räumliche) Dimension getrennt behandeln.

Ontogenetische Entwicklung der Skulpturelemente

Zyklus der Skulpturbildung

Das Gehäuse des untersuchten, relativ großen, adulten Individuums von *Murex pecten* besitzt 9 Windungen. In gleichen Winkelabständen werden pro Windung etwa 3 Perioden einer Skulpturbildung durchlaufen, die im nächsten Kapitel ausführlich beschrieben werden wird und die aus den Skulpturtypen longitudinaler Rippen, kommarginaler Dornenreihen und gezähntem Mündungsrand besteht. Der exakte Winkel der Periode ist 110° , also weniger als eine Drittel Windung. Der Vorteil davon ist, daß beim Wachstum die Dornenreihe der drittletzten Periode resorbiert wird und die neue Dornenbildung in entsprechender Position simultan erfolgen kann. Dadurch wird eine Kalk-Zwischenlagerung und Neuakkumulation minimiert. Weiterhin werden durch die 110° -Winkel die Spitzen des Dorns Nr. 3 der vorhergehenden Windungen (siehe Taf. 10/3) näher an der Auflageebene des Tieres plaziert, was dem Schutz des caudalen Weichkörpers dienen könnte. So kommen auf 9 Windungen theoretisch 29,5 statt 27 Perioden. In der Terminologie der Perioden wurde

Tab. 14. Bildung von Dornen an einem Gehäuse von *Murex pecten*. Nur auf der letzten Windung sind alle Dornen erhalten, während sie in früher gebildeten Gehäuseteilen größtenteils wieder resorbiert wurden.

Windung	Peri- ode	gebildete Dornenzahl				erhaltene Dornenzahl			
		in Abschnitt			Summe	in Abschnitt			Summe
		I	II	III		I	II	III	
0	a	8	6	21	35	8	6	21	35
0	b	8	6	20	34	8	6	20	34
0	c	8	6	19	33	8	6	19	33
1	a	7	5	18	30	6		8	14
1	b	7	5	17	29	6			6
1	c	7	5	16	28	6			6
2	a	6	4	15	25	5			5
2	b	5	4	14	23	4			4
2	c	4	4	13	21	3			3
3	a	3	3	12	18	2			2
3	b	2	3	11	16	1			1
3	c	2	3	10	15	1			1
4	a	2	2	9	13	1			1
4	b	2	2	8	12	1			1
4	c	2	2	7	11	1			1
5	a	2	1	6	9	1			1
5	b	2	1	5	8	1			1
5	c	2	1	4	7	1			1
6	a	1	0	3	4	1			1
6	b	1	0	2	3	1			1
6	c	1	0	1	2	1			1
7	a	1	0	0	1	1			1
Summe		83	63	231	377	68	18	68	154

Ontogenie der Skulpturbildung

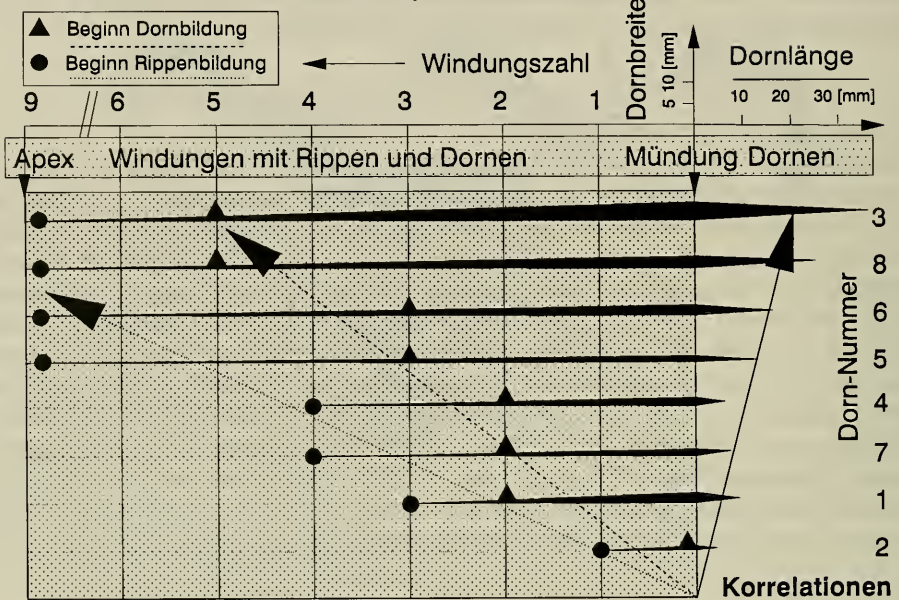
Murex pecten

Abb. 34. Korrelation von Morphologie und Ontogenie der Skulptur. Je früher eine Rippe beginnt, um so früher erfolgt auf ihr die Dornbildung, um so länger werden die Dornen und um so breiter die Rippen- und Dornbasisdurchmesser.

diese bei weiter zurückliegender Windungszahl zunehmende Verschiebung bisher nicht berücksichtigt (Tab. 14). Windungen wurden hier von der Mündung mit Null beginnend rückwärts gezählt. Die entsprechenden Perioden sind mit Buchstaben a, b und c benannt. Alle Perioden mit gleichem Buchstaben liegen somit auf einer vom Apex ausgehenden spiralförmigen Linie (Taf. 10/3). Im Laufe der Ontogenie ändert sich die Skulpturbildung entlang des Mantelrandes mit zunehmender Komplexität bis zur letzten Periode 0-a, die in Kap. 4.4.1.5, S. 73 ff., detailliert beschrieben werden wird. Die auffälligsten Erscheinungen sind hierbei die Dornen in einer kommarginalen Aufreihung, die für die Periode 0-a, von der Sutur beginnend mit 1 bis 35 nummeriert wurden (Abb. 33). Nur von Periode 0-a, 0-b und 0-c, also der jeweils letzten Windung, sind alle Dornen erhalten (Tab. 14, rechts). Von Periode 1-a wird der Abschnitt II vollständig resorbiert, III teilweise bis auf in diesem Falle 8 von 18 Dornen und in Abschnitt I wird nur Dorn Nr. 8 bis auf einen Stummel (Taf. 10/1) abgebaut, da er mit den Dornen 0-a-1 bis 3 in Kollision geraten würde. Die Dornen und Rippen 1 bis 8 sind adapikal oberhalb der Sutur (Anwachsnaht) gelegen und damit ontogenetisch zurückverfolgbar. Von Abschnitt I bleiben dadurch 68, von II 18 und von III 68 Dornen an diesem Individuum erhalten, also insgesamt 154 Stück. Davon stehen 102 in der letzten Windung. Aus dem ontogenetisch erhaltenen Teil von III lassen sich Dornzahlen zurückliegender Windungen berechnen. In den Perioden 0-c, b und a wird nämlich an der äußersten Stelle zur Siphospitze hin (acrogen) jeweils pro Periode ein neuer Dorn angefügt. Falls diese Regel bis zur 21. Periode

rückwärts fortsetzbar ist, wird dort in Windung 7a der Beginn der lateralen Siphobestachelung zu suchen sein (Tab. 14). Für Abschnitt I ist die Individualgeschichte der Dornentwicklung direkt beobachtbar. Auch hier ist die Zahl nicht konstant. Es gilt die Regel, je größer ein Dorn in 0-a, um so früher wurde er gebildet. Die Dornausbildung beginnt mit Nr. 3 und Nr. 8 in Windung 6 und 5 gefolgt von Nr. 6 und 5 in Windung 3 usw., also in zwischenliegenden Positionen (interkalar) (Abb. 34). Für Abschnitt II läßt sich kein Anhaltspunkt finden. Hier wurde eine lineare Zunahme der Dornzahl angenommen, später als I und III in der 5. Windung beginnend. Hieraus ergibt sich eine Gesamtzahl der Dornbildung dieses Individuums von 377 Stück (Tab. 14). Davon sind insgesamt 59 % bereits resorbiert. Für die Entwicklung longitudinaler Rippen ergeben sich ähnliche Verhältnisse. Je breiter eine Rippe ist, um so früher wird sie gebildet (Abb. 34). In der Windung 6, vor jeder Dornbildung, sind kommarginale Rippen in ähnlicher Stärke ausgebildet wie longitudinale, so daß ein Gittermuster entsteht. Die Differenzierung der Rippen in Abschnitt I erfolgt ebenfalls interkalar.

Intrazyklischer Ablauf

Der Zyklizität der Skulpturbildung entspricht, wie von anderen Muriciden bekannt ist, auch eine Periodik der Wachstumsdynamik. Der substantielle Zuwachs und die Morphogenese erfolgen dabei diskontinuierlich in kurzen Zeitabschnitten mit dazwischenliegenden Verharrungspausen im relativen Adaptationsoptimum des Gehäusezustandes, das mit der peristomatischen Dornreihe erreicht sein dürfte. Daher ist es legitim und nicht paradox, von „Anfang und Ende“ eines Zyklus zu sprechen und ihn nach dem gezähnten (ehemaligen) Mündungsrand beginnen zu lassen. Das neu zu bildende Gewindedrittel besteht zu drei Vierteln aus relativ gleichförmigem, längsgeripptem Wandmaterial, das in der zweiten Hälfte durch eine leichte, aber zunehmende, kommarginale Rippenandeutung überlagert sein kann, was zu knotenartigen Verdickungen führt. Aus den Rippen geht dann kommarginal, synchron und abrupt innerhalb eines Windungswinkels von weniger als 5° eine Dornreihe hervor. Die Wachstumslinien der Dornen zeigen, daß sie von basal nach distal verlängert und dann in einer in Wachstumsrichtung gebogenen Naht geschlossen werden. Jenseits der Dornen erfolgt ein Vorbau des Gehäuses von ca. 5° bzw. 4 mm bei diesem Individuum, der in einem gezähnten Mündungsrand endet (Taf. 10/6). Aus den Nähten der Dornen gehen Kiele hervor, die in den Zahnzwischenräumen in einem rötlichen Pigmentfleck enden. Bei größeren Dornen, besonders bei Nr. 3, reicht ein Spalt zwischen den Zähnen bis zur Dornbasis, und von innen entsteht eine spitze Vertiefung zum Zentrum des Dorns. Von daher ist der Übergang zur Bildung eines offenen Siphos leicht vorstellbar, wie er bei den Typhinae, einer Subfamilie der Muriciden, verwirklicht ist.

Neben den genannten Skulpturtypen kommen noch feine, schuppenartige Laminae zwischen den Rippen vor (Taf. 10/5). Sie sind wohl unauffällig, aber nicht weniger interessant. Es gibt Dichteunterschiede, die vielleicht auf unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten des Intervarixabschnittes hindeuten. Vor bzw. zwischen der Dornreihe stehen die Schuppen am dichtesten. Ein Gradient der Größenzunahme besteht zudem vom siphonalen zum suturalen Windungsteil. Direkt an der Sutura verlaufen in einer tiefen Rinne Laminae, die im Winkel von 45° an die Vorwindung ansetzen. Die Rinne kommt durch eine hohe Rippe zustande, die keinen Dorn hervorbringt, an deren Ende aber die Laminae sehr dicht und hervorragend stehen

Korrelation von Skulpturparametern

Murex pecten

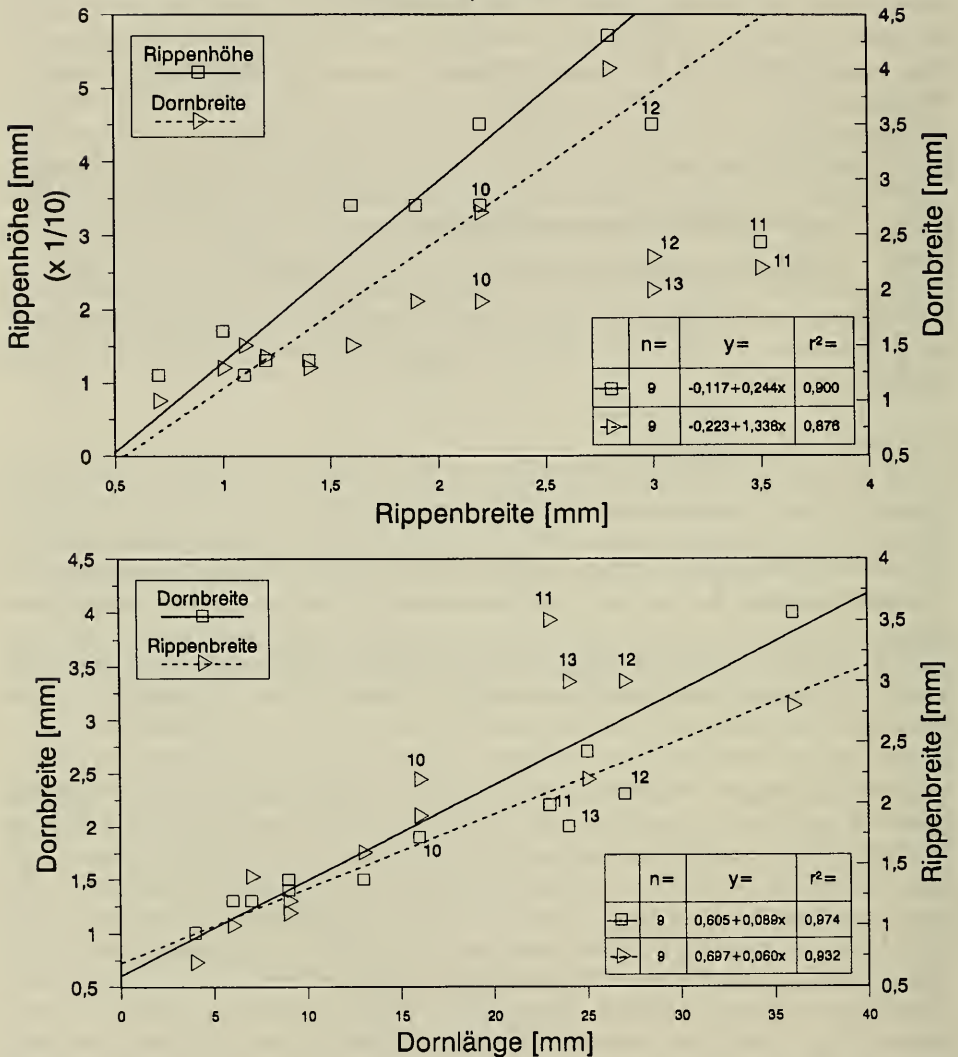


Abb. 35. Vier Parameter der Skulptur sind miteinander korreliert. Zu beachten ist der Geltungsbereich der strengen Korrelation nur für die Skulpturelemente 1–8 (I), während die Abweichung von Nr. 9–13 (II), die dargestellt, aber nicht in die Regressionsrechnung mit aufgenommen wurde, einen anderen Zusammenhang aufzeigt und so die definierten morphologischen Abschnitte I und II auch numerisch charakterisiert.

und Dornbildung andeuten. An dieser Stelle sind Übergänge zwischen Laminae-, Rippen- und Dornbildung zu entdecken (Taf. 10/4). Möglicherweise ist an dieser Stelle der Apertur, an der der Mantelrand des Tieres die Dornreihe 1-a der Vorwindung erreicht und abbauen muß, der Initiationspunkt für die neue Varixbildung,

sozusagen das Startsignal des Konstruktionsprogrammes der Dornbildung mit der Anweisung, „übertriebene“ Rippen zu bauen. Die Rippe Nr. 0 wird umgeschaltet und zeigt Merkmale beider Skulpturtypen.

Korrelation der Skulpturtypen

Wie die logarithmische Spirale für die Symmetrie der Gehäuseform Selbstähnlichkeit bewirkt, so gibt es auch bei der oben beschriebenen Schalen Skulptur in ontogenetischer Richtung viele Zusammenhänge, die aus Abschnitt I, Nr. 1–8 ersichtlich sind (vgl. Tab. 16):

- Pigmenteinlagerungen am Mündungsrand sind stärker in Position stärkerer Dornen (Taf. 10/7) (bei sehr starken Dornen wird dies von einem anderen Prozeß überlagert, siehe Punkt 2 und 3).
- Einschnürungen zwischen den Mündungsrandzähnen sind tiefer in Position stärkerer Dornen.
- Die stärksten Dornen haben innere Vertiefungen und Pigmenteinlagerung an der Innenwand (verlagerte Pigmente, siehe Punkt 1, und Fortsetzung des Trends von Punkt 2).
- Rippenbreite ist mit Rippenhöhe und Dornbreite korreliert (Abb. 35, oben).
- Dornlänge ist mit Rippenbreite und Dornbreite korreliert (Abb. 35, unten).
- Diese Faktoren sind ontogenetisch mit der Entstehungszeit der Rippen und dem zeitlichen Beginn der Dornbildung verknüpft. In Abb. 34 zeigt die vertikale Anordnung der Skulpturelemente nach Dornlänge und Skulptur-Bildungsbeginn die Korrelationen durch 3 Pfeile.

Peristomatische Differenzierung der Skulpturelemente

Dornen

Die Dornen der letzten Periode (0-a) wurden von der Sutura zur Siphospitze fortlaufend durchnummeriert, um eine Diskussionsgrundlage zu schaffen (siehe Taf. 10/1). Es sind hier 35 Dornen von 154 auf dem ganzen Gehäuse. Ihre Länge reicht von 4 bis 36 mm, der Basisdurchmesser von 0,6 bis 4 mm. Sie tragen, ähnlich dem Siphon, eine offene Naht auf der mündungszugewandten Seite. Die in Abb. 32 definierten Parameter Dornbasisdurchmesser (DB), Dornlänge (DL) und horizontale Dornlänge (DLH) wurden gemessen (Tab. 15). Weiterhin wurde der Abstand der Dornspitze zur Ebene der Auflagefläche (AE) der Schale bei waagrechttem Siphon (11 mm über dem Untergrund) bestimmt, wobei das Gehäuse auf etwa 4 Dornen (AE = 0 bei Nr. 17, 22, 24, 28) ruhte (Tab. 15). Mit der Funktion $\arccos(DLH/DH)$ konnte der Neigungswinkel der Dornen zur Mündungsebene bzw. der Ebene der Auflagefläche errechnet werden. Schließlich wurde für die Dornen 1 bis 12 eine Volumenberechnung aus DL und DB unter Annahme einer Kegelform vorgenommen (Tab. 16). Die Dornlänge DL ist in Abb. 36 als Balkendiagramm dargestellt. Für den Abstand der Dornen ist die verwendete Äquidistanz eine gute Annäherung.

Die Maße aufeinanderfolgender Dornen lassen die Definition von drei Abschnitten zu:

- I: Nr. 1–8 große Längendifferenz benachbarter Dornen; relativ dick: $DL/DB = 6,9$.
- II: Nr. 9–14 mit einer kontinuierlichen Zu- und Abnahme der Längen und Breiten.
- III: Nr. 15–35 mit zwei überlagerten Zyklen von Zu- und Abnahme der Längen; relativ dünn: $DL/DB = 13$.

Tab. 15. Skulpturmaße von Dornen eines Gehäuses von *Murex pecten*.

Dorn- Nummer	Dornlänge	Dornbasis- durchmesser	Dornlänge horizontal	Dornlänge vertikal	Neigungs- winkel	Abstand zur Ebene
	DL [mm]	DB [mm]	DLH [mm]	DLV [mm]	[°]	AE [mm]
1	9	1,5	6	6,7	48,2	3,0
2	4	1,0	0	4,0	90,0	5,0
3	36	4,0	35	8,4	13,5	8,0
4	6	1,3	0	6,0	90,0	3,0
5	13	1,5	10	8,3	39,7	3,0
6	16	1,9	14	7,7	29,0	3,0
7	7	1,3	4	5,7	55,2	4,0
8	25	2,7	25	0,0	0,0	2,0
9	9	1,4	7	5,7	38,9	2,0
10	16	1,9	14	7,7	29,0	1,0
11	23	2,2	21	9,4	24,1	0,5
12	27	2,3	25	10,2	22,2	0,5
13	24	2,0	21	11,6	29,0	1,5
14	5	1,0	2	4,6	66,4	0,8
15	35	2,0	33	11,7	19,5	0,5
16	5	0,8	0	5,0	90,0	7,0
17	37	2,0	34	14,6	23,2	0,0
18	9	1,0	-5	7,5	123,7	3,0
19	38	2,0	36	12,2	18,7	2,0
20	15	1,2	-11	10,2	137,2	1,5
21	36	1,9	35	8,4	13,5	15,0
22	17	1,2	-13	11,0	139,9	0,0
23	35	1,9	33	11,7	19,5	1,0
24	16	1,3	-11	11,6	133,4	0,0
25	32	1,8	30	11,1	20,4	2,0
26	15	1,3	-10	11,2	131,8	0,5
27	29	1,8	27	10,6	21,4	3,0
28	13	1,2	-9	9,4	133,8	0,0
29	25	1,7	23	9,8	23,1	3,0
30	12	1,2	-8	8,9	131,8	0,5
31	19	1,6	17	8,5	26,5	3,0
32	10	1,2	-3	9,5	107,5	1,0
33	13	1,5	8	10,2	52,0	3,0
34	4	0,6	-1	3,9	104,5	7,0
35	9	0,9	0	9,0	90,0	4,0
				Mittelwert	2,69	
				Standardabw.	2,91	
Sipho	68					11

Nicht nur die Dornlängen und -breiten, sondern auch der Neigungswinkel zeigt in Abschnitt I breite Streuung, in II relative Konstanz um 30° und in III zwei sich überlagernde Zyklen gegensätzlicher Richtung. Es gibt zwei Möglichkeiten, diese morphologischen Verhältnisse zu erklären.

Ontogenetisch durchlaufen die Abschnitte I – III der Dornreihe einer Periode ein unterschiedliches Schicksal. Translation des Gewindes führt dazu, daß zwischen Dorn Nr. 8 und 9 die Sutura der folgenden Windung verläuft. Dorn Nr. 9 und folgende werden in Periode 1-a resorbiert und überwachsen (Taf. 10/1). Dorn Nr. 1–7 behindern nicht und bleiben erhalten. Nr. 8 wird bis auf einen Stumpf abgebaut. In Abb. 36 sind diese Abschnitte als permanent (I) und resorptiv (II und III) bezeichnet. Die geringere relative Dicke der Dornen von II und III erleichtert die

Tab. 16. Skulpturmaße der Dornen 1 bis 12 und entsprechende Rippen eines Gehäuses von *Murex pecten*, die ontogenetisch korreliert werden können (vgl. Abb. 34, 35 und 39).

Dorn- Nummer	Dornlänge DL [mm]	Dornbasis- durchm. DB [mm]	Rippen- breite RB [mm]	Rippen- höhe RH [mm]	Dorn- volumen [mm ³]	Rippenabstand Nachfolger A ⁽ⁿ⁺¹⁾ [mm]
1	9	1,5	1,1	0,11	5,30	1,05
2	4	1,0	0,7	0,11	1,05	1,63
3	36	4,0	2,8	0,57	150,80	1,98
4	6	1,3	1,0	0,17	2,65	1,16
5	13	1,5	1,6	0,34	7,66	1,98
6	16	1,9	1,9	0,34	15,12	1,51
7	7	1,3	1,4	0,13	3,10	1,86
8	25	2,7	2,2	0,45	47,71	1,51
9	9	1,4	1,2	0,13	4,62	1,74
10	16	1,9	2,2	0,34	15,12	1,40
11	23	2,2	3,5	0,29	29,14	
12	27	2,3	3,0	0,45	37,39	
Nr. 2–10						
Mittelwert	14,67	1,89	1,67	0,29	27,54	1,64
Standardabw.	9,71	0,88	0,63	0,15	45,64	0,26
Rel.Abweichung	66,2%	46,7%	37,8%	53,2%	165,7%	15,8%

Dornlänge in sukzessiver Reihenfolge

Murex pecten



Abb. 36. Schematische Darstellung der Dornlängen der Mündungsebene 0-a. Die Lage der Dornen am Peristom oder Siphon und die Position der Sutur markieren die Grenzen der Skulpturgruppen I, II und III.

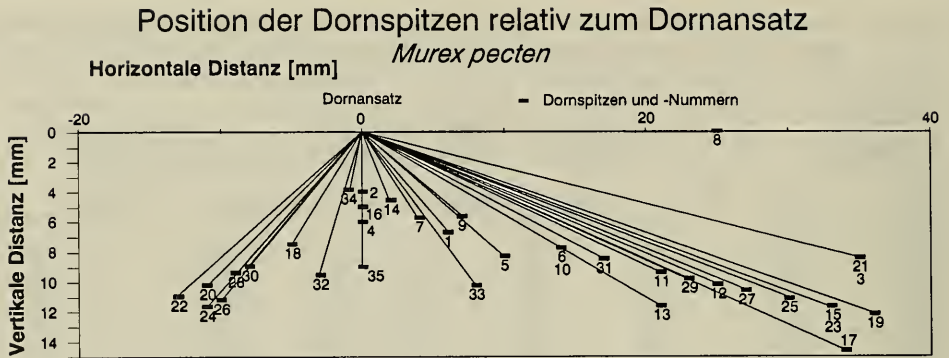


Abb. 37. Winkel der Verbindungslinie von Dornansatz und Dornspitze zur Auflageebene. Der Ansatz aller Dornen wurde in einem Punkt 0 vereinigt. Die Neigung der Dornen bringt die Dornspitzen annähernd in eine Ebene.

nach einer Windung erforderliche Resorption. Die ökonomischen Vorteile des damit verbundenen geringeren Materialaufwandes sind nutzbar, weil leichteres, häufigeres Abbrechen im Falle von Funktionalität hier weniger tragisch ist als in Abschnitt I, da dies schon nach zwei Perioden repariert werden kann. Der Unterschied zwischen II und III ergibt sich daraus, daß III auf dem Siphon und II an der Apertur liegt. Die Mündung muß für das Tier passierbar bleiben, und daher kann dort die Dornrichtung nicht wie bei III über 90° betragen.

Eine weitere Erklärung ist funktional. Dafür ist eine genauere Betrachtung der Dornenwinkel und der Position der Dornspitzen relativ zum Tier und zum Untergrund notwendig. In Abb. 37 wurde der Ansatz aller 35 Dornen in einem Punkt vereinigt und die Lage der Dornspitzen nach Art von Vektoren durch Winkel und Dornlänge angegeben. Dabei zeigt sich, daß der Winkel um so näher bei 90° liegt, also in Lebendposition des Tieres senkrecht nach unten, je kürzer der Dorn ist (vgl. auch Taf. 10/6 für Abschnitt I). Das ist die Bedingung dafür, daß die Dornspitzen in einer Ebene zu liegen kommen. Daß dies der Fall ist, zeigt die Perspektive von Taf. 10/2. Hierzu tragen außerdem die umgekehrt orientierten Dornen der zweitletzten Periode 0-c und die Dornen a-3 früherer Windungen bei. Die Dornen der b-Perioden sind senkrecht nach oben gerichtet, sozusagen in Pause-Stellung mit möglicher Abwehrfunktion, bis sie an Stelle von c rücken. Daß derart viele Elemente in ein System integriert sind und daß dieser Stellungs- und vermutliche Funktionswechsel morphogenetisch zu bewältigen ist, bleibt ein Wunder natürlicher Konstruktion.

Die Orientierung der Dornen ergibt eine von den Dornspitzen überdeckte Fläche von ca. 70 cm^2 . Der vertikale Anteil der fast zirkulär angeordneten Dornen ist in Abb. 38 als Panorama aus der Sicht der Schnecke dargestellt. In Bildmitte liegt die Blickrichtung zum Siphon. Die seitlichen Ränder der Abbildung sind in einem Zylinder verbunden zu denken, wodurch Weichkörper und Gehäuse im Blickfeld hinten erscheinen. Die vom Gehäuse und vor allem vom Siphon ausgehenden Dornen der Perioden 0-a und 0-c bilden gleichsam ein mobiles Gefängnis, dessen „Fundament“ sich mit $3,0 \pm 2,53 \text{ mm}$ Abstand dem Untergrund anpassen läßt.

Für den äußeren Betrachter ergibt sich vom Niveau einer möglichen Beute der Anblick von Taf. 10/2. Der maximale Abstand zweier Dornen dieses Käfigs beträgt

Dornabstand zur Ebene - 360°-Panorama *Murex pecten*

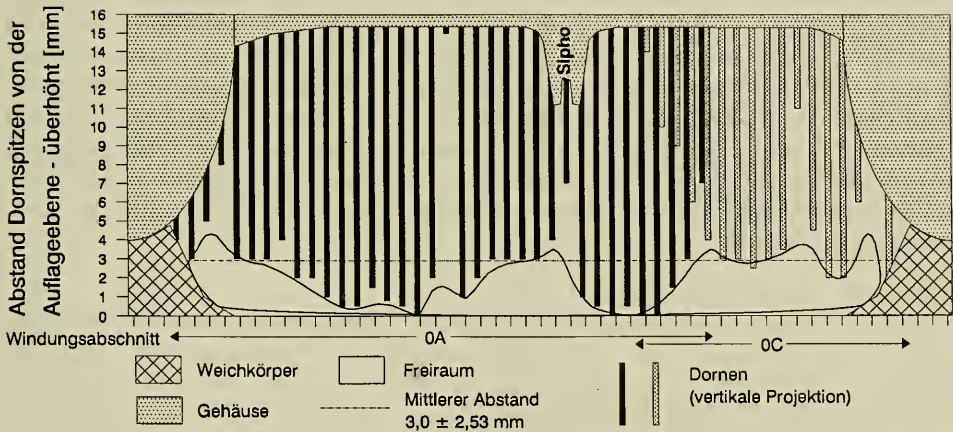


Abb. 38. Idealisierte Dornanordnung mit Perspektive aus der Sicht der Schnecke. Der reale Abstand der Dornspitzen zur Auflageebene (AE) ist mit $3,0 \pm 2,53$ mm sehr gering und führt zu einer Art Käfigbildung.

ca. 5 mm und ist damit von ähnlicher Größenordnung wie die Toleranz der „Fundamentlinie“. Eine Kugel mit mehr als 5 mm Durchmesser könnte also von *Murex pecten* unter dem Gehäuse „gefangen“ gehalten werden. Damit hätte die außergewöhnliche Gehäuseform eine mögliche Funktion beim Beuteerwerb. Zu diesem Ergebnis kommt auch eine entsprechende Untersuchung von PAUL (1981). Die in der Literatur genannte Ausleger-Funktion von Skulpturen gegen Einsinken in Weichsubstrat ist weniger plausibel. Um diesen Zweck zu erfüllen, dürften die Dornen nicht spitz sein, sondern müssten breit auslaufen, oder die Spitzen sollten zumindest nicht, wie Taf. 10/2 zeigt, senkrecht nach unten zeigen, was das Einsinken sogar fördert. Diese Spitzenorientierung ist hingegen für die Käfigfunktion sinnvoll. Ein Studium des lebenden Tieres wäre reizvoll und zur Prüfung dieser Hypothese notwendig.

Rippen und Knackzahn

Da Rippen und Dornen in Abschnitt I in ihrer Lage und Größe korreliert sind (Abb. 35), erübrigt sich eine ausführliche Beschreibung der peristomatischen Variation der Rippenbildung. Allerdings gibt es eine besondere Situation im Abschnitt II (9–14). Bereits Abb. 35 zeigte, daß die Dornen und Rippen Nr. 10–12 in II andere Größenverhältnisse aufweisen als diejenigen in Abschnitt I. Auch die Rippenabstände von Nr. 10, 11 und 12 sind viel größer als in I (Tab. 16). Bei genauerer Betrachtung zeigen sich zwischen den Rippen 10 bis 15 schwächere Zwischenrippen, von denen keine in Dornbildung übergeht. Diese Rippen sind mit der an der Dornbildung orientierten Nomenklatur also nicht definiert und sollen hier der Nummer des Skulpturelements beigeordnet werden, dem sie, ebenfalls von der Suturaus gezählt, nachfolgen. So gibt es nach den Rippen 10 bis 15 jeweils eine oder zwei, insgesamt 8 Zwischenrippen. Die stärksten, gemessen an ihrer Höhe von 0,11 und 0,2 mm liegen zwischen Nr. 11 und 12 (daher Bezeichnung mit Nr. 11.1 und 11.2). Da

ihre Höhe diejenige der dornbildenden Rippen 1, 2, 4, 7 und 9 in Abschnitt I übersteigt, kann durch Größenkorrelation das Ausbleiben der Dornen nicht erklärt werden. Auffällig ist jedoch ein besonders breiter und hoher Zahn am Mündungsrand zwischen Dorn Nr. 11 und 12 (Taf. 10/6). Dieses Merkmal wird als Ceratus bezeichnet und dient bei manchen Spezies als Klemmkeil, auch „Knackzahn“ genannt, beim Öffnen von Schalen der Beute. Seine Ausbildung ist auch von systematischem Wert (RADWIN & D'ATTILIO 1976). Er könnte nach Reduktion der Dornen 11.1 und 11.2 aus der Verschmelzung der Marginalzähne hervorgegangen sein. Seine peristomale Position liegt bei den stärksten Zwischenrippen und im breitesten Dornabstand, wodurch hier eine günstige Ausgangslage für zusätzliche Schalenbildungen besteht.

Konstanz und Antikorrelation

Bei der Definition der Abschnitte I bis III des peristomalen Skulpturvergleiches wurde bereits bemerkt, daß die Variation benachbarter Skulpturelemente in I sehr groß, in II sehr klein und in III alternierend ist. Auch für die anscheinend willkürlichen peristomalen Größenverhältnisse in I folgt nun eine quantitative Betrachtung. In Tab. 16 sowie in Abb. 39 (unten rechts) sind die relativen Standardabweichungen verschiedener Skulpturparameter aufgeführt. Für Dorn- und Rippenmaße bewegt sich dieser Wert zwischen 38 und 66 %. Der Abstand der Skulptur, gemessen als Distanz eines Rippenkulminationspunktes zu dem des nachfolgenden Nachbarn (siehe Abb. 32: $A_{(n+1)}$) und daher nicht identisch mit der Rippenbreite, ist mit 15,8 % relativer Abweichung dazu als gering variierend zu betrachten oder gar im Rahmen der Meßgenauigkeit als konstant. Diese Konstante gilt ebenso für die Abschnitte II und III.

Doch auch für die variierenden Verhältnisse in Abschnitt I läßt sich eine Regel finden. Bildet man bei jedem Skulpturelement die Summe der entsprechenden Parameter beider benachbarter Rippen oder Dornen und korreliert sie mit dem jeweiligen Skulpturwert, so ergibt sich eine Antikorrelation (Abb. 39). Mit anderen Worten: je kürzer ein Dorn ist, um so länger sind seine beiden Nachbarn und je höher eine Rippe, um so niedriger ihre Nachbarn usw. Für eine konstante (II) und eine alternierende (III) Reihe gilt diese Regel trivialerweise ebenfalls. Für Abschnitt I ist dies jedoch nicht offensichtlich. Eine Verknüpfung besteht nicht nur zu den direkten Nachbarn, sondern die negative Korrelation ergibt sich ebenso bei der Summierung der 1. und 2. beidseitigen Nachbarn. Betrachtet man die Volumina der Dornen, fällt diese Potenzfunktion mit negativem Exponenten am deutlichsten aus (Abb. 39, unten links).

Die gefundene Gesetzmäßigkeit ist durch laterale Inhibition erklärbar. Sie könnte ihre physiologische Ursache in der Organisation von Stoffwechsel- und Versorgungsprozessen der skulpturbildenden Weichkörperentakel haben, deren Kapazitäten räumlich begrenzt sind (siehe Kap. 4.1). Der Musterbildungsprozeß wird wohl zusätzlich von einem linearen Koeffizienten entlang des Mantelrandes überlagert, weshalb kein spiegelsymmetrisches Muster entsteht. Die Stärke der Skulpturen erklärt sich aus ihrer Ontogenie. Eine interkalare Einschaltung neuer Skulpturelemente kann dort geschehen, wo durch zentrische Streckung des Mantelrandes während des Wachstums des Tieres die Skulpturabstandskonstante über einen Schwellenwert gelangt und damit die laterale Hemmung nachläßt. Das Neue fängt klein an.

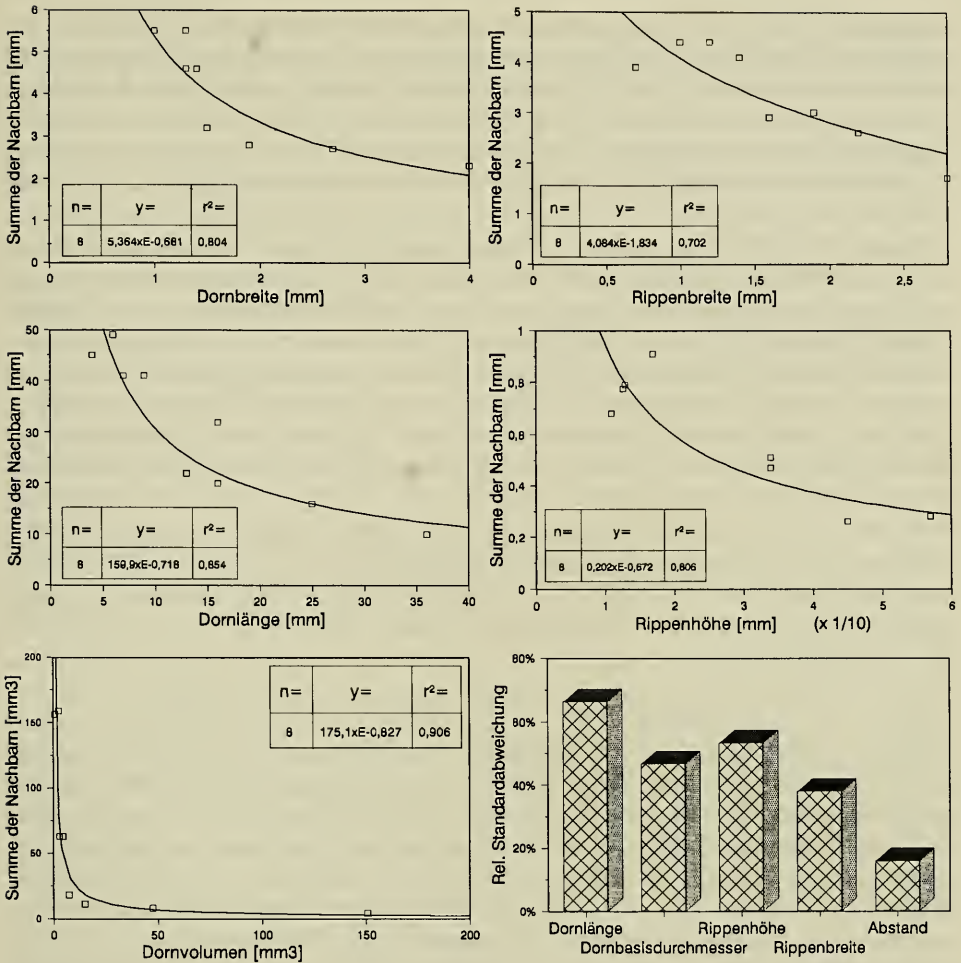


Abb. 39. Laterale Inhibition von Skulpturelementen drückt sich aus in einer Potenzfunktion mit negativem Exponenten. Große Elemente haben kleine Nachbarn und umgekehrt. Von allen gemessenen Parametern zeigt der Rippenabstand die geringste relative Standardabweichung (unten rechts).

Ein hierarchisches Modell der Musterbildung

Aus einem anfänglichen Skulpturmuster mit Gleichverteilung gleich großer Elemente entsteht so eine hierarchische Differenzierung. Nach der 3. Generation von Elementen werden die lateralen Beziehungen inäquivalent und das Muster immer komplexer. Eine fast ideale Ansicht des entstehenden Musters zeigt ein Individuum von *Murex pecten* in der Dornlänge in Taf. 10/7. Die Gründe für die hierarchische Differenzierung gerade in Abschnitt I liegen wahrscheinlich in der Freiheit von äußeren, konstruktionsbedingten und funktionalen Zwängen dieser Gehäuseregion. Sie entsteht als Folge ökonomisch optimierten Wachstums.

In den bisher aufgestellten Simulationsmodellen für Ornamentbildung bei Mollusken wurden nicht Skulptur- sondern vorwiegend Pigmentmuster behandelt (z. B.

MEINHARD 1984), für die andere morphogenetische Gesetze gelten mögen als für voluminöse Skulpturen. Jedenfalls wird dort keine hierarchische Differenzierung beschrieben oder erklärt. Die Universalität dieses Prinzips für die Klasse der Gastropoden wurde bereits in Kap. 4.1, Abb. 15 angedeutet. Auch bei Bivalviern ist hierarchische Skulptur bekannt (SEILACHER, pers. Mitt.). Es besteht theoretisch die Möglichkeit, dieses Konstruktionsprinzip auf alle Organismen mit marginalem Schalenwachstum anzuwenden.

ERNST HAECKEL hat in seinen „Kunstformen der Natur“ (1904) auch *Murex pecten* gezeichnet. Seine Auswahl unter dem Aspekt der Schönheit der Formen orientiert sich bei manchen Darstellungen stark an der Wahrnehmung von Symmetriebeziehungen, bis hin zur künstlerischen Einzwängung in symmetrische Verhältnisse. Symmetrien entstehen durch Korrelation von morphologischen Größen. Von solchen Größenabhängigkeiten sind hier bei *Murex pecten* sehr viele gezeigt worden. Eine der komplexesten Symmetrieverhältnisse ist die hierarchische Differenzierung durch laterale Inhibition. Sie bringt ein selbstähnliches Muster „mit kleinen Fehlern“ hervor. Gerade die Symmetriebrechungen sind es, die auch in der Kunst eine große Rolle spielen. Wie weit hierarchische Musterbildung ihre künstlerische Anwendung findet, z. B. in einer gotischen Bogenkonstruktion (Abb. 15), und in welchem Maße dies mit organischen Prinzipien und deren Flexibilität vergleichbar ist, sind Fragen zur interdisziplinären Erforschung hierarchischer Konstruktionen und sollen zu deren Anregung dienen.

4.4.1.6. Ansätze von limnischer Skulpturbildung

Bei den bisher beschriebenen Skulpturen von Arten und ganzen Faunen war die Konstanz dieser Merkmale vorausgesetzt worden. Bei Gastropoden aus Langzeitseen wurden jedoch auch intraspezifische Variationen festgestellt, die dank der meist extremen Skulpturausbildungen leicht erkennbar sind. Nachdem in drei vorhergehenden Kapiteln Spezies verschiedener Herkunft mit einfachsten bis sehr komplexen Skulpturen beschrieben worden sind, sollen nun anhand einiger ausgewählter Arten und Beispiele aus der ubiquitären Limnofauna, in der Skulpturbildung nicht oder kaum vorhanden ist, der Ansatz von Skulpturbildung und deren intraspezifische Variabilität aufgezeigt werden (vgl. auch Tab. 10).

Potamopyrgus jenkinsi wurde in Europa erstmals 1883 in der Themsemündung entdeckt und breitet sich bis heute in Europa aus. In seiner australischen Heimat gibt es *Potamopyrgus*-Arten, die konstant einen Periostracalkiel oder eine Haarreihe tragen. In Mitteleuropa bildet *Potamopyrgus* in bestimmten Populationen Skulpturen aus (Taf. 1/4). Hierzu gibt es eine umfangreiche Literatur, die im Zusammenhang mit der experimentellen Untersuchung in Kap. 4.4.2.3 erwähnt werden wird. Aus eigener Sammlung konnte aus dem Bodensee unter 300 Individuen der Art ein Exemplar mit longitudinaler Periostracalleiste gefunden werden.

Melanoides tuberculata ist ebenfalls keine heimische Art und wird hier als Beispiel der in der Regel stark skulpturierten tropischen Familie der Melaniiden herangezogen. *Melanoides tuberculata* ist bei uns als Aquarienbewohner oder in Thermen, wie z. B. in Villach/Kärnten zu finden. Ihre Skulptur ist meist longitudinal und kommarginal in Leisten und Rippen der Schale ausgebildet. Leisten können jedoch gegenüber Rippen dominieren und umgekehrt (Taf. 1/7 und 1/8).

Bithynia tentaculata besitzt in der Regel eine glatte Schalenoberfläche. Selten sind feine Periostracalleisten zu finden (Taf. 2/1). Es erscheinen dann mindestens

zwei Größenklassen mit Hauptleisten und kleineren, zahlreicheren Zwischenleisten. Die Skulpturbildung kann auch die Schale erfassen (Taf. 2/2). Bei anderen Bithyniiden, z. B. *Gabbiella spiralis* aus Zaire (BROWN 1980) oder *Parafossarulus* aus Ostasien (YEN 1939) ist diese Skulptur ein konstantes Merkmal.

Valvata piscinalis – Die Schale dieser Art hat normalerweise keine Skulptur, höchstens sehr feine Wachstumsstreifen (Taf. 2/5). Bei zwei Populationen konnten Ansätze von Skulpturbildung beobachtet werden.

a) Wörthersee: Die Schalen zeigen deutliche feine Rippen (Taf. 2/7). Bei stärkerer Vergrößerung (Taf. 2/8) sind diese als Erhebungen des Periostracums zu erkennen. Eine noch feinere longitudinale Streifung ist ebenfalls vorhanden.

b) Alpsee: Die Schale besitzt ca. 8 longitudinale Leisten (Taf. 3/1). Es handelt sich um streifenartige, geringe Schalenverdickungen, die eine polygonale Apertur-Außenlinie entstehen lassen. Diese Population lebt im Alpsee isoliert in 8–14 m Tiefe, besitzt ein relativ niedriges Gewinde und eine sehr dünne Schale. Zur Ökologie und Genetik wurden in Kap. 4.2.1.2. und 4.2.3. bereits Untersuchungen dargestellt.

Über potentielle Skulpturbildung bei *Valvata piscinalis* berichtet HAAS (1938). Er fand sie bei Individuen des Vierwaldstätter Sees und des Neuchâtelers Sees, bei anderen Alpenseen nur ausnahmsweise, in norddeutschen Gewässern überhaupt nicht und nie in Fließgewässern. Sowohl kommarginale wie longitudinale Skulptur war (gleichzeitig) vorhanden, die Rippen eher auf den inneren Windungen, die Längsleisten besonders auf der letzten. *Valvata aliena* und *Valvata sibirica* tragen konstante kommarginale Skulptur (ZHADIN 1952: 163). Im Baikalsee besitzt *Valvata piligera* eine deutliche Längsskulptur der Schale ohne periostracale Rippen etc. Dies ist eine verstärkte, aber ähnliche Ausprägung zur *Valvata piscinalis* des Alpsees. Im Ohridsee trägt *Valvata stenotrema* eine ähnliche Skulptur wie *Valvata piscinalis* aus dem Wörthersee. Die Ontogenie der Rippenbildung der juvenilen Schale zeigt Taf. 3/2. Bei *Valvata hirsutecostata* ist die Kommarginalskulptur extrem verstärkt (Taf. 3/5–8), bei *Valvata relictata* die longitudinale (Taf. 3/3).

Bei *Valvata* scheint also Skulptur beider Richtungen potentiell vorhanden zu sein, was im Protoconch und unter besonderen Umständen, wie oben ausgeführt, bei *Valvata piscinalis* im Teleoconch zur Verstärkung gelangt. In Langzeitseen ist eine der Skulpturrichtungen dominant ausgeprägt.

Planorbarius corneus – Während der Protoconch longitudinale Grubenreihen besitzt und der Teleoconch skulpturlos ist, ist das Juvenilgehäuse von dichten Periostracalleisten bedeckt (Taf. 4/1). Eine Variation in Form von zusätzlichen Haarreihen, also eine zweite Kategorie von Skulptur, zeigt *Planorbarius corneus* aus Ungarn (Taf. 4/2).

Gyraulus

Gyraulus (Armiger) crista trägt meist hohe Kommarginalrippen (Taf. 4/7, 5/1), die jedoch auch bis auf eine feine Kommarginalstreifung reduziert sein können (Taf. 5/2). Die Rippenbildung kann auch auf die Schale übergreifen und somit fossilisierbar sein (z. B. in YEN 1946). Eine detaillierte Untersuchung der Art bleibt Kap. 4.4.2.2. vorbehalten.

Gyraulus acronicus besitzt wie *Gyraulus albus*, nur meist schwächer ausgeprägt, eine Periostracalskulptur beider Richtungen. Zusätzlich kann er einen hohen peripheren Kiel ausbilden (Taf. 6/3).

Gyraulus albus zeigt meist ein feines, deutliches Gitterrelief (Taf. 5/7). Die Knotenpunkte der Skulpturlinien können zu Haaren oder triangulären Laminae verstärkt werden (Taf. 5/8).

Mit der Variabilität der Schalenformen und Skulpturen von *Gyraulus* befaßt sich ausführlich GEYER (1918). So gibt es in bewegtem Wasser Abweichungen von der Symmetrieebene sowie eine raschere Expansion der Windungen, verringerte Gesamtgröße und eine abgeschwächte Skulptur gegenüber Teichformen. Eine Verflachung bis seichte Eintiefung der Oberseite kann erfolgen. (Dies entspricht der fundamentalen Umgestaltung in der Steinheimer Reihe von *Gyraulus steinheimensis* zu *Gyraulus tenuis*.) *Gyraulus albus* wird als morphologisch und ökologisch sehr flexibel angesehen.

Die Teleoconch-Skulptur von limnischen Gastropoden bietet also auf den zweiten Blick ein breites Formenspektrum und eine günstige Basis für empirische Forschung. Skulptur „in statu nascendi“ ist leicht zu erkennen, einfach zu beschreiben und hält dabei den Blick frei für das Wesentliche. Es gibt dabei nur graduelle, aber keine prinzipiellen Unterschiede zu komplexen Schalen aus Langzeitseen oder dem Meer. Daher sind Gehäuse mit Ansatz zur Skulpturbildung auch der geeignete Ansatz dafür, den Ursachenzusammenhang aufzuklären.

4.4.1.7. Evolution der Teleoconch-Skulptur bei *Gyraulus* „multiformis“

Durch REM-Aufnahmen verschiedener Arten von *Gyraulus* „multiformis“ aus Steinheim und vergleichende Studien an Rezentmaterial von *Gyraulus* wird es möglich, dessen Schalenskulptur neu zu bewerten, siehe hierzu die Tafeln 7 bis 9. Abbildung 40 (HILGENDORF 1879) informiert über Schalendicke, Skulptur- und Formmerkmale in Querschliffen, sowie über die phylogenetischen Zusammenhänge.

Gyraulus kleini (Taf. 7/3+4). – Skulpturlose Schale mit gerundetem Windungsquerschnitt, relativ dünnchalig (Abb. 28); Protoconch-Skulptur als regelmäßige Longitudinalleisten, die in das Juvenilstadium ausstrahlen (Taf. 7/4); vergleichbar sind *Gyraulus laevis* oder *Gyraulus parvus* (Taf. 6/1).

Aufspaltung in eine „Nebenreihe“ (Schalenverkleinerung, ohne auffallende Schalenverdickung, Individuen nicht häufig) und eine „Hauptreihe“, beginnend mit *Gyraulus steinheimensis* (vgl. Abb. 1).

Hauptreihe

Gyraulus steinheimensis – Form und Skulptur wie *Gyraulus kleini*, jedoch größer und dickschaliger (Abb. 28); vergleichbar ist mit Einschränkungen *Gyraulus acronicus*.

Gyraulus tenuis (Taf. 7/5 + 7). – Beginnende Abflachung der Windungen mit quasi tetragonalem Querschnitt; beginnende Wulstbildung an der Suture (Abb. 40); Skulptur erster Ordnung: Kommarginale Skulpturrhythmik der Schale und etwa gleich intensiv überlagerte Longitudinalstreifung (Taf. 7/5); Skulptur zweiter Ordnung: Abflachung geht in Einsenkung der Gehäuseoberseite über (Taf. 7/7); vergleichbar ist *Gyraulus albus* (Taf. 5/5), der im Extrem die Querschnittsform in gleicher Weise ändern kann (vgl. Kap. 4.5.2).

Gyraulus sulcatus (Taf. 7/8). – Weitere Vergrößerung der Schale; weitere Einsenkung der Oberseite; tetragonaler Innenquerschnitt; starke, vierfache Wulstbildung; Longitudinalskulptur auf der abgeflachten Außenseite besonders stark;

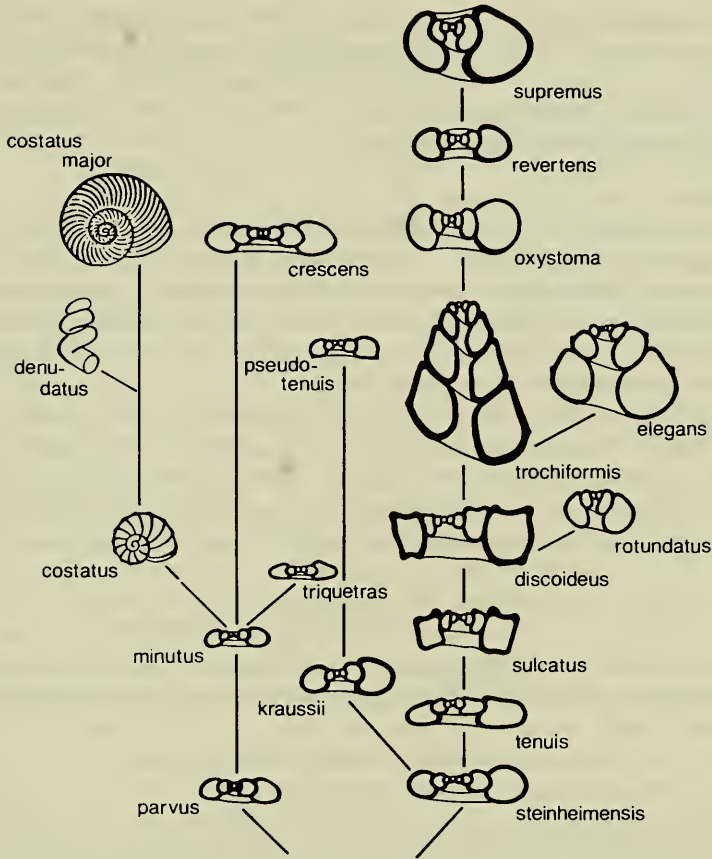


Abb. 40. Stammbaum von *Gyraulus* „multiformis“ nach HILGENDORF (1879). Diese Darstellung ist bei Planorbiden mit tiefem Umbilicus sehr informativ und zeigt sowohl Schalendicke als auch Skulptur- und Formparameter im phylogenetischen Zusammenhang.

beginnende Asymmetrie beziehungsweise Translation des Gewindes, vgl. *Gyraulus trapezoides* (Taf. 6/7).

Gyraulus trochiformis. – Weitere Erhöhung der Gewindetranslation bei konservativ planispiralem Protoconch; Wülste werden im Gewinde integriert („Kompaktbauweise“); ehemalige Oberseite wird „außen“, Unterseite wird „innen“, jedoch ohne Spindelbildung; oberer Suturwulst sinusartig; Skulptur erster Ordnung fein und gleichmäßig ausgebildet (Taf. 8/3); In dieser Aufnahme sind an den Knotenpunkten der Skulpturlinien Löcher zu erkennen, die von abgebrochenen Haaren stammen (vgl. Viviparidae in ANNANDALE 1924). *Gyraulus* „multiformis“ entwickelte also auch Periostracal- und Schalenhaare wie *Gyraulus* im Ohridsee (vgl. *Gyraulus lychnidicus*, Taf. 6/8).

Gyraulus oxystoma. – Klein und relativ dünnchalig (Abb. 40); feine Kom-marginalskulptur, vergleichbar mit *Gyraulus revertens* oder *Gyraulus crescens*.

Gyraulus revertens (Taf. 8/5). – Normalform von *Gyraulus*, ähnlich der Stammform *Gyraulus kleini* (daher der Artname), jedoch durch stärkere, gleich-

mäßige Kommarginalskulptur von *Gyraulus kleini* unterschieden. Daher ist eine Deutung dieser Spezies als wiedereingewanderter *Gyraulus kleini* nicht haltbar.

Gyraulus supremus. – Ähnliche Abwandlung wie bei *Gyraulus steinheimensis* zu *Gyraulus tennis*/*Gyraulus sulcatus*. Wulst- und Kantenbildung weniger ausgeprägt; Feinskulptur nicht untersucht.

Nebenreihe

Gyraulus crescens. – Keine auffälligen Skulpturen.

Gyraulus costatus (Taf. 9/1). – Sehr klein, Kommarginalskulptur sehr stark entwickelt, hohe Schalenrippen, gewindeumgreifend, daher Ablösung von der Vorwindung; vergleichbar: *Gyraulus (Armiger) crista* (Taf. 4/7). Daraus entwickelte sich *Gyraulus costatus major* (Taf. 9/3) mit engerer und schwächerer Kommarginalskulptur und geschlossenem Gewinde, sowie

Gyraulus denudatus (Taf. 9/5–8) unter Entrollung des Gewindes (Skalaride) bis zu einer im Raum freien, evoluten Spirale (Taf. 9/8). Mit dem Grad der Skalarität werden Rippen schwächer und weiter im Abstand bis zur völligen Skulpturlosigkeit (vgl. Skalaride von *Gyraulus (Armiger) crista*, Taf. 5/2, mit gleicher Tendenz).

Bis auf die enorme Verdickung der Schale gibt es bei der Radiation von *Gyraulus „multiformis“* keine Schalenformtypen, die nicht auch bei verschiedenen rezenten Arten von *Gyraulus* vorkommen. Allerdings sind skalaride Formen wie *Gyraulus denudatus* von heutigen Planorbiden nur als spontane Mißbildungen und nicht als konstante Art bekannt. Auch *Gyraulus trochiformis* wäre ein unvergleichlicher *Gyraulus*, zumal unter Berücksichtigung seiner Protoconchmerkmale (Kap. 4.3.4.).

4.4.2. Ökologisch-empirische Analyse

4.4.2.1. Einleitung

Nach der morphologischen Beschreibung von Skulpturen ausgewählter Faunen und Spezies soll nun die intraspezifische Variabilität des Phänotyps zwischen Genotyp und Umwelt empirisch untersucht werden, um damit auf die Kausalanalyse, das „weshalb“ und „wozu“ von Skulpturbildung überzuleiten. Dabei ist ein weiter methodologischer Rahmen gegeben, der von der Beschreibung der Schalenvariabilität natürlicher fossiler (BÜTTNER 1982; WILLMANN 1981; SCHÜTT & KAVUSAN 1984; LINDENBERG & MENSINK 1979) und rezenter Populationen ausgeht (JOHNSTON & COHEN 1987; WOODRUFF 1978; WINSLOW 1926), Allozymvariation berücksichtigt und über Korrelation mit Umweltfaktoren (RENSCH 1932; JONES 1973; STARMÜHLNER 1984; STEUSLOFF 1939; STRAUCH 1972; WARWICK 1944) bis zum experimentellen Variieren dieser Faktoren (NEUMANN 1962; BECKER 1949) und zu Züchtungsexperimenten führt (DAVIS & RUFF 1973; PALMER 1984; ROBSON 1926; BOETTGER 1949 a; BOYCOTT 1929).

Während die Beschreibung natürlicher Variabilität – meist nur beiläufig aus taxonomischer Sicht vorgenommen – lediglich Hinweise auf die Existenz von Polymorphismus bringt, liefert die Korrelation mit Umweltfaktoren bereits Indizien für modifikatorische Einflüsse und selektive Wirkungen. Erst das kontrollierte Experiment jedoch ermöglicht die Eingrenzung und Bewertung dieser modifikatorischen Umwelteinflüsse. RENSCH (1929: 161) konnte zeigen, „daß sich ganz allgemein viele erbliche Merkmale unter denselben Milieufaktoren vorfinden, unter denen phänotypisch gleiche, nicht erbliche Merkmale im Experiment erzeugt werden können“. Ohne den lamarckistischen Unterton dieser Aussage bewerten zu wollen, ist dies der

geeignete Ansatz, um aus empirischen, züchterischen Untersuchungen zur Modifikation von Schalenskulptur auch Aussagen über evolutive Prozesse in der Natur treffen zu können, die nicht im Labor simulierbar sind.

Mit dem Ziel, die Schalenskulptur bei Zuchtieren experimentell modifikativ zu verändern, galt es zunächst, zur Laborkultur geeignete Spezies zu finden und eine Auswahl von zu untersuchenden Umweltparametern zu treffen. Zur Züchtung kommen – wie aus den morphologisch-deskriptiven Skulpturuntersuchungen des vorigen Kapitels hervorgeht – solche Arten in Frage, welche wenigstens ansatzweise Teleoconch-Skulptur zeigen oder stark variieren. Die geeigneten Umweltparameter gehen aus der Literatur zur Umweltkorrelation von Skulpturbildung hervor, soweit sie mit labortechnischen Möglichkeiten simulierbar sind. Variiert wurden die Konzentration und die Zusammensetzung der Ionen des Wassers sowie die Wassertemperatur. Pflegeansprüche, Körpergröße, Wuchsdauer, Verfügbarkeit, Nahrung usw. spielten bei der Auswahl eine sekundäre, aber nicht unerhebliche Rolle.

Bei der Planung eines Experiments ist die vorausgehende Formulierung einer Hypothese von größter Wichtigkeit. In diesem Fall konnte die vermutete Salinitätsabhängigkeit der Skulpturbildung nicht bestätigt werden. Trotzdem wurden die Daten im Lichte einer anderen Erklärung nachträglich interpretierbar.

4.4.2.2. Ökologie und Variabilität bei *Gyraulus (Armiger) crista*

Die Spezies *Gyraulus (Armiger) crista* zeigt ausgeprägte natürliche Variabilität in Skulptur und Gewindehöhe (STEUSLOFF 1939; YEN 1946). Die letzte Windung des Adulttieres ist meist evolut und mehr oder weniger aus der Ebene deflektiert. Im Extremfall sind auch frühere Windungen betroffen, was zu einer konischen Gewindeform führt (Taf. 5/2). Die Skulptur besteht aus kommarginalen Periostracalrippen (Taf. 4/7; 5/1). Die Varianzbreite zwischen fast glatten und hoch gerippten Formen hat zur Benennung von Varietäten (*Armiger c. nautilus*, *Armiger c. cristatus* und *Armiger c. spinulosus*) geführt, die aber nicht den taxonomischen Wert von Unterarten besitzen. Über die Aut- und Demökologie der weitverbreiteten, aber mit weniger als 3 mm Durchmesser sehr kleinen und dadurch wenig auffälligen Art war bis vor kurzem wenig bekannt. Auch neuere Arbeiten, die den Lebenszyklus aufklärten (RICHARDOT-COULET & ALFARO-TEJERA 1985; JANZ 1988), erwähnen die Skulpturierung nur am Rande.

Für eine ökologische Untersuchung der Gehäuse stand Rezentmaterial aus drei stehenden Gewässern der Umgebung Tübingens zur Verfügung (Hirschau, Wendelsheim und Tümpel D von JANZ 1988):

Hirschau: Zur Fischzucht genutzter ehemaliger Kiesbaggersee in der Flußbaue des Neckartales; Größe 4300 m²; Tiere an im Wasser liegenden Ästen sitzend.

Wendelsheim: Tümpel in einem ehemaligen Schilfsandstein-Bruch; Fläche 20 m², maximal 70 cm tief; heller Standort mit geringem Laubeintrag; Sandsteinblöcke am Grund; Tiere an diesen Steinen sitzend.

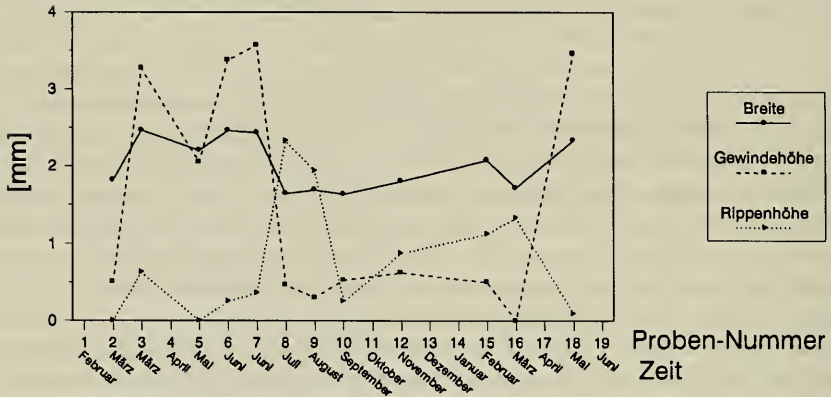
Tümpel D: Quellsumpf im Wald (Kirnbachtal, Schönbuch); Fläche über 60 m²; Tiefe ca. 10 cm; Bodengrund aus 50 cm dicker Schicht mit altem Blattmaterial, hauptsächlich Rotbuche (*Fagus sylvatica*); Tiere an Buchenlaub sitzend.

Zeitliche Variabilität

Aus Tümpel D stand mir dankenswerter Weise aus der Dissertation von Herrn Dr. HORST JANZ, Tübingen, Alkoholmaterial aus einer monatlichen Probenent-

Jahreszeitliche Entwicklung der Population *Armiger crista*

Gehäuseparameter



Populationsdynamik

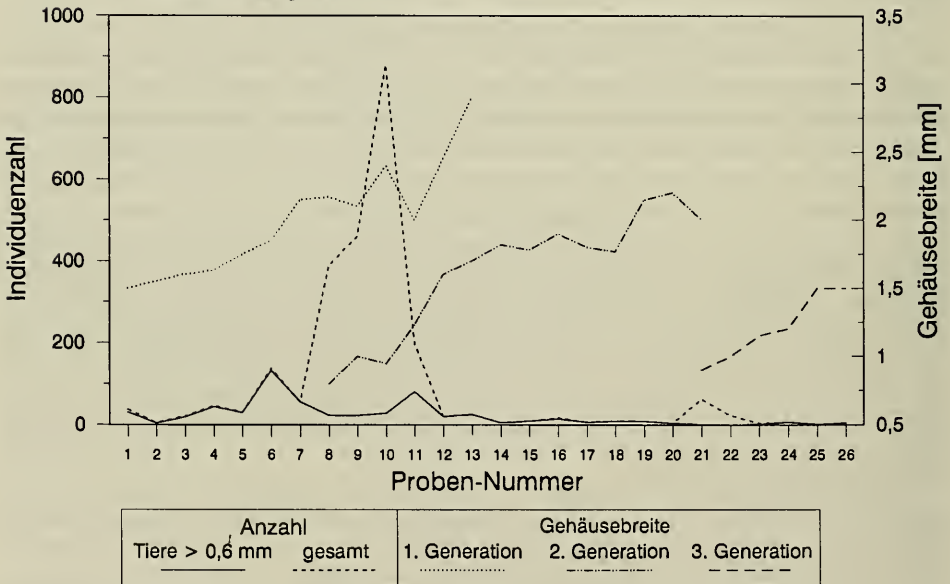


Abb. 41. Oben: Der jahreszeitliche Verlauf der monatlich ermittelten, durchschnittlichen Schalenparameter zeigt nicht nur eine Wachstumsdynamik, sondern auch temporäre Zunahme der Skulpturierung (Rippenhöhe) während der Zeit der heranwachsenden Filialgeneration (Juli/August). Die Gewindehöhe hingegen ist bei alten Tieren am höchsten. Unten: Originaldaten von JANZ (1988). Probennummern entsprechen Monaten des oberen Diagramms. Eine separate Betrachtung des Schwerpunkts der Gehäusebreite von Kohorten (1. bis 3. Generation) und der gesamten Individuenzahlen geben den Fortpflanzungszyklus wieder.

Gehäuseparameter

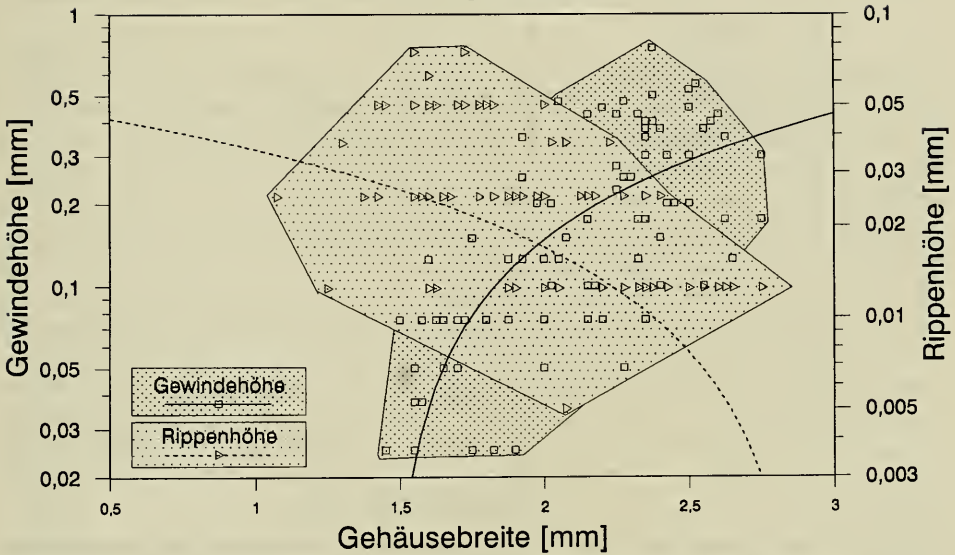
Armiger crista

Abb. 42. Die Zusammenfassung aller Proben zeigt die Abhängigkeit der Gewinde- und Rippenhöhe von der Gehäusebreite bzw. dem Lebensalter der Schnecken.

nahme über 2 Jahre zur Verfügung (JANZ 1988). Gazebeutel mit 10 mm Maschenweite waren mit je 3 g lufttrockenem Buchenlaub gefüllt und zur Laubwurfzeit in Tümpel D ausgebracht worden. Damit konnte eine kontinuierliche quantitative Probenentnahme erfolgen. Die Begleitfauna und physiko-chemische Parameter sind von JANZ (1988) ausführlich erfasst und dargestellt worden. Die Proben wurden hinsichtlich ihrer Individuenzahl ausgewertet und von Proben mit mehr als 10 Individuen von *Armiger* mit über 0,6 mm Durchmesser wurden die Schalenparameter Gehäusedurchmesser, Gewindehöhe und Rippenhöhe mit einem Meßokular bestimmt. Abb. 41 (oben) zeigt den zeitlichen Verlauf der Mittelwerte aller Tiere einer Population.

Gyraulus (Armiger) crista besitzt einen einjährigen Lebenszyklus. Mit Beginn der Fortpflanzungszeit, die von Juni bis September dauert, sterben die Elterntiere ab. Dieser Zyklus wird durch die Entwicklung der Gehäusebreite ausgedrückt. Parallel hierzu, aber nicht proportional, verläuft die Steigerung der Gewindehöhe. Die Rippenhöhe verläuft antiparallel. Eine Korrelation zwischen Gehäusebreite mit Gewinde- und Rippenhöhe zeigt Abb. 42. Beide Parameter zeigen eine breite Streuung, die im Falle der Gewindehöhe bei älteren Tieren über 2 mm Durchmesser stark zunimmt. Die Rippenhöhe hat ihr Maximum zwischen 1,4 und 1,8 mm Gehäusebreite, also bei semiadulten Tieren von der Größe, bei der sie überwintern. Individuen, die im nächsten Frühjahr weiterleben und wachsen, tun dies mit verminderter Skulpturbildung.

Damit wird deutlich, daß Rippen- und Gewindehöhe ontogenetisch gesteuerte Prozesse sind: Zeitgleich, und damit unter denselben Umwelteinflüssen, produzieren Jungtiere starke Skulpturen, während alte Individuen glattere Schalen bauen,

Vergleich verschiedener Biotope

Armiger crista

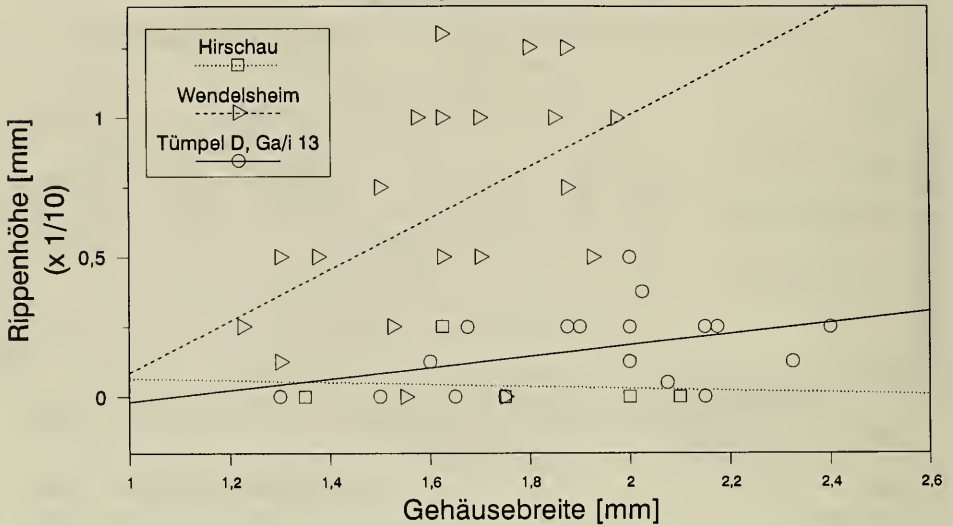


Abb. 43. Lokale Unterschiede von Skulpturentwicklung bei gleichzeitiger Probennahme von *Armiger* aus verschiedenen Biotopen. Es existiert also ein hoher Polymorphiegrad dieses Merkmals.

wobei sich deren Windungsrichtung zunehmend aus der Ebene neigt. Rippenbildung und Skalarität sind ontogenetisch disjunkt. Alle gemessenen Parameter sind im jahreszeitlichen Zyklus der betreffenden Populationen systematischen Veränderungen unterworfen. Schalenparameter sind bei *Armiger* also vom Entwicklungszustand der Population und damit vom Zeitpunkt des Sammelns abhängig.

Räumliche Variabilität

Die andere Komponente der Skulpturvariabilität von *Armiger crista* bezieht sich auf das räumliche Verbreitungsmuster, also auf intraspezifische Variabilität zwischen verschiedenen Populationen räumlich getrennter Habitate.

Dazu wurden die Populationen zweier weiterer Habitate von *Armiger* (Wendelsheim und Hirschau) untersucht. Ihrer räumlichen Nähe (max. 12 km Abstand), die klimatische und biogenetische Ähnlichkeit wahrscheinlich macht, stand eine große ökologische Differenz der Biotope gegenüber. Es wurden November-Populationen gesammelt und morphometrisch mit zeitlich entsprechenden Individuen von „Tümpel D“ verglichen (Abb. 43). Die Populationen des Wendelsheimer Sees waren bedeutend stärker berippt als diejenigen des Tümpel D. In Hirschau waren wenige, überwiegend glattschalige Individuen angetroffen worden. Bemerkenswert ist außerdem, daß, gemessen an der Sammelausbeute, *Armiger* in „Wendelsheim“ am häufigsten, in „Hirschau“ am seltensten war.

Kulturversuch

Es war geplant, *Armiger crista* im Labor unter variierenden Milieubedingungen hinsichtlich der Skulpturbildung zu züchten. Die Schaffung geeigneter Lebensbedin-

gungen unter Experimentalumständen erwies sich jedoch als problematisch. So blieb es bei der einfachen Hälterung der Tiere, die jedoch auch ein Ergebnis brachte: Die Rippenbildung setzte abrupt aus (Taf. 5/3).

Diskussion

Wie der Kulturversuch zeigt, gibt es bei der Rippenbildung von *Armiger* eine modifikatorische Komponente, die zumindest die Unterdrückung des Phäns ermöglicht. Was umgekehrt die Bildung der Skulptur fördert, konnte nicht nachgewiesen werden, jedoch deuten alle Ergebnisse darauf hin, daß *Armiger* unter optimalen Lebensbedingungen verstärkt Skulptur ausbildet. Dafür spricht die ökologische Beschaffenheit der drei Freilandhabitate sowie die positive Korrelation von Rippenhöhe und Populationsdichte. Die genetische Determination des Merkmals, eventuell als unterschiedliches Potential zur Ausbildung der Skulptur bei geeigneten Umweltbedingungen interpretierbar, kann nicht bewertet werden. Die ontogenetische Entwicklung der Individuen in Tümpel D zeigt, daß eine genetische Steuerung vorhanden sein muß. Rippenbildung bei *Armiger* ist danach altersabhängig, wie bereits CLARKE (1973) und GERMAIN (1930) vermuteten. Auch RICHARDOT-COULET & ALFARO-TEJERA (1985) konstatiert die Abwesenheit von Skulptur bei Juvenes. Ein Vergleich zu ähnlichen Skulptur- und Formentwicklungen in der Reihe *Gyraulus costatus* – *Gyraulus denudatus* von Steinheim ist interessant (Taf. 9). Auch dort ist die Berippung im mittleren Gewindeabschnitt am ausgeprägtesten und verliert sich mit zunehmender Entrollung des Gewindes.

4.4.2.3. Experimentell induzierte Skulpturbildung bei *Potamopyrgus*

Potamopyrgus jenkinsi ist eine in Europa eingeschleppte Art, die sich durch Polymorphismus ihrer Skulptur auszeichnet und daher für das Thema vorliegender Untersuchung geeignet war (Taf. 1/3–5). Die Schale kann eine Leiste, einen Kiel oder eine Haarreihe tragen (BONDESEN & KAISER 1949; BOYCOTT 1929; DUSSART 1977).

Die Art wurde erstmals 1883 in der Themsemündung entdeckt, breitete sich 1889 auch nach Deutschland aus, erreichte aber erst ca. 1960 über den Rhein Süddeutschland (SCHMID 1977). Bemerkenswert ist dabei, daß die Verbreitung vom Brackwasser der Küstenregion ausging und, zunächst über verschmutzte Fließgewässer, seit ca. 1945 auch unbelastetes Süßwasser und Seen erreichte (BONDESEN & KAISER 1949).

Die skulpturbildende Form tritt häufiger im Brackwasser auf, jedoch auch in reinem Süßwasser. Aus dem Vergleich von Literaturdaten zur Ökologie ergibt sich kein eindeutiger Zusammenhang der Morphologie mit bestimmten Umweltfaktoren. In Züchtungsexperimenten brachten skulpturierte Formen über drei Generationen hinweg nur glattschalige Nachkommen hervor (ROBSON 1926). Auch erhöhte Salinität führt allein noch nicht zur Kielbildung. Den Grund hierfür vermutet WARWICK (1944, 1969) in den Ernährungsbedingungen. BOETTGER (1949 a: 69) findet Kielbildung in entsprechend den Bedürfnissen der Spezies „optimaler Umwelt“. Eine entwicklungsbiologische Eingrenzung gelang WARWICK (1944): Die „kielbildenden Bedingungen“ müssen in den ersten 5 Lebenswochen wirken, während die Kielbildung aber erst mit der 7. Woche beginnt. Damit sind die Grenzen der phänotypischen und genotypischen Einflüsse ontogenetisch abgesteckt.

Tab. 17. Populationsentwicklung von *Potamopyrgus jenkinsi* unter Variation der Temperatur bzw. des Ionengehalts in den Aufzuchtgefäßen. Das beste Wachstum wurde unter Zugabe von 32 mmol/l NaCl erzielt. Diese Tiere entwickelten auch Skulptur.

Wasser	Population
NaHCO ₃ ; 27 °C; MgSO ₄ /16 mmol	tote (Stamm-)Tiere
CaSO ₄ ; Standard; MgSO ₄ /8 mmol; MgSO ₄ /4 mmol	Stammtiere mit zunehmender Zahl von Juvenes
NaCl/32 mmol	Stammtiere mit adultem und juvenilem Nachwuchs

Tab. 18. Skulptur entwickelte sich bei *Potamopyrgus jenkinsi* in Versuch 4 in Wasser mit 32 mmol/l NaCl in verschiedener Ausprägung zwischen der 3. und 5. Windung.

Individuum Nr.	Gehäusehöhe [mm]	Windungen gesamt	Windungen mit Skulptur	Stärke der Skulpturausprägung		
				Linie	<Leiste	<Kiel
1	4,5	5	3.-4.	x		
2	4,8	5	3.-5.			x
3	3,6	5	3.-5.			x
4	4,5	5	3.-5.		x	
5	5	6	4.-5.		x	
6	3,8	5	4.-5.		x	
7	5,2	6	4.-5.		x	
8	6,5	6	4.-5.		x	

Polymorphismus ist auch auf genetische Variabilität zurückzuführen. WARWICK (1952) unterschied morphologisch vier „Stämme“, die sich auch in der Allozymstruktur wiederfinden ließen (FOLTZ et al. 1985).

Zur Biologie der Art liegen umfangreiche Erkenntnisse vor, ebenso zur Anatomie (ROBSON 1920), Systematik (BOETERS 1984), Ernährung (CALOW & CALOW 1975; FENCHEL 1975 a; FRENZEL 1979; HAYNES & TAYLOR 1984), Synökologie (FENCHEL 1975 a; FENCHEL 1975 b), Entwicklung und Populationsdynamik (FRENZEL 1979), Autökologie bzw. Salinitätsabhängigkeit (BOETTGER 1950; BONDESEN & KAISER 1949; DUSSART 1977; FENCHEL 1975 b) und Verbreitung (BONDESEN & KAISER 1949; HUBENDICK 1950; MÜLLER & FALKNER 1984; SCHMID 1977). Züchtungsversuche zur Genetik der Skulpturbildung wurden von BOETTGER (1949 a), BOYCOTT (1929), ROBSON (1926) und WARWICK (1944) ausgeführt.

Für die Züchtung ist von Bedeutung, daß eine Population (mit seltenen Ausnahmen) ausschließlich aus Weibchen besteht, die sich parthenogenetisch fortpflanzen und zudem vivipar sind. Die Reproduktionsrate ist mit bis zu einem Jungen pro Tag recht hoch (FRENZEL 1979). Die weniger als 5 mm großen Tiere sind als Detritusfresser leicht zu kultivieren.

Die Frage nach den kielbildenden Bedingungen machte weitere Zuchtversuche interessant.

Versuch 4

In einer ersten Untersuchungsreihe wurden unter Variation der Ionenzusammensetzung, der Ionenkonzentration und der Temperatur insgesamt 8 Versuchsgefäße mit je 3 Exemplaren unskulpturierter *Potamopyrgus jenkinsi* besetzt (Versuch 4; zur Erläuterung der Durchführung siehe Kap. 3.3, Material und Methoden). Nach ca. 5 Monaten wurde von jeder Population die Zahl der adulten und der juvenilen (größer bzw. kleiner 3 mm Schalenhöhe) sowie der lebenden und toten Tiere bestimmt (Tab. 17). Der Zuchterfolg kann vergleichend so dargestellt werden:

Im Gefäß mit 32 mmol/l NaCl herrschten also, relativ zu Standard-Süßwasser von 20°C, die besten Wachstumsbedingungen mit, in Größe und Individuenzahl ausgedrückt, siebenfacher Nachkommenzahl. Jedes der adulten Nachwuchstiere zeigte eine longitudinale Skulptur in Form einer Linie, einer Leiste oder eines Kiels (Taf. 1/4). An der Position des Kiels ist die Windung gewinkelt (Taf. 1/5). In keinem anderen Gefäß wurden Skulpturen gebildet. Über Gehäusehöhe, Windungszahl, skulpturtragende Windungen und Skulpturintensität (Linie < Leiste < Kiel) informiert Tab. 18. Die skulpturierten Individuen sind auch absolut gesehen sehr groß. Die Skulptur findet sich nur zwischen der 3. und 5. Windung, also in einem mittleren Lebensabschnitt.

Versuch 5

In einer weiteren Versuchsreihe wurden die Kulturbedingungen zunächst durch Zugabe einer Bodenschicht aus kalkreichem Schlamm verbessert. Zur Nivellierung von Fertilitätsdifferenzen der Stammtiere wurde deren Zahl von 3 auf 5 erhöht. Alle Salze wurden in einer Konzentration von 4 mmol/l zugegeben. Um die erfolgreiche Wirkung von NaCl weiter einzugrenzen, wurden zusätzlich Chloride als MgCl₂ oder CaCl₂ und Natrium als Na₂SO₄ oder NaHCO₃ sowie 0,3 % Meersalz getestet. Letzteres enthält 48 mmol/l Chlorid.

Auch hier erbrachten die meisten Gefäße, außer „27°C“ und „MgCl₂“, einen besseren Zuchterfolg als das mit Standardwasser gefüllte Gefäß. Nun waren die stärksten Populationen allerdings bei „Na₂SO₄“ und bei „0,3 % Meersalz“ zu finden. Die Konzentration von 4 mmol/l NaCl brachte nicht den überwältigenden Zuchterfolg der 32 mmol/l in Versuch 4 und keine Skulpturbildung. Nur aus der Population „0,3 % Meersalz“ zeigen 3 von 83 Adulttieren eine feine Linie.

Versuch 6

Im nächsten Versuch (Tab. 19) wurden Gefäße mit Standardwasser mit 8, 16, 32, 64 und 128 mmol/l NaCl und je 5 Stammtieren angesetzt. Die Gefäße mit den beiden höchsten Konzentrationen erbrachten keine Nachkommen. „Standard“ brachte die geringste, „32 mmol“ die höchste Zahl von Adulttieren. Skulpturtragend waren bei „16 mmol“ 5 von 83 der Tiere (6,4 %), bei „32 mmol“ 15 von 133 (11%). Eine Konzentration von 32 mmol/l NaCl scheint also zur Alternative 16 oder 64 mmol/l das Optimum für Wachstum und Skulpturbildung darzustellen.

Versuch 7

In Versuch 6 waren viele Adulttiere über die Wasseroberfläche gekrochen und vertrocknet. Da diese Populationen auch sehr individuenreich gewesen waren und bei gleicher Futtermenge in begrenztem Raum ein Konkurrenzeffekt eintreten mußte, sollte ein weiterer Versuch den Effekt einer unterschiedlich großen Stammpopulation auf die Skulpturbildung testen. Es wurden nun keine adulten Individuen in die Versuchsgefäße gebracht, sondern aus einer Stammpopulation kleinste auffindbare

Tab. 19. Versuch 6 reproduziert die durch NaCl induzierte Skulpturentwicklung und zeigt, daß das Optimum bei einer Konzentration zwischen 16 und 64 mmol/l liegt.

NaCl [mmol/l]	Populationsgröße			davon skulpturiert	rel. Anteil (>3 mm)
	Individuenzahl				
	>3 mm	<3 mm	Summe		
0	75	204	279	0	0%
8	112	284	396	0	0%
16	83	86	169	5	6%
32	133	50	183	15	11%
64	0	0	0		
128	0	0	0		

Tab. 20. Variation der Populationsdichte von *Potamopyrgus jenkinsi*. Zwischen 15 und 90 juvenilen Tiere wurden in Gefäße mit 32 mmol/l NaCl eingesetzt und der Skulpturanteil der am Versuchsende noch vorhandenen Adultiere bestimmt.

	Individuenzahl		
Versuchsanfang	15	30	90
Versuchsende	12	28	82
davon mit Skulptur	0	11	8
relativer Anteil	0%	39%	10%

Jungtiere ausgelesen und in unterschiedlicher Anzahl von 15, 30 und 90 Individuen in je ein Gefäß mit der bewährten Konzentration von 32 mmol/l NaCl gesetzt. Das Ergebnis (Tab. 20) brachte ein Optimum bei der mittleren Zahl von 30 Individuen (39 % Kielbildung). Bei der größeren Populationsdichte gab es einen Skulpturanteil von 10 %, was mit Versuch 6 gut übereinstimmt. Bei der kleinen Ausgangspopulation trat erstaunlicherweise keine Skulpturbildung auf. Dies blieb der einzige von 5 Versuchen mit *Potamopyrgus jenkinsi* und 32 mmol/l NaCl, der gänzlich ohne Skulpturbildung ausging.

Im Gegensatz zu den Züchtungsversuchen früherer Autoren war es hier also möglich, bei *Potamopyrgus jenkinsi* aus glattschaligen Populationen unter Zugabe von 32 mmol/l NaCl Kielbildung zu induzieren, soweit die übrigen Lebensbedingungen (Sediment, Belüftung, Futter und Konkurrenz) optimal waren. Dies war daran zu erkennen, daß mit starker Skulpturbildung auch Größe und Anzahl der Nachkommen maximal waren.

4.4.2.4. Züchtung unter Variation von Temperatur und Ionengehalt

Die Versuche zur Modifikation von Schalenskulptur bei Süßwasserschnecken unter dem Einfluß von Ionengehalt und Temperatur des Wassers wurden mit gleicher Versuchsanordnung wie bei *Potamopyrgus jenkinsi* (Versuch 4 und 5) auch an drei anderen Spezies durchgeführt: *Melanoides tuberculata* (Melaniidae), *Gyraulus chinensis* und *Gyraulus albus* (Planorbidae) (Versuche 8, 9 und 10). Mit weiteren Spezies waren Kulturversuche vorgesehen, scheiterten jedoch an den Züchtungsbedingungen (*Bithynia tentaculata*, *Pyrgula annulata*, *Gyraulus* (Armiger) *crista*, *Gyraulus acronicus*, *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides*).

Versuch 8: *Melanoides tuberculata*

Diese Art besitzt ausgeprägte, longitudinale und kommarginale Leisten (Taf. 1/7) sowie Pigmentmuster als Basis morphologischer Variierbarkeit. In diesem Fall war das phänotypische Verhalten auch von Interesse, weil fossile, sukzessive Morphospezies der Gattung von WILLIAMSON (1981) im Turkanasee als evolutive Abwandlungen bewertet und in der Diskussion seiner Ergebnisse die experimentelle Überprüfung von Salinitätseinflüssen vorgeschlagen wurde (BOUCOT 1982).

In 10 Gefäße unterschiedlichen Ionengehalts und unterschiedlicher Temperatur wurden je 10 Juvenes (< 5 mm Höhe) von *Melanoides tuberculata* eingesetzt. Im Gegensatz zu den Versuchsreihen mit anderen Arten wurden hier also keine Adulttiere zur Fortpflanzung gebracht, da dafür weder genügend Zeit (lange Generationsdauer) noch Raum (rel. große Tiere in 1 Liter – Gefäßen) zur Verfügung gestanden hätte. Eine unkontrollierte Vermehrung erwachsener Individuen hätte zur Übervölkerung mit unerwünschten Nebeneffekten geführt. Deshalb ist eine Auswertung nur bezüglich Körpergröße, Schalendicke und Skulpturierung möglich, nicht aber hinsichtlich des Fortpflanzungserfolges.

Die Skulptur aus Rippen, Leisten und Pigmentmustern zeigte insgesamt nur geringe Unterschiede. Die Variation innerhalb der Population eines Gefäßes war sogar größer als zwischen verschiedenen Populationen. Die Bewertung der Skulptur ist hier wegen ihrer relativ starken Grundausrprägung mit Unsicherheit behaftet. Deshalb wurde sie als Blindversuch ohne Kenntnis der Versuchsparameter jeder Populationen vorgenommen. Drei Populationen hatten vergleichsweise höhere Leisten und intensivere Pigmente. Das waren „0,3 % Meerwasser“, „NaCl“ und „Standard“. Den Größenvergleich der Populationen (als durchschnittliche Gehäusehöhe in Abhängigkeit vom Logarithmus des Schalengewichts, mit Standardabweichungen) zeigt Abb. 44. Das schnellste Wachstum erfolgte in Meerwasser mit 0,3 %-igem Salzgehalt. Dann folgten eng beieinander vier Populationen, unter ihnen auch die Standard-Population (20°C). „27°C“ und „NaCl“ schnitten deutlich ungünstiger ab, allerdings mit besonders großer Streuung bei NaCl. Skulptur-Intensivierung erfolgte unter optimalen bis suboptimalen Wachstumsbedingungen, die im Fall von *Melanoides tuberculata* in 0,3 % Meerwasser erzielt wurden. Eine morphometrische Untersuchung der Gehäuseform unterblieb, weil der Aufwand nach visueller Begutachtung nicht gerechtfertigt erschien.

Gyraulus

Gyraulus ist auf Grund seiner vielfältigen Skulpturbildungen bei rezenten und fossilen Spezies (Steinheimer Becken) von besonderem Interesse. Es wurden zwei Arten untersucht: *Gyraulus chinensis* besitzt auf der Adultschale keine Skulptur, ist jedoch leicht kultivierbar, da phytophag und sehr fortpflanzungsfreudig. *Gyraulus albus* (Taf. 5/5–8) besitzt feine Longitudinal- und Kommarginalleisten als Variationsbasis. Seine Züchtung ist allerdings wegen seines Fortpflanzungsverhaltens und der Ernährungsansprüche (vermutlicher Bakterienfresser, CALOW & CALOW 1975, CALOW 1974) nicht einfach.

Versuch 9: *Gyraulus chinensis*

Bei dieser Art genügten 3 Stammexemplare pro Gefäß, um in 188 Tagen eine Population von bis zu 67 Individuen aufzubauen. Salzzugaben brachten hier nirgends eine größere Ausbeute als im Standard-Süßwasser, wo bei 27°C gegenüber 20°C die größere Population mit Filialgeneration erzielt wurde (Abb. 45). Die dünn-

Schalengröße i.A.v. Ionengehalt *Melanoides tuberculata*

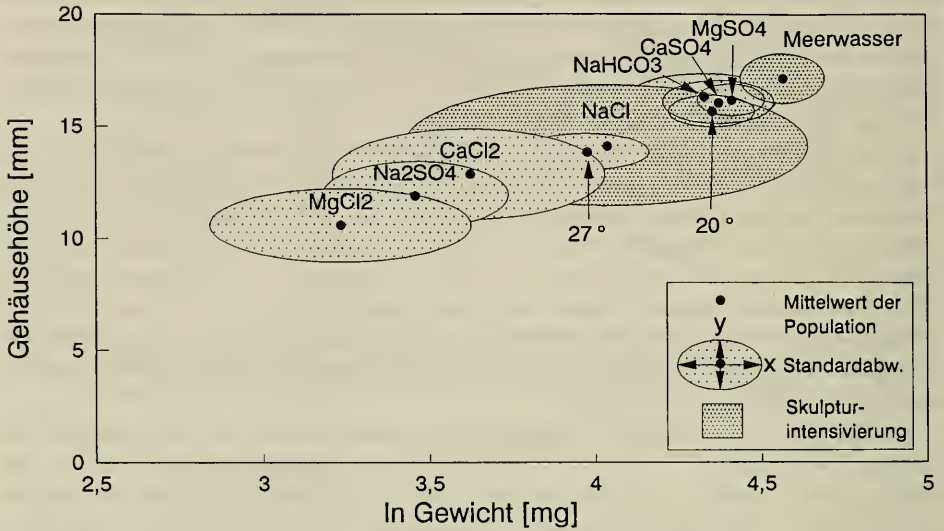


Abb. 44. Populationen von *Melanoides tuberculata* wuchsen in Wasser mit Zugabe verschiedener Ionen unterschiedlich rasch ohne Beeinflussung der relativen Schalendicke. Die höchste Wachstumsrate erfolgte in Brackwasser mit 0,3 %-igem Salzgehalt. Hier trat auch eine Skulpturintensivierung ein.

Schalendicke i.A.v.d. Temperatur *Gyraulus chinensis*

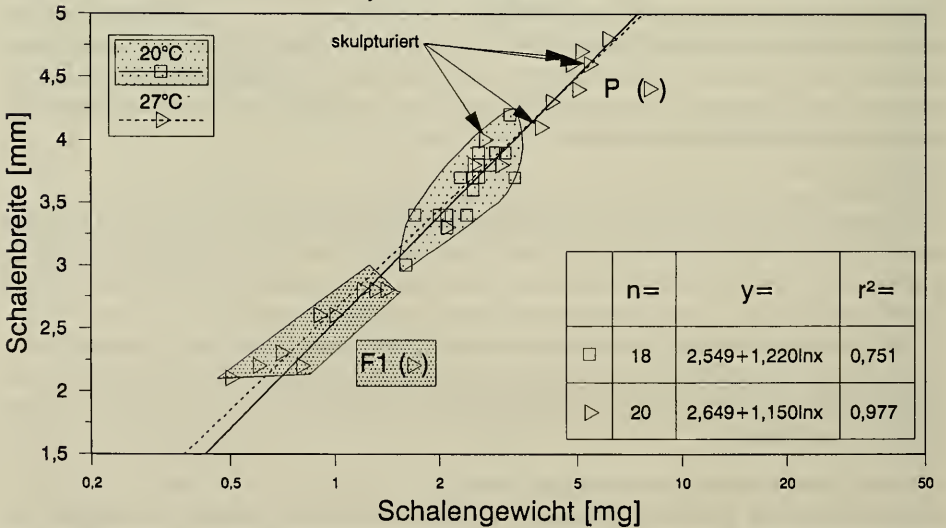


Abb. 45. Bei *Gyraulus chinensis* erfolgte das beste Wachstum nicht bei erhöhter Ionenkonzentration sondern im normalen Süßwasser bei erhöhter Temperatur (27°C). Davon waren 4 Exemplare skulpturiert.

und glattschaligen Gehäuse entwickelten alleine im Gefäß mit 27°C warmem Wasser in einigen großen Exemplaren eine feine Longitudinalskulptur. Daß höhere Temperatur nicht generell das schnellste Wachstum bewirkt, zeigten die Versuche mit *Potamopyrgus jenkinsi* und *Melanoides tuberculata*. Die Temperatur maximalen Wachstums entspricht vielmehr dem physiologischen Optimum der jeweiligen Population.

Versuch 10: *Gyraulus albus*

Die Populationen aus 10 Stammindividuen wuchsen sehr langsam und konnten erst nach 338 Tagen ausgewertet werden. Es stellte sich in den Gefäßen ein mehr oder weniger üppiges Algenwachstum von Cladophorales und Characeen ein, was die Versuchsbedingungen verändert haben mag. Fast alle Populationen waren individuenreicher als die Standardpopulation. Nur die Warmwasserpoptation (27°C) brachte eine geringere Ausbeute und war schwächer skulpturiert. Skulpturunterschiede konnten sonst nicht festgestellt werden. Die gitterartige, normale Skulptur (Taf. 5/5+7) blieb immer bestehen.

Bei einer natürlichen Population von *Gyraulus albus* aus einem Gartenteich (Bad Urach) konnte jedoch ein ontogenetischer Skulpturtrend beobachtet werden (Taf. 5/4). Die Gehäuse zeigten im Frühjahr eine durch eine Naht markierte winterliche Wachstumspause mit anschließend frisch gebildeter Schale. Vor und nach der Wachstumspause war die Skulptur schwächer ausgeprägt, baute sich aber im Lauf des Frühsommerwachstums (Sammlungsdatum 11.5.86) wieder auf. *Gyraulus (Armiger) crista* (Taf. 5/3) zeigte bereits bei Übernahme von der Natur ins Labor gegenteiligen Skulpturwechsel. Zu- oder Abnahme der Skulpturintensität geht wahrscheinlich mit einer qualitativen Veränderung der Umwelt – pro oder contra artgerechtes Milieu – einher.

4.4.2.5. Schlußfolgerungen

Unter kontrollierten, hydrochemisch und thermisch extrem veränderten Umweltbedingungen ist versucht worden, einige Gastropodenarten zu züchten und die Auswirkungen auf die Skulptur der Schale zu beobachten. Verglichen mit der normalen, in der Natur zu beobachtenden Schalenvariabilität in und zwischen Populationen, war der Erfolg gering. D. h., daß die für Süßgewässer wichtigsten chemischen Elemente nicht einmal in Ionenkonzentrationen an der Grenze des physiologisch Erträglichen (Ausbleiben der Fortpflanzungstätigkeit) die Gehäuse der Schnecken phänotypisch tiefgreifend verändern konnten. Wenn Skulpturbildung auftrat, dann von Art zu Art unter ganz unterschiedlichen Bedingungen, z. B. Veränderung der Temperatur bei *Gyraulus chinensis*, des NaCl-Gehalts bei *Potamopyrgus jenkinsi* oder in Brackwasser bei *Melanoides tuberculata*. Stärker ausgeprägte Skulptur trat tendenziell jeweils in der Nähe des Wachstums- und Häufigkeitsoptimums der Art auf. Dieser Zusammenhang wird durch Beobachtungen an *Gyraulus (Armiger) crista* und *Gyraulus albus* in natürlichen Biotopen gestützt. Soweit die Autökologie der hier untersuchten Arten bekannt ist, entsprechen die empirischen Optima der Populationsdynamik den Verhältnissen der natürlichen Habitate: Phylogenetisch repräsentieren die Melaniiden und Hydrobiiden jüngere limnische Radiationen als die Planorbiden und sind daher noch eher brackwasserverträglich. *Gyraulus chinensis* entstammt einer wärmeren Region als *Gyraulus albus*.

Die Ergebnisse dieser Versuche zur Modifikation stärken die Argumente für eine im wesentlichen genotypische Veranlagung der Schalenparameter bei hohem Grad

an Polymorphismus. Selbst die erfolgreiche phänotypische Beeinflussung (z. B. Kielbildung von *Potamopyrgus jenkinsi*) kann noch als entwicklungs-genetisches Phänomen gedeutet werden. Die Umwelt betätigt dabei nur einen zu einer gewissen Lebenszeit sensiblen Schalter im Organismus, der die eine oder andere kanalisierte und wiederum determinierte morphogenetische Bahn ermöglicht. *Potamopyrgus jenkinsi* erwies sich dabei als ökologisch und morphologisch sehr flexible Art. Das Beispiel zeigt auch, daß selbst prominente Schalenskulptur nicht als sicheres taxonomisches Merkmal verwendet werden kann, wie das bei Fossilien häufig geschieht.

Einen der Steinheimer Gastropodenreihe entsprechenden Grad von Polymorphie besitzt keine rezent vorkommende Art, weder auf phänotypischer noch auf genotypischer Grundlage. Daher ist ihre Deutung als echte evolutive Radiation und Artbildung am plausibelsten. So weitgehende Gehäuseveränderung durch bloße Modifikation zu erklären, entbehrt jeder biologischen Grundlage, obwohl die Art der Skulpturbildung durchaus den modifikatorischen Beispielen entspricht.

4.5. Form der Schale

4.5.1. Einleitung

Daß der äußeren Form von Gastropodenschalen in vorliegender Untersuchung und an dieser Stelle ein eigenes Kapitel gewidmet wird, hat gute Gründe: Am Beispiel des Hausbaues wird bildhaft klar, daß Bausteine zu mehr oder weniger dicken Mauern zusammengefügt werden können, daß Zimmer aus Mauern bestehen und Häuser aus Zimmern. Ein Zimmer (entsprechend der Skulptur) läßt sich nur bauen und verstehen aus der Substanz und Struktur von Mauern als auch der Architektur und Form des Hauses. Alles zusammen ergibt ein (Schnecken-)Haus. Im Bauplan von Gastropodenschalen sind Schalenstruktur und Schalendicke der Skulptur organisatorisch untergeordnet. Andererseits hat die Schalenform höheren morphogenetischen Rang. Schalenform steht aber mit Skulpturbildung in mannigfacher Beziehung. Die Aperturform kann sich direkt auf die Form der Schale, die Anlagerungen der Windungen und schließlich auf die Gewindehöhe auswirken. Skulptur und Form der Schale mancher Spezies variieren in ähnlichem Maß. Schließlich muß auch die Schalenform in Funktionalitätsbetrachtungen von Skulptur mit einbezogen werden.

Zum Verständnis der Geometrie von Schneckenschalen hat die theoretische Morphologie (RAUP 1966, 1967, 1972) entscheidende Impulse geliefert. Sie basiert auf der mathematischen Beschreibung von Schalen als logarithmische Spiralen mit nur drei Parametern: Windungsexpansion, Translation und Distanz zur Windungsachse. Reale Gehäuse unterliegen auch ontogenetischen Veränderungen dieser Parameter. Allometrie und ihre Bedeutung für evolutive Formveränderung zeigte GOULD (1966, 1968 a, 1968 b). LINSLEY (1977, 1978 a, 1978 b) untersuchte die praktischen Konsequenzen realer Schalenformen und entdeckte Regeln für die Ökologie und Lebensweise der Tiere.

Es ist bekannt, daß bestimmte Formen aus der Vielzahl theoretisch möglicher Gastropodenschalen bei bestimmten Taxa und zu bestimmten Zeiten der Phylogenese bevorzugt auftreten (VERMEIJ 1971, 1974 a, 1974 b). Die ebene, bilateralsymmetrische Windungsspirale (isostroph oder planispiral) ist relativ selten und bei marinen Arten immer mit geringer Körpergröße verbunden (CAIN 1977). Mit der Translation der Spirale zum Konus (heterostroph oder trochospiral) ergibt sich Rechts-Links-Chiralität. Die dextrale Form überwiegt bei Gastropoden bei weitem

(VERMEIJ 1975). Die Translation der Windungsspirale aus der Ebene kann nach oben oder unten erfolgen. Aus einem isostrophem Gehäuse wird so ein orthostrophes oder ein hyperstrophes (KNIGHT 1952). Hyperstrophie ist nur bei wenigen Taxa verwirklicht (VERMEIJ 1975) und hat fundamentale Bedeutung für die Lebensweise, insbesondere die Mobilität der Tiere (ROBERTSON & MERILL 1963; LINSLEY 1984). In speziellen Bereichen und in spezieller Kombination von Schalenparametern verlieren aufeinanderfolgende Windungen des Gehäuses den Kontakt. Es entsteht ein offenes, korkenzieherartiges Gewinde, das man skalarid nennt.

All diese für Gastropoden seltenen und extremen Formvarianten (Isostrophie, Hyperstrophie, Sinistralität, Skalarität) sind bei Arten der Familie Planorbidae vorhanden. Ein Beitrag zur Schalenform ist daher zum Verständnis von Evolutionstendenzen von Gastropoden unerlässlich.

4.5.2. Evolution der Gewindehöhe bei *Gyraulus*

Wie der Name Planorbidae schon ausdrückt, sind typische Arten der Familie in einer Ebene gewunden. Darunter gibt es jedoch Gattungen mit erhobenem Gewinde wie *Plesiophysa*, *Miratesta* und *Camptoceras* und teilweise *Physastra*, *Amerianna*, *Physopsis* und *Bulinus* (HUBENDICK 1955 b). Andere Gattungen besitzen Arten mit Übergängen von planispiral zu trochospiral. Dazu gehört *Helisoma* (PILSBRY 1934; WINSLOW 1926) oder *Gyraulus* (MEIER-BROOK 1983).

Die Verhältnisse bei der Untergattung *Armiger* wurden bereits in Kap. 4.4.2.2 beschrieben. Die meisten Arten von *Gyraulus* sind planispiral. Es besteht jedoch die Tendenz zur Deflektion der letzten Windung des Adulttieres, was bei *Gyraulus acronicus* besonders ausgeprägt ist. Arten mit konstanter, größerer Gewindeftranslation sind *Gyraulus biwaensis* aus dem Biwasee und *Gyraulus lychnidicus* aus dem Ohridsee. Auch die ihnen phylogenetisch nahestehende Gattung *Choanomphalus* des Baikalsees ist konisch gewunden. Bei endemischen Planorbiden in Langzeitseen besteht also eine Tendenz zu Trochospiralität. Diese Arten sind zugleich stärker skulpturiert. Sowohl bei *Gyraulus biwaensis* als auch bei *Gyraulus lychnidicus* ist auffällig, daß eine besonders starke Periostracal-Leiste der vorletzten Windung beim Schalenwachstum häufig mit dem Suturansatz zusammenfällt (Taf. 6/5). Dies könnte ein ontogenetisches „Geländer“ zur bautechnischen Ausführung einer bestimmten Translationsrate darstellen.

Über *Gyraulus* im Ohridsee sind in diesem Zusammenhang Informationen über Variabilität und Verbreitung der Gewindehöhe vorhanden (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985). Die planispirale Art *Gyraulus trapezoides* lebt im tieferen Wasser zwischen 5 und 14 m Tiefe, der trochospirale *Gyraulus lychnidicus* nur im Uferbereich bis 1 m Tiefe. Beide Arten zeigen jedoch an bestimmten Orten innerhalb des Sees erhöhte Variabilität der Gewindehöhe. In einer Population von *Gyraulus lychnidicus* waren sogar annähernd planispirale Exemplare neben hohen trochospiralen Gehäusen anzutreffen. *Gyraulus trapezoides* zeigte Gewindeerhöhung in einer Süd-Nord-Kline auf ca. 8 km Distanz ohne erkennbare Habitatunterschiede.

Gyraulus „multiformis“ des Steinheimer Beckens erfährt phylogenetisch zweimal eine Gewindeftranslation und zwar erstens von *Gyraulus sulcatus* zu *Gyraulus trochiformis* sowie zweitens weniger extrem von *Gyraulus revertens* zu *Gyraulus supremus*. Die Arten werden als chronologisch disjunkt angesehen, stehen also im Gegensatz zu den Verhältnissen im Ohridsee mit isochroner, aber ökologisch disjunkter Einnischung. Eine dritte Linie der Gewindeerhöhung erfolgte von *Gyraulus*

costatus zu *Gyraulus denudatus* mit echt skalariden, offenen Gewinden – ein Phänomen, das im folgenden Kapitel ausführlich besprochen werden soll.

4.5.3. Skalariden

Schneckenschalen mit außergewöhnlich erhöhtem Gewinde nennt man skalarid. Dies führt zu treppenartig abgestuften und im Extremfall zu freien Windungen nach Art eines Korkenziehers. Die Translation kann bis zu gestreckten (orthoconen) „Schnecken“-Gehäusen fortschreiten, wie z. B. bei *Orygoceras* (PAPP 1962; TAYLOR 1974). Solche offenen Gewinde sind funktionsmorphologisch und ökologisch von besonderem Interesse. Über Bau, Funktion und Evolution läßt sich aus der Literatur ein Überblick gewinnen.

REX & BOSS (1976) haben unter rezenten Gastropoden 15 Arten mit offenem Gewinde gefunden und zusammengestellt. Alle Arten sind Prosobranchier aus 10 Familien, von denen 9 Familien zu den Mesogastropoda gehören. Dies entspricht einer Häufigkeit von 1 : 4000. Die Liste ist allerdings nicht vollständig. *Camptoceras hirasei* WALKER aus dem Biwasee als Planorbide (HUBENDICK 1955 a) und *Gocea ohridana* aus dem Ohridsee als Orientaliide (HADZISCE 1956 a; HADZISCE et al. 1977) kommen noch hinzu. Damit erhöht sich die Zahl der offen gewundenen, lebenden Spezies auf 17, von denen 5 Arten limnisch und bis auf *Valvata sincera* alle in einem Langzeitsee zu Hause sind. Gemeinsam haben diese Arten ferner eine geringe Endgröße (0,45 mm bei *Gocea ohridana* und 5–9 mm bei den anderen Arten). Über die Lebensweise ist wenig bekannt. *Gocea ohridana* lebt im Ohridsee in den Zwischenräumen der Ufergerölle. Über die Adaptivität der offenen Gewindeform gibt es keine Vorstellung (REX & BOSS 1976).

Eine starke intraspezifische Variabilität der Gewindehöhe ist von einer Reihe von Arten bekannt, so von *Radix* (BOYCOTT et al. 1932), *Helisoma* (WINSLOW 1926; PILSBRY 1934) und *Valvata piscinalis* (UHL 1926), wobei sogar gelegentlich offene Gewinde vorkommen: *Valvata piscinalis* (GASCHOTT 1927) und einige Valvatiden des Baikalsees (DYBOWSKI 1886).

Bei den Pulmonaten sind außer *Camptoceras* keine Arten mit offenem Gewinde bekannt. Jedoch gibt es spontane „Mißbildungen“ ähnlichen Gehäusetyps vor allem bei Planorbiden (CLESSIN 1873). Einzelne Individuen oder Populationen beschrieben BASCH (1968) für *Biomphalaria glabrata*, ADAM (1947), HOFFMANN (1924) und LISICKY (1972) für *Planorbis planorbis*, PETRBOK (1943) und SCHLESCH (1927) für *Gyraulus*, BOETTGER (1949 b) und VARGA (1975) für *Anisus*, VAN DEN BROECK (1872) und PIRÉ (1871) für *Hippeutis complanatus* und REGIUS (1947) und KAUFFMANN (1912) für *Planorbarius corneus*.

Bei den Planorbiden bleibt die Skalaridenbildung auf Individuen und Populationen beschränkt und etabliert sich nie als konstantes Artmerkmal. In der Natur treten skalaride Exemplare örtlich gehäuft auf (HOFFMANN 1924; LISICKY 1972; PIRÉ 1871; REGIUS 1947; VAN DEN BROECK 1872). Soweit der ökologische Bezug beschrieben ist, sind die Ursachen der Skalarität nicht eindeutig. Jedoch lebten die Skalariden in kleinen, auch austrocknenden Gewässern, teilweise mit Bedeckung durch *Lemna minor* (Wasserlinsen) und unter eher ungünstigen Lebensbedingungen. Ökophänotypie kann vermutet werden.

GOULD (1968 c) beschrieb Exemplare der marinen „Wurmschnecke“ *Vermicularia* in atypischem Weichsubstrat ohne die normalerweise benötigten Anheftungsgele-

genheiten als phänotypische Reversion zur geschlossenen Gewindeform. Bei normalen, sessilen Individuen ist die Wuchsform sehr flexibel und von den Umweltbedingungen abhängig (GOULD 1969).

Zum kausalen Verständnis der Wuchsform der Skalariden müssen faunistische und morphologische Beschreibungen durch weitere Daten ergänzt werden. Anatomisch fand OLDHAM (1931), daß skalaride Individuen von *Arianta arbustorum* stark von Milben befallen waren. MOOR (1978) zeigte bei *Theba carthusiana*, daß die Milieubedingungen bei der Embryogenese einen Einfluß auf die Schalen-Skalarität haben. Die sensible Phase ist beschränkt auf den 7. bis 9. Entwicklungstag, also die früheste Phase der Schalenentwicklung. Später sind Translationsrate und Wachstum determiniert. Somit bleibt für phänotypische Modifikationen, ähnlich wie bei der Skulpturbildung von *Potamopyrgus jenkinsi*, nur geringer Spielraum innerhalb der genetisch gesteuerten Ontogenese. Genetische Veranlagung zur Skalaridenbildung zeigen STELFOX (1968), RICHARDS (1970) und BOETTGER (1949 b). STELFOX züchtete in 26 Jahren skalaride *Helix aspersa* durch Selektion der jeweils höchsten Gewinde. BOETTGER (1949 b) konnte skalaride *Anisus leucostomus* im Aquarium zum Ablai-chen bringen und erhielt ausschließlich skalariden Nachwuchs. RICHARDS (1970) fand Skalaride bei genetischen Experimenten mit *Biomphalaria glabrata*. Das Merkmal war rezessiv und mit einer starken Fitnessverminderung behaftet, so daß eine Fortpflanzung skalarider Tiere kaum möglich war. Dieser Effekt stimmt mit den Beobachtungen von BOETTGER und MOOR überein und erklärt, weshalb skalaride Planorbiden nicht als konstante Populationen in der Natur auftreten und daß sie nur gelegentlich – vielleicht unter vermindertem Konkurrenzdruck – überlebensfähig sind.

Im Fossilbericht spielen Skalariden eine erheblich größere Rolle als in der Rezent-fauna. So sind aus dem Paläozoikum ca. 20 Genera offen gewundener mariner Gastropoden bekannt (VERMEIJ 1977 a). Sie waren von teilweise stattlicher Körpergröße, was funktionsmorphologische Probleme mit sich bringt. Diese schwerfälligen Formen lebten wahrscheinlich als sessile Filtrierer im Weichsubstrat (PEEL 1975; YOCHELSON 1971).

Im Steinheimer Becken treten Skalaride mit regelmäßig logarithmischem, freiem Gewinde in den Trochiformis-Schichten gehäuft auf (Taf. 9/8). Sie sind als *Gyraulus denudatus* beschrieben. Bei der Gewindeerhöhung von *Gyraulus trochiformis* handelt es sich dagegen um keine echte Skalarität. *Gyraulus denudatus* kann von *Gyraulus costatus* in kleinen Schritten abgeleitet werden, ist sehr regelmäßig als logarithmische Spirale ausgebildet und tritt stellenweise sehr häufig auf. Dies spricht für eine echte Art und gegen spontane Mißbildung, wie für rezente Planorbiden beschrieben. Die Ablösung der Windungen erfolgt mit der Entstehung der zirkulären, kommarginalen Rippenbildung, deren anatomische Voraussetzung ein ringförmig geschlossenes, schalenbildendes Mantelepithel ist. Diese Entwicklung ist mit der in der Endwindung beginnenden Skalarität von *Armiger* zu vergleichen (Kap. 4.4.2.2). Wahrscheinlich ist *Gyraulus denudatus* eine echte, skalaride Spezies, deren Etablierung unter dem verringerten Selektionsdruck eines Ökosystems Langzeitsee ermöglicht wurde. Jedenfalls zeigen rezente Skalaridenbildungen bei Planorbiden keine selektiven Vorteile und gelangen nicht zur Verbreitung, obwohl ihre Entstehung in der Natur nicht selten ist.

4.5.4. Rasche Veränderung der Schalenform bei *Bithynia tentaculata*

REGIUS (1939) beschrieb aus einem Teich in der Umgebung Magdeburgs eine eigenartige Population der Art *Bithynia tentaculata*. Es traten sehr große Tiere bis 16 mm Höhe auf im Gegensatz zu normalerweise bis zu 9 mm. Die Art war sehr zahlreich mit einer Artdominanz von 88 % der Individuen neben 8 anderen Gastropoden vertreten. Von der Population waren 78 % der Individuen normal gebaut, 5,8 % hatten eine stumpfe, auch als Schulter bezeichnete Kante (Taf. 2/3). Kommarginal gestreift waren 0,4 %, longitudinal gebändert 0,2 %. Manche Individuen waren sehr schlank, andere kegelförmig. Viele weitere Variationen traten auf, die in Worten kaum zu schildern sind, wobei kontinuierliche Übergänge ohne verminderte Häufigkeit der Übergangsformen vorkamen. Taxonomische Unterscheidungen sind also weder möglich noch sinnvoll. Das Schalengewicht betrug bis zu 90 mg – normal sind höchstens 25 mg. Der Probenumfang, aus dem diese Daten gewonnen wurden, betrug sage und schreibe 29 000 Individuen. Eine solche Variabilität ist von *Bithynia tentaculata* sonst völlig unbekannt. Manche Gehäuse ähnelten z. B. in der treppenartigen Schalenform Arten wie *Gabbiella humerosa* aus Ost-Afrika oder in der Skulptur manchen ostasiatischen Bithyniiden.

Der von REGIUS beschriebene Teich war 7300 m² groß und maximal 2,5 m tief. Eine Wasseranalyse ergab bei gegebenen analytischen Möglichkeiten keine Besonderheiten. Jedoch erfolgte eine Zufuhr vorgeklärter Abwässer eines nahegelegenen Bahnhofsgeländes. Das Sediment bestand dementsprechend aus schwarzem Faulschlamm. Auch das Vorkommen von *Elodeo canadensis* zeigt Eutrophierung an. Die gesamte Biozönose war sehr individuen- und artenreich. Die Physiographie des Gewässers hat also nichts außergewöhnliches an sich. Dieser Biotop war damals erst 35 Jahre alt, denn er verdankte seine Entstehung einer genau datierbaren Kiesgewinnung.

Das von REGIUS gesammelte Schalenmaterial ging an verschiedene Museen. Die Beobachtungen sind so spektakulär und die Beschreibungen von REGIUS ist detailliert genug, um die Ergebnisse in die moderne Diskussion um Phänotypie und Variabilität von Schalen einfließen zu lassen. Zuchtexperimente sind von REGIUS nicht publiziert worden. Ein Indiz für eine genetische Basis der Variabilität ist aber in der Formenfülle innerhalb des kleinen Gewässers zu sehen sowie in der völligen Normalität der Begleitfauna. Hier ist eine Einwanderung der Varianten mit Sicherheit auszuschließen, da keine dieser Formen von irgendwoher sonst bekannt geworden sind, obwohl sie den mit Eifer nach „Raritäten“ suchenden Conchyliensammlern sicher aufgefallen wären.

Die ökologischen und morphologischen Daten sprechen für eine Entwicklung in einer für diese Art optimalen Umgebung. Aus der Kenntnis der Ökologie (SCHÄFER 1953 a), Anatomie (STARMÜHLNER 1952) und Ernährungsbiologie (SCHÄFER 1953 b; MEIER-BROOK & CHONG HWAN KIM 1977) ergibt sich für *Bithynia* die Besonderheit filtrierender Ernährungsweise. Der eutrophierte Teich dürfte eine als Nahrungsbasis für Strudler geeignete Bakterien- und Algenflora gehabt haben. Eine Notwendigkeit für einen derartigen morphologischen Polymorphismus ist daraus allerdings nicht abzuleiten. Dies ist das vielleicht überzeugendste Beispiel überhaupt, wie rasch und weitgehend eine morphologische Radiation von Gastropoden vor sich gehen kann. Weder ein Selektionsdruck noch ein Adaptivwert

ist erkennbar, der diesen Polymorphismus kausal begründen könnte. Über die Persistenz des Biotops bis heute ist nichts bekannt.

5. Umwelt als Evolutionsbedingung komplexer Schalenskulptur

5.1. Verbreitung von Schalenskulptur

5.1.1. Grundlagen einer Skulpturbewertung

5.1.1.1. Einleitung

Zwischen der Schalenskulptur und der Umwelt ist wegen ihrer beider Komplexität eine quantitative Beziehung nur schwer herzustellen. Einen möglichen Ansatz bietet die Darstellung der räumlichen Verbreitung von Schalenskulpturen rezenter Arten. Dazu müßte zunächst ein Maßstab für die Bewertung verschiedener Skulpturphänomene der verschiedenen Arten einer Lokalfauna entwickelt werden. Schalenskulptur stellt aber einen Merkmalskomplex dar, der bisher kaum einer Quantifizierung unterzogen wurde, obwohl auch dem naiven Betrachter eine Unterscheidung von einfachen (unskulpturierten) und komplexen Gastropodenschalen leicht möglich ist.

Bei der Diskussion der Klimabindung von Merkmalen mariner Organismen zog STRAUCH (1972) auch Skulpturmerkmale von Mollusken heran. Er ordnete die Arten drei Klassen von Skulpturintensität zu: glatt, schwach und stark skulpturiert. Quantitativ undefinierte Kategorien dieser Art sind aber an die subjektive Einschätzung der ordnenden Person gebunden. Auch GRAUS (1974) begnügte sich mit der Aufteilung der Fauna in drei Skulpturklassen, die er durch unvoreingenommene Kollegen ausführen ließ und somit die Definition der Klassengrenzen deren subjektivem Empfinden überließ.

Eine reproduzierbare Skulpturbewertung kann am ehesten bei relativ einfachen Skulpturbildungen von Süßwassergastropoden erzielt werden. Dazu ist es notwendig, einzelne Skulpturelemente der Schale einer Spezies zu differenzieren und ihre Intensität, Größe und Anzahl zu ermitteln. Diese Kriterien können dann über einen festzulegenden Bewertungsschlüssel in einen semiquantitativen Skulpturindex für diese Spezies eingehen. Mit den so ermittelten Zahlenwerten kann dann die Errechnung eines mittleren Skulpturindex der gesamten Fauna eines Fundortes erfolgen. Damit wird der Grad von Skulpturbildung auch bei variierender Artenzahl und Faunenzusammensetzung regional vergleichbar.

5.1.1.2. Bewertungsschlüssel

Den hier verwendeten Bewertungsschlüssel zeigt Tab. 21. In Kap. 4.4.1.2 wurden Gastropoden der deutschen Limnofauna bezüglich des Vorhandenseins von Pigmentierung, Skulptur und polygonaler Aperturform betrachtet. Darin liegt bereits ein Ansatz zu dem semiquantitativen Bewertungsschlüssel, der nun erläutert werden soll. Gemäß der in Kap. 4 aufgestellten Definition werden unter dem Begriff „Skulptur“ im weiteren Sinne alle Musterbildungen der Schalenoberfläche geführt. Typen von Musterbildung sind Pigmentierung, Periostracalskulptur, Schalenskulptur i.e.S. und Querschnittsform. Diese Elemente können in unterschiedlicher Kombination und Intensität zur Musterbildung von Molluskenschalen beitragen. Sie können differenziert und müssen getrennt bewertet werden, obwohl sie morphogenetisch und phylogenetisch in einer Rangfolge der Entwicklung stehen. Der Musterbildung der kalzifizierten Schalensubstanz geht meist eine ähnliche, nur auf das Peri-

Tab. 21. Bewertungsschlüssel zur Ermittlung eines semiquantitativen Skulpturindex für die Gehäuse von Süßwassergastropoden.

Bewertungs- schlüssel	Mustertyp	Pigmentierung		Periostracalskulpt	Schalenskulpt.i.e.S	Schalenform
	Kategorie	I	II	III	IV	
	Faktor	1 x	1 x	2 x	4 x	
Richtung	Quantität	"Bänder"	"Leisten"	"Wülste"	"Winkel"	
längs	Zahl	Z _l	1 = einfarbig 2 = >20 3 = 6-20 4 = 2-5 5 = 1	1 = fehlend 2 = >20 3 = 6-20 4 = 2-5 5 = 1	1 = fehlend 2 = >20 3 = 6-20 4 = 2-5 5 = 1	1 = keiner 2 = 1 3 = 2 4 = 3 5 = >3
	Inten- sität	I _l	1 = einfarbig 2 = verwaschen 3 = kontrastreich 4 = mehrfarbig 5 = divarikat	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	1 = rund 2 = stumpf 3 = scharf 4 = gekielt 5 = hohl
quer	Zahl	Z _q	1 = einfarbig 2 = >36 3 = 13-36 4 = 4-12 5 = 1-3	1 = fehlend 2 = >36 3 = 13-36 4 = 4-12 5 = 1-3	1 = fehlend 2 = >36 3 = 13-36 4 = 4-12 5 = 1-3	
	Inten- sität	I _q	1 = einfarbig 2 = verwaschen 3 = kontrastreich 4 = mehrfarbig 5 = divarikat	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	

ostracum beschränkte Skulpturbildung voraus. Eine phylogenetische oder ontogenetische Verstärkung von Kielen und Rippen, die die Kalksubstanz betrifft, kann in eine Verformung des sphärischen Gewindequerschnitts übergehen. In der Position von longitudinalen Kielen treten dann z. B. immer deutlichere Winkel auf, die zu einer polygonalen Aperturform führen. Diese Rangfolge der Skulpturbildung wird bei der Bewertung im Schlüssel durch doppelte Gewichtung der Schalenskulptur und einer vierfachen der Querschnittsform im Skulpturindex berücksichtigt. Periostracalskulptur und Pigment werden demgegenüber als primitivere Musterbildungen nur einfach gezählt. Allen vier Typen der Skulpturausprägung ist gemeinsam, daß sie durch Abscheidung des Mantelrandes entstehen und daher überwiegend in kommaginaler oder longitudinaler Anordnung zur Wachstumskurve der Apertur erscheinen. Die Differenzierung der Orientierung längs oder quer zur Wachstumsrichtung geht in die nächste feinere Bewertungsstufe ein. Als unterstes Kriterium wird die (An-) Zahl und Intensität der Skulpturelemente ermittelt. Dabei kann jeweils (pro Windung oder Umfang) die Zahl der Elemente eines Skulpturtyps gezählt werden (z. B. Pigmentbänder oder Periostracalleisten). Bei der Einschätzung der Intensität der Skulpturbildung muß berücksichtigt werden, daß verschiedene Spezies oft sehr unterschiedlich große Gehäuse besitzen. Deshalb ist die Relation von Höhe (H) zu Breite (B) eines Skulpturelements gegenüber absoluten Maßangaben vorzuziehen.

Es ergibt sich nun ein Raster von 4 Skulpturtypen, 2 Orientierungsrichtungen (längs und quer) und 2 Quantitäten (Anzahl und Intensität). Das sind theoretisch insgesamt 16 Felder. Da es zur Aperturform in longitudinaler Richtung kein sinnvolles Äquivalent gibt, konnten diese beiden Felder nicht besetzt werden, so daß der Schlüssel effektiv 14 Felder ausweist. In jedem Feld wurden 5 Größenklassen abge-

grenzt. Sie sollten das gesamte Spektrum möglicher Zahlen und Intensitäten von Skulpturelementen bei Süßwassergastropoden umfassen. Die Festlegung erfolgte erst, nachdem eine große Zahl von Schalen durchgesehen und die Skulpturelemente nach Zahl und Intensität erfaßt worden waren. Um eine gute Differenzierung und gleichmäßige Klassenhäufigkeit zu erzielen, wurde eine quasi logarithmische Einteilung der Klassen gewählt. Die 5 Größenklassen eines Feldes des Schlüssels sind mit Punkten von 1 bis 5 bewertet. Bei der Festlegung der Zahlenklassen waren außerdem phylogenetische Prozesse zu berücksichtigen: Skulpturentwicklung geht von einer großen Zahl schwacher, kleiner bzw. wenig intensiver Skulpturelemente aus und tendiert zur Verstärkung dieser Strukturen bei zahlenmäßiger Reduzierung. Daher müssen geringe Zahlen von Skulpturelementen mit den höchsten Punktwerten belegt werden. Bei den Intensitäten wurde zumeist das Verhältnis Höhe zu Breite der Skulpturelemente bewertet (z. B. $H > eB$) bedeutet Höhe größer dreifache Breite). Bei der Pigmentierung wurde nach Kontrast und Vielfalt eingeteilt, bei der Querschnittsform nach der Prägnanz der Winkelbildung. Schließlich mußten die Punktwerte aller Felder zusammengerechnet werden. Es bot sich an, innerhalb desselben Skulpturtyps Zahl (Z) und Intensität (I) jeweils zu multiplizieren und den daraus resultierenden Längs- (l) und Querwert (q) zu addieren.

$$(Z_l \times I_l) + (Z_q \times I_q) = \text{Skulpturtypen-Index (I bis IV)}$$

Die Werte der vier Skulpturtypen wurden nach Multiplikation mit dem phylogenetischen Gewichtungsfaktor addiert.

$$I + II + 2 \times III + 4 \times IV = \text{Skulpturindex}$$

Aufgrund dieses Schlüssels kann sich der Skulpturindex zwischen den Werten 12 und 300 bewegen. Obwohl der Entwurf dieses Bewertungsschlüssels der Komplexität des zu erfassenden Gegenstandes entsprechend kompliziert erscheinen mag, ist seine Anwendung leicht und schnell durchführbar. Der Vorteil dieses Verfahrens liegt in der Definition einer Indexberechnung, die objektivierbar ist und zu reproduzierbaren Werten führt. In der Definition der Bewertung sind morphogenetische Gesetzmäßigkeiten berücksichtigt. Der strittigste Punkt dürfte noch die Abgrenzung der Punktklassen sein sowie die Gewichtung der einzelnen Skulpturtypen. Diese Grenzen sind jedoch veränderbar, ohne die intraspezifische Vergleichsmöglichkeit des Skulpturindex wesentlich zu beeinflussen. Bei sehr komplexen Schalen mit deutlicher Hierarchie von Mustern, wie es oft bei marinen Spezies der Fall ist, erscheint eine Differenzierung nach diesem Schlüssel schwierig und verliert an Aussagekraft.

5.1.1.3. Anwendung

Für die Ermittlung des Skulpturindex einer Spezies wäre es an sich notwendig, von Populationen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet jeweils einige Individuen zu bewerten und so einen Mittelwert zu bilden. Die Skulpturbewertung hat in vorliegender Arbeit jedoch nur das Ziel, einen Mittelwert der Schalenskulpturindizes aller Spezies einer regionalen Fauna zu ermitteln. Dazu genügt es, von jeder Art einige Exemplare oder auch nur Abbildungen der Gehäuse vorliegen zu haben. Da für Sammlungen in der Regel tendenziell relativ große Schalen, aber wohl kaum die stärker skulpturierten Varianten von Population selektiv bevorzugt werden, ist auch kein systematischer Fehler zu erwarten, wenn nur Einzelexemplare aller Arten einer Fauna bewertet werden. Dasselbe dürfte wohl für die Auswahl von Vorlagen zu einer Abbildung in der faunistischen Literatur zutreffen. Die individuelle Abwei-

chung einzelner Gehäuse wird durch die Mittelwertbildung des Skulpturindex aus einer größeren Gesamtzahl von Arten einer Fauna ausgeglichen. Eine weitere Voraussetzung für die Skulpturbewertung ist die möglichst umfassende taxonomische und faunistische Bearbeitung der Fauna einer mehr oder weniger großen biogeographischen Region. Die Ergebnisse langjähriger Sammlungs- und Beschreibungstätigkeit und die Kenntnisse entsprechender Spezialisten müssen hier als beste zur Zeit verfügbare Datenbasis akzeptiert und genutzt werden. Dabei ist es unerheblich, ob die eine oder andere Spezies bei weiteren Nachforschungen hinzukommt oder als konspezifische Varietät mit einer anderen Art vereinigt werden muß. Völlig belanglos für die Fragestellung hier ist die Nomenklatur und systematische Zugehörigkeit der Arten zu höheren Taxa.

Die Datengrundlage zu einer großräumigen Skulpturbewertung limnischer Gastropoden ist in den letzten Jahren und Jahrzehnten durch voluminöse, integrative Monographien gelegt worden. Dabei ist zu nennen die „Limnofauna Europaea“ (ILLIES 1978), „Mollusks of Fresh and Brackish Waters of the U.S.S.R.“ (ZHADIN 1952) und „Freshwater Snails of Africa“ (BROWN 1980), die hier Verwendung fanden und eine Zusammenschau der gesamten Fauna von Afrika, Europa und eines großen Teils Asiens ermöglichten. Dabei zeigt sich wiederum die Eignung der Gruppe limnischer Arten des Taxons Gastropoda als geeignet für die holistische Sichtweise, da der Kenntnisstand hoch und der Artenumfang relativ gering ist.

Nach BOSS (1971) beträgt die Zahl bekannter limnischer Prosobranchierarten wenig mehr als 2000 und der Pulmonaten unter 1000, so daß heute weltweit etwa 3000 Arten von Süßwassergastropoden existieren. Die zitierte faunistische Literatur führt für Europa 571 Arten, Afrika 395 Arten und USSR 180 Arten an. Dies sind nach Abzug der den verschiedenen Gebieten gemeinsamen Spezies ca. 1050 Arten. In Europa sind von 571 Arten nur 104 von mehr als einem Fundorten eines Gebiets bekannt oder überregional verbreitet und nicht endemisch. Berücksichtigt man nun diese wichtigeren, weiter verbreiteten Arten unter Hinzunahme der Langzeitseen, so gelangt man auf eine Artenzahl von ca. 650 für die drei genannten kontinentalen Großräume. Dies ist eine Menge, für die die Beschreibung und Bewertung von Schalkskulptur zu bewältigen ist.

5.1.2. Der biogeographische Aspekt

5.1.2.1. Vergleich endemischer und ubiquitärer Faunen

Das Schema zur Skulpturbewertung sollte es ermöglichen, das Phänomen komplexer Schalkskulptur bei endemischen Gastropoden in Langzeitseen gegenüber weitverbreiteten Arten in der Umgebung mit einfacherer Skulptur zu quantifizieren. Dazu muß der mittlere Skulpturindex verschiedener lokaler Faunen ermittelt werden. Eine exemplarische Anwendung des Verfahrens ist in Tab. 22 für 45 Arten der in Deutschland vertretenen ubiquitären limnischen Gastropodenfauna vorgeführt. In gleicher Weise, aber ohne Darstellung der Rohdaten, wurden 53 endemische Arten des makedonischen Ohridsees als europäischem Langzeitsee aus eigenen Aufsammlungen bewertet. Für den afrikanischen Tanganyikasee wurden nach BROWN (1980) 26 Endemiten und 20 im See vorkommende ubiquitäre Arten getrennt bewertet. Die lokalen Skulpturindizes in Abb. 46 können bezeugen, daß die endemischen Faunen gegenüber den ubiquitären der Umgebung in der Tat eine deutlich komplexere Skulptur besitzen. Dabei sind die europäischen Faunen insgesamt schwächer skulpturiert als die jeweiligen afrikanischen.

Tab. 22. Exemplarische Ermittlung des Skulpturindex für Arten der Limnofauna Deutschlands. Vergleiche die nur qualitative Bewertung in Tab. 10.

Genus	Spezies	Pigment				Periostracum				Schale				Form		Skulptur- index	Größen- index
		längs		quer		längs		quer		längs		quer		Z	I		
		Z	I	Z	I	Z	I	Z	I	Z	I	Z	I				
<i>Theodoxus danubialis</i>		3	5	3	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	40	7,9
<i>Theodoxus fluviatilis</i>		3	4	3	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	34	7,1
<i>Theodoxus transversalis</i>		4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23	6,9
<i>Viviparus ater</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	33,0
<i>Viviparus contectus</i>		4	2	1	1	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	30	32,2
<i>Viviparus viviparus</i>		4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19	24,2
<i>Valvata cristata</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	1,7
<i>Valvata pulchella</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	3,2
<i>Valvata piscinalis</i>		1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	13	5,5
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,8
<i>Lithoglyphus naticoides</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	7,0
<i>Bythinella alta</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	9,6
<i>Marstoniopsis scholtzi</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,1
<i>Bithynia leachi</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	3,9
<i>Bithynia tentaculata</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	8,4
<i>Aplexa hypnorum</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	6,3
<i>Physa acuta</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	8,5
<i>Physa fontinalis</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	6,7
<i>Lymnaea stagnalis</i>		1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	14	38,2
<i>Lymnaea corvus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	15,9
<i>Lymnaea glabra</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	6,9
<i>Lymnaea truncatula</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	5,7
<i>Lymnaea turricula</i>		1	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	15	13,7
<i>Lymnaea auricularia</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	21,4
<i>Lymnaea peregra</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	15,5
<i>Myxas glutinosa</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	12,0
<i>Anisus leucostomus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	24	3,2
<i>Anisus spirorbis</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,8
<i>Anisus contortus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	3,2
<i>Anisus vortex</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	24	3,4
<i>Anisus vorticulus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	24	2,0
<i>Gyraulus acronicus</i>		1	1	1	1	5	5	2	1	1	1	1	1	2	2	49	2,7
<i>Gyraulus albus</i>		1	1	1	1	2	3	2	3	1	1	1	1	1	1	22	2,8
<i>Gyraulus laevis</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,7
<i>Gyraulus riparius</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	16	1,4
<i>Gyraulus rossmaessleri</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,3
<i>Gyraulus crista</i>		1	1	1	1	2	1	3	5	1	1	1	1	2	2	39	1,0
<i>Segmentina nitida</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	32	3,0
<i>Segmentina complanatus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	32	2,0
<i>Planorbis corneus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	20,2
<i>Planorbis carinatus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	5	48	4,5
<i>Planorbis planorbis</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	5	48	6,5
<i>Ancylus fluviatilis</i>		1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	14	4,2
<i>Ferrissia wautieri</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,1
<i>Acroloxus lacustris</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	4,8

5.1.2.2. Schalenskulptur im euro-asiatischen Raum

Der exemplarische Vergleich lokaler Faunen im vorangegangenen Kapitel kann durch eine flächendeckende Darstellung regionaler Skulpturwerte fortgeführt werden. Dahinter stehen die Fragen, (1) wie sich Schalenskulptur bei limnischen Gastropoden in kontinentalen Dimensionen verhält, (2) ob der Ohridsee in Europa ein absolutes Maximum der Skulpturkomplexität darstellt und (3) wo die relativen Minima und Maxima liegen. Solche Berechnungen sind möglich, wenn Gesamtareale

Skulpturindex von Gastropodenfaunen geographische und ökologische Unterschiede

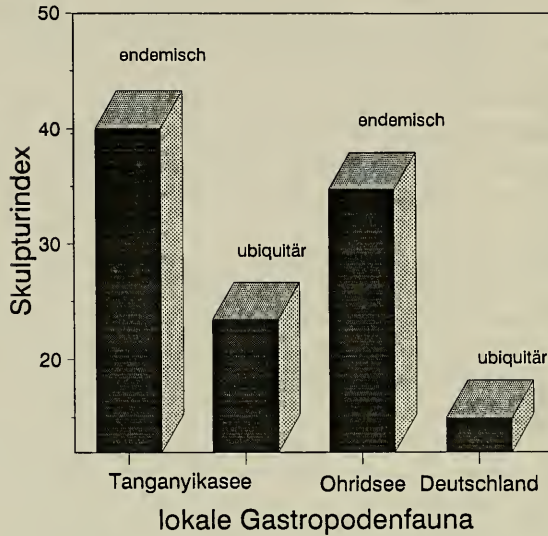


Abb. 46. Endemische Gastropoden in Langzeitseen sind stärker skulpturiert als ubiquitäre Arten derselben Fauna.

in biogeographische Faunenprovinzen aufgeteilt werden und die Verbreitung aller Gastropodenarten in diesen Provinzen bekannt ist. Dies leisten die Monographien von ILLIES (1978) und ZHADIN (1952), die Europa in 25 bzw. die Sowjetunion in 29 Regionen einteilen. Abb. 47 zeigt die der Limnofauna Europaea zugrunde liegenden Faunenprovinzen. Kleinasien und Nordafrika wurden hinzugenommen. Der Ohridsee ist innerhalb der Region 6 gelegen und wird hier als 28. Region gesondert dargestellt. Die Karte wurde mittels einer Schablone in ein isometrisches Raster mit $2,5^\circ$ geographischer Breite \times $2,5^\circ$ geographischer Länge umgesetzt, was insgesamt $15 \times 28 = 420$ Felder ergab und von der 3D-Graphiksoftware in Abb. 48 mengenmäßig darstellbar war. Lage und Zusammenhang der einzelnen Regionen sind in Tab. 23 in gleichlautenden Zahlen (= Nummer der Region nach ILLIES) dargestellt. Die Küstenlinien Europas sind noch grob zu erkennen. Für ca. 100 Arten mit weiter Verbreitung wurde der Skulpturindex bestimmt. Aus der Verbreitungstabelle der „Limnofauna Europaea“ (ILLIES 1978) wurde für jede der 28 Regionen eine Faunenliste erstellt, die Artenzahl ermittelt und ein mittlerer Skulpturindex errechnet. Diese Werte wurden an entsprechende Rasterpunkte gesetzt und in einer dreidimensionalen Grafik dargestellt (Abb. 48). In derselben Weise wurde für das Gebiet der UdSSR nach den Verbreitungsangaben von ZHADIN (1952) und der Skulpturbewertung von 180 Spezies nach Abbildungen aus ZHADIN vorgegangen.

Für Europa besitzt der Ohridsee die höchste Artenzahl einer Region, die noch bedeutend höher läge, wenn die ubiquitären Arten der Seeumgebung mit hinzugenommen worden wären. Der Skulpturindex hebt sich drastisch von dem der übrigen Gastropodenfauna Europas ab. Der kleine See von 340 km^2 Fläche besitzt also nicht nur die höchste Artenzahl von limnischen Gastropoden, sondern auch das komple-

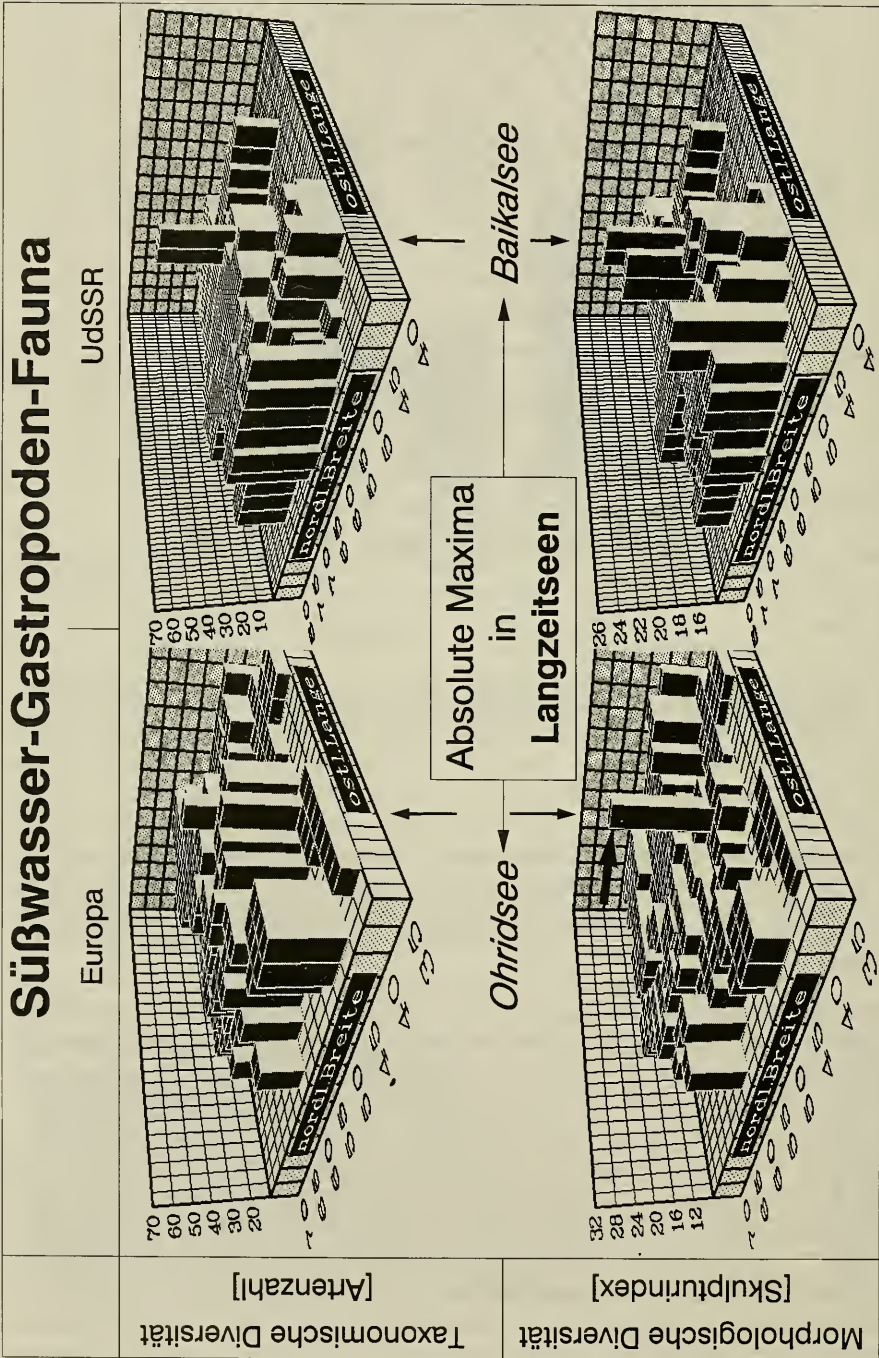


Abb. 48. Die kontinentale Verteilung von Artenzahl und Skulpturindex nach Auswertung von 100 Spezies in Europa (links) und 180 Spezies der UdSSR (rechts). Die absoluten Maxima der taxonomischen und morphologischen Diversität liegen in Position der Langzeitseen Ohr und Baikal.

Süßwassergastropoden in Europa

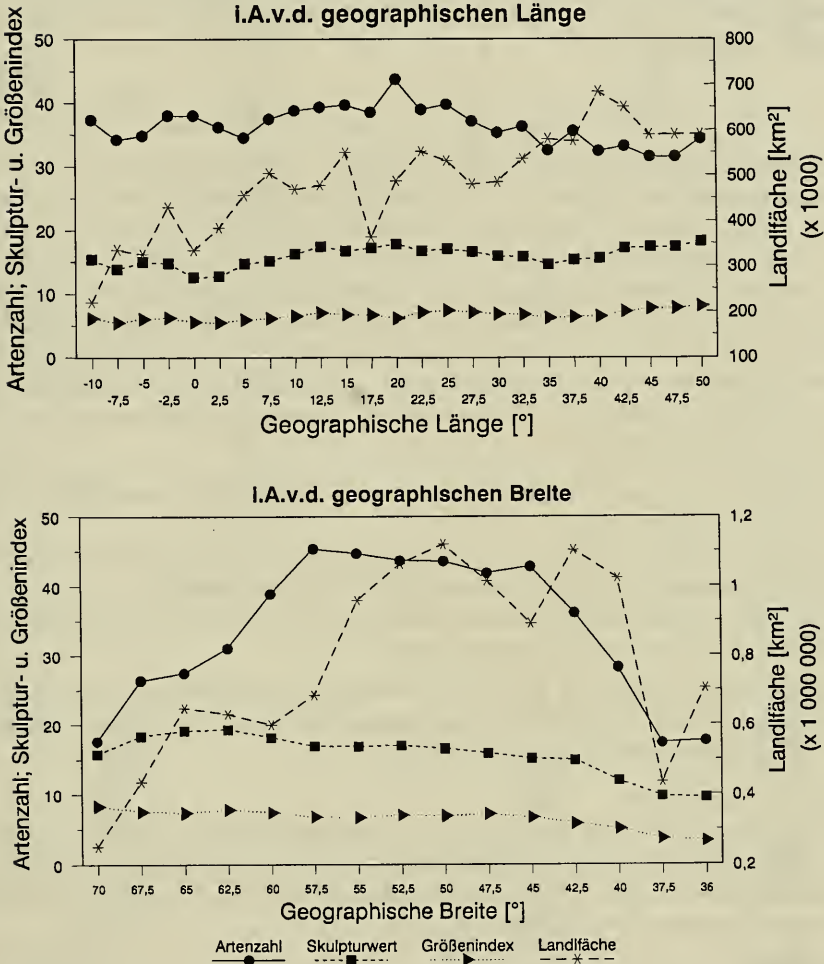


Abb. 49. Mittelwerte von 2,5°-Sektoren geographischer Länge (oben) oder geographischer Breite (unten) bezüglich Artenzahl, Skulptur- und Größenindex der Süßwassergastropodenfauna (vgl. Abb. 48) unter Hinzunahme der berücksichtigten Landfläche pro Sektor.

xeste Skulpturniveau in Europa, d. h. er zeigt die größte taxonomische und morphologische Diversität. Im Gebiet der UdSSR liegt die Region der maximalen Artenzahl im Baikalsee, der ebenfalls den größten Skulpturindex aufweist. Daneben zeigen auch die Gastropodenfaunen von Aralsee und der Azovsee höhere Skulpturwerte, allerdings bei niedrigerer Spezies-Diversität. Eine weitere Auswertung der Daten Europas erfolgte über die Mittelwerte von Artenzahl, Skulpturindex und Größenindex für geographische Breiten- und Längenzonen von jeweils 2,5° (Abb. 49). Der Größenindex wurde aus der Formel $(\text{Gehäusehöhe} \times \text{Gehäusebreite})^{1/2}$ für jede Art gewonnen. In Tabelle 22 sind die spezifischen Werte einiger Arten dargestellt. Bei der Artenzahl ist über die geogr. Breite als auch die geogr. Länge ein Maximum im

zentralen Bereich zu finden. Größen- und Skulpturindex nehmen sowohl von Süd nach Nord als auch von West nach Ost zu. Die geographische Position des Ohrid-sees prägt sich in Abb. 49 auch in der zonalen Mittelwertbildung von Skulptur und Artenzahl erhöhend aus.

5.1.3. Der paläontologische Aspekt

Die zeitliche Verbreitung von Schalenskulptur an einem gegebenen Ort beleuchtet den paläontologischen Aspekt des Problems. Es ist die konsequente und komplementäre Ergänzung zur Fragestellung des vorherigen Kapitels, in dem zeitliche Konstanz in der Gegenwart mit der räumlichen Variablen verknüpft wurde. Wie und unter welchen Umweltbedingungen entwickeln sich Schalenskulpturen innerhalb einer lokalen Biozönose von Süßwassergastropoden? Die paläontologische Dokumentation evolutiver Formenreihen ist nur in seltenen Fällen möglich. Es sollen hier drei der berühmtesten Beispiele behandelt und verglichen werden, die sich alle durch weitreichende morphologische Umwandlung, taxonomische Diversität und gute Fossilhaltung auszeichnen:

- 1) Vivipariden aus dem Pliozän Sloweniens/ Nordost-Jugoslawien (NEUMAYR & PAUL 1875; FRANZ 1932).
- 2) Vivipariden, Melanopsiden und *Theodoxus* aus dem Plio-Pleistozän von Kos/ Ägäis (WILLMANN 1981; WILLMANN 1985; BÜTTNER 1982).
- 3) Planorbiden (*Gyraulus*) aus dem miozänen Kratersee von Steinheim/Süddeutschland (HILGENDORF 1867; MENSINK 1984).

Grundlage des Vergleichs sollen die Stammbaum-Darstellungen der Entwicklungsreihen sein, die in Abb. 50 zusammengestellt sind. Die Entwicklungstrends lassen sich folgendermaßen kurz beschreiben:

1. *Viviparus*/Slowenien

Die Stammpopulation ist unskulpturiert. Aus kegelförmigen Gehäusen entstehen durch Abplattung der Gewindeaußenseite zunächst stufenförmige Gewinde. Aus den Winkeln gehen zugleich Wülste hervor, die sich schließlich in mehr oder weniger ausgeprägte Knotenreihen auflösen.

2. Kos/Ägäis

a) *Viviparus*: Die Entwicklung verläuft analog zu den slowenischen *Vivipariden*, jedoch wird das letzte Stadium einer Knotenbildung nicht erreicht.

b) *Melanopsis*: Die Stammpopulation ist unskulpturiert. Spätere Populationen entwickeln Spiralarippen, die sich zunehmend verdichten, bis schließlich ein longitudinaler Wulst in der Nähe der Sutura erscheint.

c) *Theodoxus*: Die Stammpopulation hat einen runden Windungsquerschnitt, der im Lauf der Zeit 2–3 Ausbuchtungen entwickelt.

3. *Gyraulus*/Steinheim

Aus einer Stammpopulation mit glatten Schalen und gerundetem Querschnitt entwickeln sich Gehäuse mit drei Wülsten und polygonalem Querschnitt. Das Gewinde transformiert sich gleichzeitig von der planorbiformen in die trochiforme Spirale. Dieser Entwicklungstrend wiederholt sich noch ein zweites Mal, wengleich weniger stark ausgeprägt. Eine ausführliche Beschreibung der Skulpturenentwicklung erfolgte in Kapitel 4.4.1.7., die der Formentwicklung in 4.5.2.

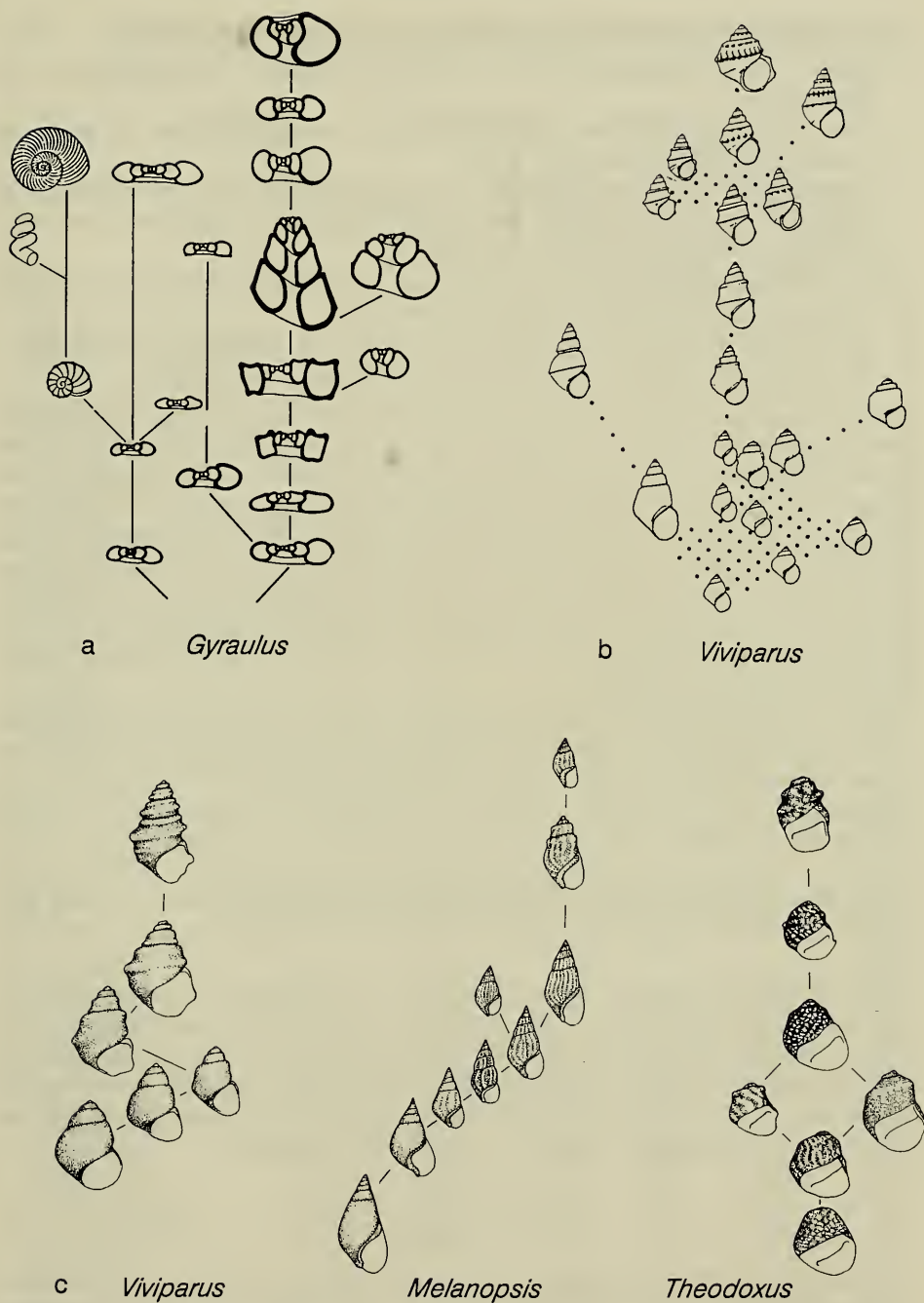


Abb. 50. Phylogenetische Reihen von Süßwassergastropoden. a) *Gyraulus* (Steinheim; Miozän), b) *Viviparus* (Nordost-Jugoslawien; Pliozän), c) *Viviparus*, *Melanopsis*, *Theodoxus* (Kos/Ägäis; Plio-Pleistozän). Alle Entwicklungen gehen von einfachen Formen zu komplexer Schalenkultur. a aus HILGENDORF (1879); b aus FRANZ (1932); c aus WILLMANN (1985); verändert.

Der Vergleich der Entwicklungsreihen führt zu folgendem Ergebnis:

- Alle 5 Entwicklungsreihen der 3 Fundorte beginnen mit unskulpturierten Stammarten.
- Die Schalensulptur entwickelt sich bei allen Formenreihen mit in der Regel zunehmender Komplexität.
- Innerhalb einer Zönose entwickeln verschiedene Gattungen verschiedenartige Skulptur. Auf Kos z. B. bilden gleichzeitig Vivipariden longitudinale und Melanopsiden kommarginale Skulpturen aus.
- An unterschiedlichen Orten, z. B. auf Kos und in Slowenien, bildet die gleiche Gattung *Viviparus* ähnliche Skulpturmuster aus.
- Mit der Differenzierung der Skulptur geht eine Aufspaltung in verschiedene Formengruppen einher, die als Speziation angesehen werden kann.

Die nur qualitative Betrachtung der Skulpturentwicklung der oben beschriebenen Entwicklungsreihen erlaubt Aussagen, die für die Belange vorliegender Arbeit bereits ausreichen, so daß auf die Ermittlung eines Skulpturindex verzichtet werden konnte. Der diachrone Vergleich der Skulptur in Evolutionsreihen (relative Komplexität) kann außerdem viel leichter durchgeführt werden als die absolute Bewertung verschiedener Skulpturtypen bei Spezies ohne phylogenetischen Zusammenhang. Für *Viviparus* von Kos führte BÜTTNER (1982) eine Differenzierung von 10 Skulpturtypen (mit Frequenzanalysen) durch, die zusätzliche Aussagen über Zeiten beschleunigter Entwicklung erlaubt, im übrigen aber die oben erläuterten qualitativen Beobachtungen bestätigt.

Die hier vorgestellten Entwicklungsreihen wurden wegen ihrer vollständigen Dokumentation über lange Zeiträume ausgewählt. Zahllose weitere Beispiele komplexer Schalensulptur fossiler Arten und Faunen finden sich in der Literatur. Im ausgehenden Tertiär bildeten komplexe Gastropoden in ausgesüßten, isolierten Becken der Paratethys (STEININGER & RÖGEL 1985) den Regelfall (WENZ 1942; FUCHS 1870 a, b; PAVLOVIC 1911; NEUMAYR 1880; NEUMAYR & PAUL 1875). Für alle Biotope eine physikalische oder biologische Gemeinsamkeit zu finden, die diese Entwicklungstrends bedingen könnte, ist bislang noch nicht gelungen (WILLMANN 1985).

Der Komplexitätsgrad der Schalensulptur in der Endphase dieser Biozöosen-Entwicklung entspricht dem in vorigen Kapiteln beschriebenen, heute ausschließlich in Langzeitseen festgestellten Befund. Eine Fortdauer der betreffenden Habitate über Jahrtausende ist sehr wahrscheinlich, so daß die entscheidende Gemeinsamkeit der rezenten und fossilen Vorkommen hoher Skulpturkomplexität von Gastropodenschalen in der Langzeit-Stabilität der Biotope liegen könnte.

5.2. Der Lebensraum

5.2.1. Seen

Süßwassermollusken kommen in den unterschiedlichsten Typen von Gewässern vor, am artenreichsten jedoch in Tümpeln, Teichen und Seen. Größere, stehende Gewässer zeichnen sich in der Regel durch stabilere abiotische Faktoren aus als kleine Fließgewässer. Eine Biozönose von Gastropoden wird wesentlich durch die Konstanz des Biotops beeinflusst. Die ökologisch relevanten Faktoren sind in stehenden Binnengewässern zudem leichter zu erfassen als in fließenden. Seen als Lebensraum von Gastropoden soll deshalb in folgender Betrachtung ein besonderes

Tab. 24. Artenbestand an Gastropoden in 25 Seen des Ostalpenraumes (nach GASCHOTT 1927) vor der durch Eutrophierung hervorgerufenen ökologischen Revolution (vgl. Abb. 24).

Nr.	See	<i>Lymnaea stagnalis</i>				<i>Planorbis carinatus</i>				<i>Physa fontinalis</i>				Summe												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	Achensee				1					1				1	1				1	1		1	1			7
2	Alpsee	1		1			1	1					1	1					1	1	1	1				10
3	Ammersee	1	1	1	1		1	1		1					1			1	1	1		1	1			13
4	Bodensee	1	1	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1		1			19
5	Brennersee					1				1				1	1											3
6	Chiemsee	1	1	1	1		1	1	1				1	1	1								1	1		12
7	Facker See			1				1	1	1				1					1	1		1	1	1		10
8	Hofstätter See						1	1		1													1			3
9	Kochelsee	1				1	1			1	1			1	1				1	1						9
10	Königssee				1		1			1	1			1	1				1	1	1					9
11	Millstätter See		1											1					1				1			4
12	Ossiacher See				1		1	1		1				1	1											6
13	Pilsensee	1	1	1						1					1				1				1	1		8
14	Schleinsee	1	1				1			1					1											5
15	Schliersee		1		1			1											1	1			1			6
16	Simsee	1	1	1	1		1			1			1	1	1				1	1	1	1	1	1	1	14
17	Spitzingsee	1	1			1	1							1					1	1	1					8
18	Staffelsee	1	1	1			1			1	1	1		1	1				1	1		1	1	1		12
19	Tegernsee		1		1	1				1				1					1	1	1	1	1	1		9
20	Waginger See	1	1	1	1		1	1	1					1					1	1	1	1				11
21	Walchensee	1		1	1		1	1	1					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			14
22	Wallersee	1	1	1	1		1	1	1					1	1				1	1	1	1				11
23	Wörthersee	1	1		1	1	1	1	1					1	1	1			1	1	1	1	1	1	1	16
24	Wörthsee	1	1				1	1		1				1					1	1	1	1	1	1		9
25	Wurmsee	1	1	1	1		1	1	1					1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	17
Summe		16	15	12	14	5	17	13	4	21	4	1	3	10	21	7	6	4	20	15	2	20	10	1	4	

Tab. 25. Physiographische Daten zu den in Tab. 24 genannten, faunistisch untersuchten Seen.

Nr.	See	Geogr. Br.		Höhe ü. NN [m]	Areal [km ²]	T max. [m]	Umfang [km]	Artenzahl
		[°]	[']					
1	Achensee							7
2	Alpsee	47	35	811	0,9	59	4,8	10
3	Ammersee	48		534	47,0	82	43,0	13
4	Bodensee	47	36	395	538,0	252	284,0	19
5	Brennersee							3
6	Chiemsee	47	50	518	80,0	73	68,0	12
7	Facker See	46	42	560	2,3	30	7,5	10
8	Hofstätter See							3
9	Kochelsee	47	38	600	6,0	65	11,7	9
10	Königssee	47	33	602	5,2	188	18,5	9
11	Millstätter See	46	47	580	13,0	141	27,0	4
12	Ossiacher See	46	44	490	11,0	46	27,0	6
13	Pilsensee	48	1	535	1,9	16	6,2	8
14	Schleinsee							5
15	Schliersee	47	45	778	2,2	37	6,8	6
16	Simsee	47	50	471	6,5	22	14,0	14
17	Spitzingsee							8
18	Staffelsee	47	40	648	7,7	35	16,8	12
19	Tegernsee	47	45	725	9,1	71	23,0	9
20	Waginger See	47	57	443	9,0	27,5	26,0	11
21	Walchensee	47	36	802	16,0	196	29,0	14
22	Wallersee	47	55	504	6,4	23	15,0	11
23	Wörthersee	46	43	439	19,0	84	45,0	16
24	Wörthsee	48	2	560	4,5	33	5,9	9
25	Wurmsee	47	55	584	57,0	123	48,0	17

Physiographie und Gastropodenfauna

Seen im Ostalpenraum

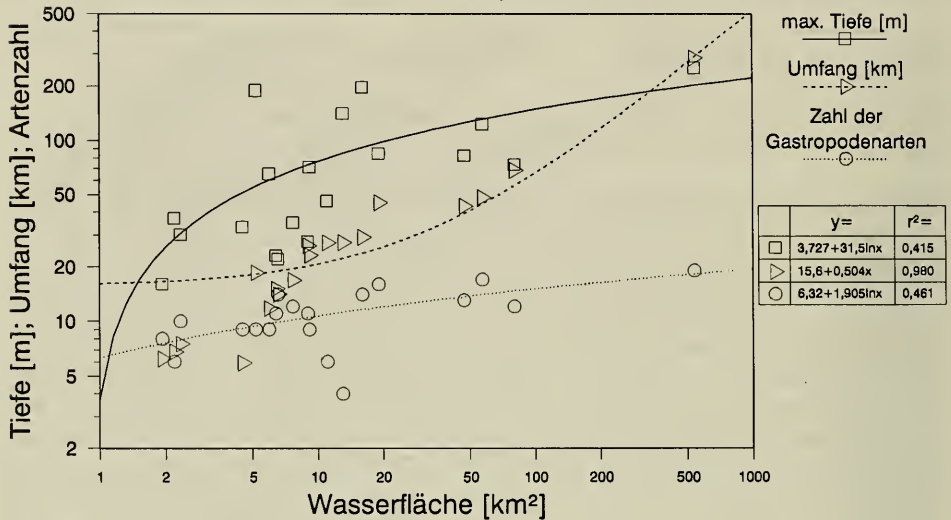


Abb. 51. Die Artenzahl nimmt mit der Seegröße zu.

Augenmerk geschenkt werden, zumal sich bei der Analyse der Skulptur-Verbreitung dieser Gewässertyp als Langzeitbiotop durch außergewöhnlich hohe Skulpturkomplexität hervorhob. Einige Daten zur Physiographie von Seen wie ihre geographische Lage und Einordnung in eine Klimazone, ihre Oberfläche und Tiefe sollen hier vergleichend dargestellt und mit der Artenzahl ihrer Gastropoden in Zusammenhang gebracht werden.

In der heutigen Zeit wäre ein Vergleich zwischen natürlicher Fauna und Physiographie infolge zunehmender Umweltbelastung und der damit verbundenen Faunenveränderung für evolutionsbiologische Belange nahezu wertlos. Der Artenschwund in Seen des Voralpenraumes wird offensichtlich beim Vergleich der lebenden Arten mit der in Schalen erhaltenen, subrezentenen Fauna (Abb. 24). Deshalb wird hier auf eine ältere faunistische Bestandsaufnahme von 25 Seen der Ostalpen nach GASCHOTT (1927) zurückgegriffen. Der damalige Artenbestand vor der anthropogenen Eutrophierung wurde in Tab. 24 nach Listen von GASCHOTT (1927) zusammengestellt. Einige Daten zur Physiographie dieser Seen wurden aus dem klassischen Werk von HALBFASS (1922) entnommen und zusammen mit der Artensumme in Tab. 25 aufgeführt. Diese Seen liegen auf relativ engem Raum zwischen ca. 400 und 800 m Meereshöhe und sind deshalb derselben Faunenprovinz und Klimazone zugehörig. Abb. 51 zeigt verschiedene Parameter in Abhängigkeit von der Oberfläche der Seen. Umfang und Fläche sind logischerweise streng korreliert, so daß beide Parameter die „Größe“ eines Sees äquivalent beschreiben. Dieser Wert ist für die Abschätzung der Größe des Habitats der Fauna wichtig. Die Hauptmasse der Gastropoden sind benthische Bewohner einer Tiefenzone vom Ufer bis an die Untergrenze der photischen Zone, die in unseren heimischen Seen heute bei 5 bis 20 Metern Tiefe liegt. Für die Abschätzung ihres Lebensbereiches ist deshalb eher der Umfang als die Fläche eines Sees relevant. Diese Feststellung ist wichtig für die Bewertung der Seentiefe: Da es

Tab. 26. Physiographische Daten von Langzeitseen, sowie deren Gastropodenfauna.

Name	Geogr.Br.	Höhe ü.NN	Areal	T max.	Umfang	Artenzahl	Endemism.
	[±°]	[m]	[km ²]	[m]	[km]		[%]
Titicaca	-16	3812	7600	281	800	26	76
Tanganyika	-3	782	34000	1470	1900	55	56
Baikal	54	462	31500	1741	2200	72	76
Biwa	35	86	675	104	280	24	37
Ohrid	41	698	340	286	83	75	76
Inlé	20	800	20	7		25	40

keine ausgesprochene Tiefenfauna gibt, ist die maximale Seetiefe, wenn sie weit unterhalb der Verbreitungstiefe der meisten Arten liegt, für Gastropoden relativ unbedeutend. Auch physiographisch hat die Tiefe der genannten Seen zur Fläche keine besonders gut korrelierte Beziehung ($r^2 = 0,415$).

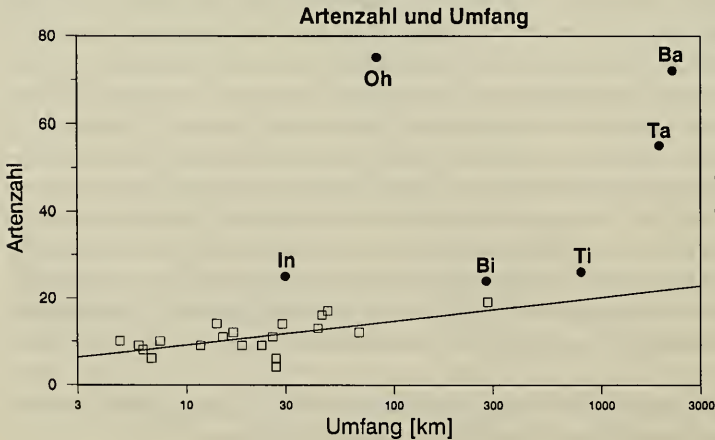
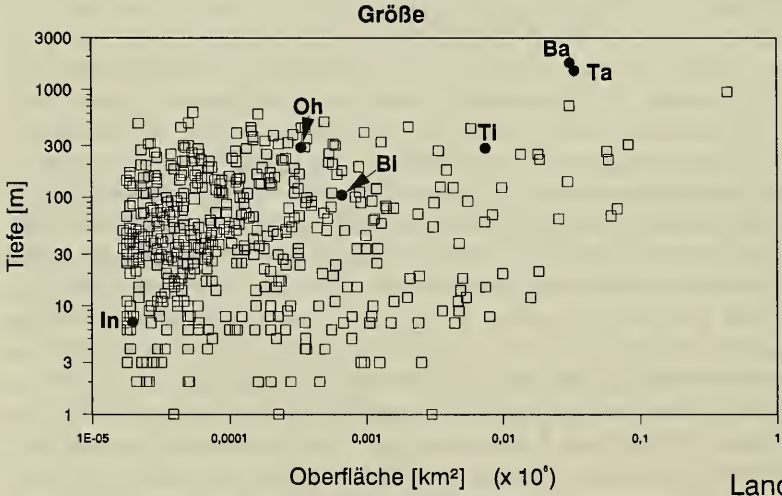
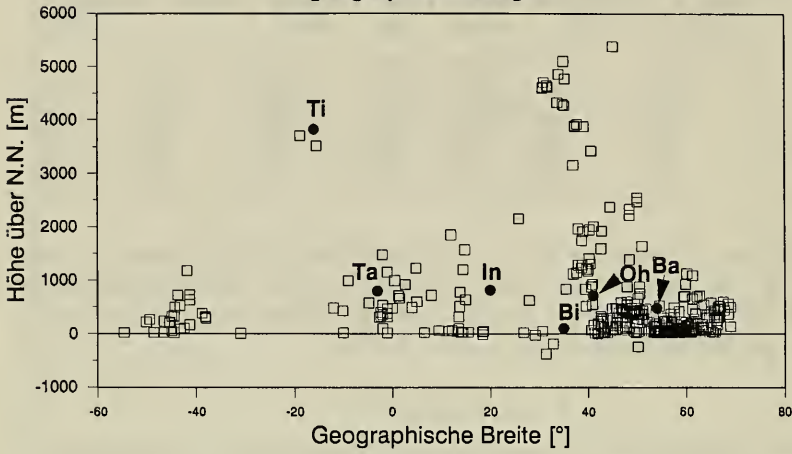
5.2.2. Langzeitseen

Das Ziel dieses Kapitels ist es, einige physiographische Daten von Langzeitseen (Tab. 26) mit den entsprechenden Eigenschaften „normaler Seen“ zu vergleichen. Dazu wurden aus dem umfangreichen Tabellenwerk von HALBFASS (1922) alle Seen der Erde mit einer Fläche von mehr als 17 km² (insgesamt mehr als 500) ausgewählt. Die geographische Position als Meereshöhe gegenüber geographischer Breite zeigt Abb. 52 (oben). Die Häufung in tropischen und gemäßigten Breiten ist offensichtlich. Die sechs bekannten Langzeitseen sind dabei nach Meereshöhe und geographischer Breite recht gleichmäßig verteilt. Sie weisen also keine klimatisch bevorzugte Lage auf. Die Untersuchung der Skulpturindizes erfolgte sowohl bei dem am weitesten nördlich gelegenen Baikalsee als auch beim Tanganyikasee mit der niedrigsten geographischen Breite. Das Streudiagramm der Seetiefe mit der Fläche (Abb. 52, mitte) zeigt weltweit eine ähnlich geringe Abhängigkeit wie schon bei den Seen im Ostalpenraum in Abb. 51 festgestellt. Die Langzeitseen gehören überwiegend zu den relativ großen und tiefen Seen, mit dem Baikalsee und dem Tanganyikasee auch zu den tiefsten der Erde. Dies hat geologische Gründe. Beide Seen liegen in Grabenbruchzonen, die auch für die lange Lebensdauer der Gewässer verantwortlich sind. Größe und Tiefe sind jedoch keine notwendige Bedingung für Langzeitseen, wie der kleine und flache Inlésee beweist. Ein enger Zusammenhang zwischen Tiefe oder Fläche von Seen und Artenzahl ist also nicht gegeben, zumal es umgekehrt genügend Seen gibt, die sehr tief und groß sind, und dennoch keine besonders artenreiche oder gar stark skulpturierte Gastropodenfauna aufweisen. Vergleichend zeigt Abb. 52 (unten) das Verhältnis Artenzahl zu Seeumfang für die Langzeitseen und für junge Glazialseen des Ostalpenraumes aus Abb. 51. Besonders im Ohridsee, der klimatisch gut mit den ostalpinen Seen vergleichbar ist, leben viele Arten auf kleinem Raum.

Nach der Erörterung der Topographie und der klimatischen Konsequenzen muß schließlich auch noch nach hydrochemischen Besonderheiten gefragt werden. Langzeitseen sind zur Zeit Binnengewässer mit positiver Wasserbilanz ohne erhöhte Salinität oder besonderen Ionengehalt. Lediglich die Karbonathärte ist unterschiedlich hoch. Die thermischen Mischungstypen reichen vom dimiktischen bis zum mero-miktischen Typ.

Nach diesem physiographischen Vergleich bleibt für alle Langzeitseen keine verbindliche, abiotische Gemeinsamkeit außer ihrer langen Existenz.

Vergleich von Langzeitseen und sonstigen geographische Lage



Langzeitseen
●
Ba = Baikal
Bi = Biwa
In = Inlé
Oh = Ohrid
Ti = Titicaca
Ta = Tanganyika

Seen im
Ostalpenraum
□

5.2.3. Paläo-Langzeitseen

Die Existenzdauer eines Gewässers war für die Paläolimnologie bislang kein Punkt von Interesse. Deshalb gab es bisher auch keine vergleichende Bearbeitung von Paläo-Langzeitseen. Die Lebensdauer von Seen mit einigen 100 000 Jahren und mehr ist im paläontologischen Maßstab nichts Besonderes und mit immer weiter zurückliegender Position in der Erdgeschichte erscheint sie auch zur seither verstrichenen Zeit relativ unbedeutend. Biologisch gesehen ist aber gerade umgekehrt das geologische Alter belanglos. Für die endemische Evolution von Organismen ist neben der absoluten Zeitdauer die Stabilität der abiotischen Verhältnisse in einem Rahmen, der Arten oder Artengemeinschaften physiologisch überleben läßt, eine notwendige Bedingung. Für Wassertiere bedeutet im allgemeinen das Austrocknen des Biotops – gleich für welche Dauer – das Ende jeder Entwicklungsmöglichkeit und den Verlust des Genpools. Dasselbe kann auch eine periodische Erhöhung der Salinität durch Eindunstung infolge von Klimaschwankungen bewirken. Die in vorliegender Arbeit behandelten Langzeitseen von Steinheim, der Paratethys und auf Kos waren nachweislich auch vor ihrem endgültigen Trockenfallen Umweltveränderungen ausgesetzt, welche die Toleranz einiger endemisch entstandener Arten von Gastropoden überforderten und zu ihrem Aussterben führten. Für den isolierten Kratersee von Steinheim kann Meerwassereinbruch, wie er in den beiden anderen Biotopen auftrat, ausgeschlossen werden. Seine Seegeschichte ist relativ einfach, weil die „Randbedingungen“ als Folge eines Meteoreinschlages eindeutig bekannt sind, im Gegensatz zu der permanent wechselnden Grenze zwischen limnischer und mariner Fazies bei Seen im Bereich epikontinentaler Transgressionen. Dennoch gab es auch im Steinheimer See eine Eindampfungsphase mit erhöhtem Mineralgehalt des Seewassers. Sie hat die Fauna zwar nicht gänzlich vernichtet, führte aber zum Aussterben einzelner Arten wie dem divergentesten Vertreter der Evolutionsreihe, *Gyraulus trochiformis*, der wahrscheinlich auch der spezialisierteste war. Der See im zeitgleichen Krater des Nördlinger Rieses mit einer vermuteten Existenz von über 3 Mio. Jahren (JANKOWSKI 1981) erfüllte für keine Organismengruppe die Bedingungen der Langzeit-Stabilität, weil Wasserstand und Salzgehalt stärkeren Schwankungen unterlagen. Er ist deshalb zwar ein Langzeit-See, kann jedoch nicht als Langzeit-Biotop bezeichnet werden.

Bei Paläo-Langzeitseen sind Einzelheiten der Sedimentologie, Klima- und Seegeschichte zu wenig bekannt, um alle für rezente Langzeitseen aufgestellten Kriterien vergleichend überprüfen zu können. Es gibt aber auch bei Paläo-Langzeitseen keine physiographischen Gemeinsamkeiten, die als Ursache des Evolutionsgeschehens gedeutet werden könnten.

Abb. 52. Über 500 Seen nach HALBFASS (1922) mit einer Fläche von mehr als 17 km² wurden als „normale“ Seen den sechs Langzeitseen gegenübergestellt. Weder nach ihrer geographischen Breite noch ihrer Meereshöhe (oben) nehmen diese Seen eine Sonderstellung ein. Mitte: Bezüglich Tiefe und Fläche sind sowohl einige der größten Seen (Baikal, Tanganyika), andererseits der kleine, flache Inlensee dabei. Unten: Langzeitseen besitzen meist eine hohe Artenzahl von Gastropoden, selbst wenn man deren Abhängigkeit von der Seegröße mit berücksichtigt. Die Vergleichbarkeit der Langzeitseen mit den Seen der Ostalpen ist jedoch streng genommen nur für Seen entsprechender geographischer Lage gegeben, z. B. für den Ohridsee.

Endemische Evolution Trends bei Skulptur und Volumen

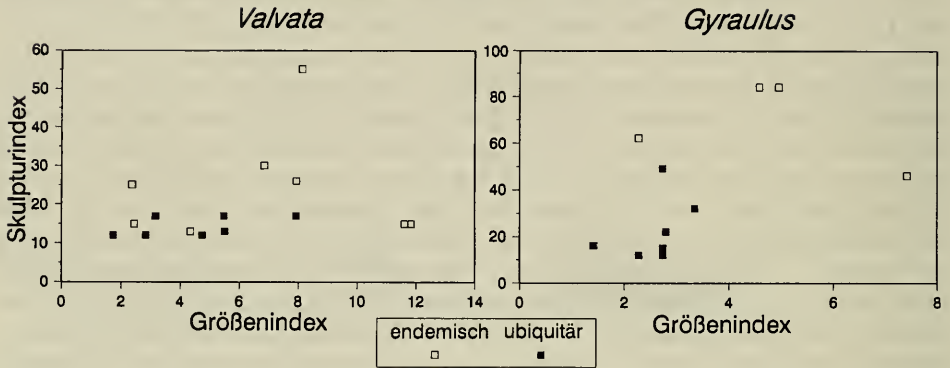


Abb. 53. Der Vergleich von Skulptur und Größe bei Endemiten und Ubiquisten der Gattungen *Valvata* und *Gyraulus* in Eurasien zeigt das Maximum, aber auch breitere Streuung bei der Gruppe der Endemiten.

5.3. Ökologische Beziehungen zu Schalenmerkmalen

5.3.1. Körpergröße

Ähnlich wie bei der Skulpturkomplexität besteht bei Süßwassergastropoden auch eine Beziehung zwischen Körpergröße und Umwelt. Deshalb soll sie in die Untersuchung mit einbezogen werden. In verschiedenen Biotopen wird von Gastropoden eine sehr unterschiedlich maximale Körpergröße erreicht. Die größten Vertreter der Klasse entstammen marinen Lebensräumen, wogegen die meisten Süßwassergastropoden relativ kleinwüchsig bleiben. In Langzeitseen sind endemische Arten aber oft größer als ubiquitäre Verwandte der jeweiligen Gattung.

Körpergröße läßt sich auf verschiedene Weise definieren. Bei gehäusetragenden Gastropoden werden zumeist Höhe und Breite der Schale als Maß verwendet. Auf diese beiden Größen hat die Schalen-Geometrie einen starken Einfluß. Eine Größenabschätzung, die sich an der Biomasse orientiert, muß volumenbezogen sein. Dafür ist die Quadratwurzel aus dem Produkt von Gehäusehöhe und -breite (POLLARD 1975) eine bessere Annäherung (vgl. auch Abb. 49 und Tab. 22). Dieser Größenindex wurde in Abb. 53 gegen den Skulpturindex aufgetragen. Es sind 11 Arten der Gattung *Gyraulus* und 15 Valvatiden ausgewertet und in jeweils eigenen Diagrammen, getrennt nach endemischen und ubiquitären Arten, dargestellt worden. Die Endemiten der Langzeitseen sind nicht nur meist stärker skulpturiert, sondern stellen auch die größten Arten gegenüber Ubiquisten. Allerdings gibt es vor allem bei Valvatiden auch kleine, schwach skulpturierte Endemiten. Die endemischen Arten weisen also eine breitere Streuung von Größe und Skulpturierung auf.

Die Entwicklungsreihe der Steinheimer Schnecken zeigt bezüglich der Schalengröße ebenfalls interessante Tendenzen. In Abb. 40 läßt sich die Größe an den Innenflächen der Gehäusequerschnitte bestimmen. So gesehen ist die Stammart *Gyraulus kleini* so groß wie rezente ubiquitäre Gyrauli. Mit der Evolution von *Gyraulus steinheimensis* über *Gyraulus sulcatus* bis zu *Gyraulus trochiformis* erfolgt

eine kontinuierliche Gehäusevergrößerung, parallel zur Skulpturverstärkung. Der zweite Entwicklungszyklus (nach der *trochiformis*-Zeit) beginnt mit dem kleinen, skulpturarmen *Gyraulus oxystoma* und endet mit dem relativ großen, wulsttragenden *Gyraulus supremus*. Man darf jedoch bei der Größenanalyse nicht nur die Hauptlinie betrachten, sondern muß auch die sogenannten Nebenreihen mit mehreren Arten relativ niedriger Individuendominanz mitberücksichtigen. Diese sind im Gegenteil einer Größenabnahme unterworfen. Somit zeigt der gesamte Stammbaum der Schnecken der Steinheimer Entwicklungsreihe einen Prozeß der Größendiversifizierung mit einer Individuendominanz der großwüchsigen und einer Artdominanz kleinwüchsiger Arten. Dies ergibt bei der Arthäufigkeit pro Größenklasse eine schiefe, links-steile Verteilung. Genau dieses Bild zeigen auch die rezenten Valvatiden aus Langzeitseen. Die evolutive Tendenz zunehmender Körpergröße wird auch Cope'sche Regel genannt. Sie wird von STANLEY (1973) diskutiert und spezifiziert als evolutives Anwachsen der mittleren Größe mit linkssteiler Häufigkeitsverteilung des Taxons.

Als mögliche adaptive Vorteile gesteigerter Größe werden genannt und kommen für Süßwassermollusken in Frage:

- bessere Resistenz gegen Räuber
- größere Fortpflanzungsleistung
- breitere Nahrungspalette
- erhöhte individuelle Lebenserwartung

RENSCH (1932) zeigte für Landgastropoden, daß maximale Körpergröße im Verbreitungsoptimum der Art erreicht wird und zu den Rändern des Artareals abfällt. Unzulässig ist die Verknüpfung mit der Bergmann'schen Regel (Größenzunahme infolge Abkühlung des Klimas) (BÜTTNER 1982: 22), denn sie gilt selbstverständlich nur für homoiotherme Tiere.

Eine direkte physiologische Abhängigkeit zwischen Skulptur- und Größen-Entwicklung kann aus ihrer parallelen Tendenz sicher nicht abgeleitet werden. Jedoch wird eine Verknüpfung über die genannten ökologischen Faktoren und Beziehungen zur Umwelt zu erörtern sein.

5.3.2. K- und r-Strategie

DOBZHANSKY (1950) machte darauf aufmerksam, daß die natürliche Selektion, in Abhängigkeit von der Stabilität des Biotops, in den Tropen möglicherweise nach ganz anderen Prinzipien wirkt als in gemäßigten Breiten. Dafür prägten MAC ARTHUR & WILSON (1967) die Begriffe „K-Selektion“ und „r-Selektion“. Die K-Selektion sollte in stabilen Biotopen nahe der Tragfähigkeit Eigenschaften hervorbringen wie (PIANKA 1970; STEARNS 1978):

- lange Entwicklungszeit mit später Geschlechtsreife,
- geringe Reproduktionsrate mit wenigen großen Jungen,
- Brutfürsorge,
- niedrige und populationsdichteabhängige Mortalitätsrate,
- Langlebigkeit über mehr als ein Jahr mit Überlappung der Generationen,
- mehrfache Fortpflanzung pro Generation,
- hohe Nahrungs-Assimilationsrate,
- Spezialisierung und
- Effizienz

Biologie und r-K-Spektrum von *Gyraulus*

Verbreitung	Spezies	Parameter					Bewertung
		Reproduktionsrate	Nahrungsspektrum	Lebensdauer	Körpergröße	Skulpturindex	r-K-Spektrum
ubiquitär	<i>G. chinensis</i>	täglich	omnivor	1 J.	2,3	12	r ↑ K
	<i>G. laevis</i>	mehrf. jährl.			2,3	12	
	<i>G. albus</i>			1,5 J.	3,5	22	
	<i>G. acronicus</i>				3,7	49	
endemisch	<i>G. lychnidicus</i>	einf. jährl.		3,5 J.	4,9	84	
	<i>G. trapezoides</i>		bakteriovor			84	

Abb. 54. K-r-Spektrum von *Gyraulus*.

Es lassen sich unterschiedliche Lebenszyklus-Strategien ableiten (CALOW 1978; STEARNS 1978), die beispielsweise bei Gastropoden von CALOW (1981) mit *Lymnaea peregra* in relativ unbeständigen (wellenbewegtem Ufer oder Flüssen) versus stabilen Biotopen (stehende Gewässer, Teiche) nachgewiesen wurden.

Jede Spezies nimmt eine bestimmte Position in einem r-K-Kontinuum ein. Süßwassergastropoden sind meist r-Strategen, da limnische Biotope eher kurzlebig und instabil sind. Die hier herausgestellten Langzeitseen bilden jedoch das Maximum an Biotopkonstanz und es liegt die Vermutung nahe, daß die dort evoluierten Arten eher K-selektioniert sind. Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen K-selektiven Eigenschaften und Skulpturierung schien deshalb von Interesse. Für die Gattung *Gyraulus* können die in Abb. 54 dargestellten Beobachtungen gemacht werden.

Sechs *Gyraulus*-Spezies, deren Autökologie aus eigener Laborkultur hinreichend bekannt war, wurden nach zunehmender Schalenskulpturierung in Abb. 54 angeordnet. Es ergibt sich eine Aufteilung von oben nach unten in 4 paläarktisch ubiquitäre und 2 endemische Arten des Ohridsees. Für alle 5 korrelierten Parameter (Reproduktionsrate, Nahrungsspektrum, Lebensdauer, Körpergröße und Skulpturierung) zeigt sich eine parallel von oben nach unten zunehmende Tendenz in Richtung auf K-selektionierte Eigenschaften.

Erläuterung zur Ermittlung der Daten:

Reproduktionsrate: Exemplare von *Gyraulus chinensis* legten nach eigenen Beobachtungen durchschnittlich am Tag 2 Gelege zu je 5 Eiern. Für die übrigen Arten nimmt die Laichrate stark ab. *Gyraulus albus* und *Gyraulus acronicus*: wenige Gelege im Abstand von Wochen. *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides*: kein Ablaichen direkt beobachtet, nur Jungtiere zu bestimmter Jahreszeit.

Nahrungsspektrum: *Gyraulus chinensis* ist herbivor. *Gyraulus albus* und *Gyraulus acronicus*: speziellere Futteransprüche (Laub, Diatomeen); *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides*: kein angebotenes Futter wurde akzeptiert; spezieller Aufwuchsorganismen- bzw. Detritusfresser (Bakterien?). Die Tendenz kann

Intralakustrische Differenzierung im Inlésee

Taia spec.

		Uferregion → Zwischenbereich → Seemitte		
Parameter	Spezies	<i>T. schanensis</i>	<i>T. elitoralis</i>	<i>T. intha</i>
	Embryonenzahl	5	3	1
	Juvenesgröße			
	Skulpturentwicklung			
Bewertung	Biotopstabilität			
	r-K-Spektrum	r → K		

Abb. 55. *Taia* im Inlésee.

auch als Zunahme der Ansprüche und damit auch des Aufwandes für erfolgreiche Aquarienhaltung betrachtet werden.

Lebensdauer: Für *Gyraulus chinensis* und *Gyraulus albus* nach Hochrechnung aus einem Vergleich der Größendaten eigener Zuchtpopulationen mit maximalen Gehäusegrößen aus der Literatur. Nach RUSSEL-HUNTER (1961) ist *Gyraulus albus* einjährig. Für *Gyraulus lychnidicus* ist die Lebensdauer eines Individuums im Aquarium von bis zu 3,5 Jahren bekannt.

Körpergröße: Maximaler Gehäusedurchmesser nach Angaben aus MEIER-BROOK (1983).

Skulpturindex: Wie in Kap. 5.1.1 beschrieben; siehe Tab. 22.

Das Konzept der K- und r-Selektion läßt sich also anwenden auf das Beispiel der Gattung *Gyraulus* und trägt wesentlich zum Verständnis der Biologie der Endemiten aus dem Langzeitsee von Ohrid bei. Auch andere Beispiele von Gastropoden aus Langzeitseen können herangezogen werden. Viele Arten des Tanganyikasees sind vivipar: *Tiphobia borei*, *Tanganyicia rufifilosa*, *Lavigeria nassa*, *Bathanalina howesi*. Dies stellt eine besondere Optimierung der Reproduktionskosten pro Individuum dar. Viviparie kommt bei Melaniiden und Vivipariden, Brutpflege bei *Theodoxus* vor, also bei Gattungen, die in stabilen Biotopen (Kos, Paratethys) zur Skulpturdiversität und Speziation gelangten.

Ein ausführliches Beispiel einer Tendenz zur K-Selektion gibt ANNANDALE (1924) für eine Viviparide des Inlésees. Dort leben 3 endemische Arten der Gattung *Taia*, die stark skulpturiert sind. Sie stammen wahrscheinlich von der weitverbreiteten, unspezialisierten und wenig skulpturierten Art *Taia naticoides* ab. Innerhalb des Sees entlang eines Gradienten vom Ufer zur Seemitte läßt sich die in Abb. 55 dargestellte Differenzierung feststellen.

Alle Tendenzen der Parameter vom Ufer zur Seemitte entsprechen dem Übergang von r-selektiven zu K-selektiven Evolutionsbedingungen.

Das Konzept der K- und r-Selektion beinhaltet und erklärt auch den Faktor Körpergröße des vorangegangenen Kapitels und wird für weitere Schlußfolgerungen von großem Wert sein.

5.3.3. Lebensweise, Ernährung und Stachelbildung

Für extreme Skulpturbildungen, wie z. B. Stacheln (vgl. Taf. 10), sind ökologische Beziehungen bekannt. Bei marinen Gastropoden, bei denen Stachelbildung viel häufiger ist als bei limnischen, wurde von PAINE (1966) die Beziehung von Stachelfunktion, Stachelgröße und Nahrungszusammensetzung untersucht. Bestachelte Arten von Muriciden und Thaididen erwiesen sich als Nahrungsspezialisten ohne direkten Einsatz der Stacheln beim Beuteerwerb. Dagegen fand MALUSA (1985) bei *Acanthina angelica* (Thaididae) eine Korrelation zwischen Stachelgröße und Beutegröße. Die Stacheln funktionieren hier als Keil zum Aufstemmen von Entenmuscheln (Lepadomorpha, Cirripedia). Die Varianz der Stachelgröße war weitgehend modifikatorisch bestimmt und nicht genetisch fixiert.

Extreme Stachelbildungen treten bei limnischen Gastropoden im Mündungsbereich der Flüsse ozeanischer Inseln auf. STARMÜHLNER (1976) berichtet von drei Arten aus dem brackischen Bereich des Flußrückstaus auf den Neuen Hebriden (*Thiara scabra*, *Clithon corona* und *Melanoides costata*), die starke Skulpturbildungen in diesem Habitat zeigen. Ebenso kommt auf den Kleinen Antillen im Unterlauf der Flüsse *Pyrgophorus parvulus* (Hydrobiidae) vor, mit einer bestachelten Variante im Brackwasser (STARMÜHLNER 1988). Eine detaillierte Untersuchung der Ökologie mixohaliner, polymorpher Neritiden auf Neukaledonien erfolgte durch PÖLLABAUER (1986). Es kamen 4 Arten der Gattung *Clithon* vor, davon *Clithon nucleolus* ausschließlich im Brackwasser und *Clithon corona* vom Mündungsbereich bis in die Oberläufe der Gebirgsbäche. Die größte Individuendominanz der Gattung lag zwischen dem Brackwasserbereich und 60 m oberhalb der Mündung. Die Stachelbildung von 12 Stacheln pro Individuum mit maximal 12 mm Länge bei *Clithon nucleolus* des Brackwassers war etwas stärker ausgeprägt als bei *Clithon corona* mit bis zu 9 Stacheln mit maximal 9 mm Länge. Während fast alle Jungtiere der Arten Stacheln trugen, kamen sie nur bei 73 % der Adulti vor. Eine Schutzfunktion der Stacheln, besonders bei Jungtieren und im Brackwasserbereich, könnte vermutet werden. Es wurden jedoch im Magen von Raubfischen (*Glossogobius*) auch komplett verschluckte Individuen gefunden.

Eine dritte Beziehung von Stachelbildungen zu Umweltfaktoren läßt sich an Arten des Tanganyikasees aufzeigen. Fünf Spezies tragen teilweise stachelförmige Schalenfortsätze, was in der heutigen limnischen Gastropodenfauna nirgends sonst in gleichem Maß und in gleicher Häufigkeit vorkommt. Letztendlich sind es diese Skulpturen, die die ersten Erforscher des Tanganyikasees auf die Idee brachten, die Fauna sei marinen Ursprungs. Gemeinsam haben diese Arten, daß sie in tieferem Wasser auf Feinsediment leben (LELOUP 1953). Ihr Tiefenmaximum liegt bei 80–240 m (*Tiphobia horei*: 0–125 m; *Chytra kirki*: 0–80 m; *Bathanalia howesi*: ca. 240 m; *Paramelania iridescens*: 180–210 m). *Paramelania damoni* (1,5–65 m) ist so variabel, daß sie nur auf Feinsediment Dornen ausbildet, auf Sand und Fels im flachen Wasser dagegen lediglich in entsprechender Position gelegene Knoten.

Eine Interpretation dieser Schalenbildungen ist über die anatomischen und physiologischen Verhältnisse möglich. Schon bei näherer Betrachtung der Stacheln zeigt sich, daß es sich um Hohlrohren, halboffene Schäfte oder Rinnen handelt. Sie



Abb. 56. Atmung, Strömungsverhältnisse in der Mantelhöhle und morphologische Anpassungen. IN = Inhalation, EX = Exhalation. a) *Viviparus viviparus* (nach COOK 1949), b) Querschnitt der Mantelhöhle und Anordnung der Organe bei *Viviparus* (nach STARMÜHLNER 1952), c) Mantelrand von *Thiara bellicosa* (STARMÜHLNER 1976), d) *Paramelania iridescens*, e) *Tiphobia borei*, beide Tanganyikasee.

werden vom lebenden Tier mit Mantelrandfortsätzen erfüllt, wie unter anderem aus Zeichnungen von MOORE (1898–1899 a) hervorgeht. Diese Struktur wird als Siphon bezeichnet, wie er vielen marinen Arten zu Lenkung des Atemwasserstromes dient. Die Strömung durchzieht den Pallialraum rechtsgewundener Schnecken (mit Ausnahme mancher Archaeogastropoden) von links nach rechts (Abb. 56 a, b). In der Mantelhöhle sind, falls vorhanden, anatomisch linksseitig die Kiemen, rechts die Geschlechtsgänge und der Enddarm angeordnet (Abb. 56 b). Dies garantiert die effektivere Zufuhr von Sauerstoff und gleichzeitige Ableitung der Stoffwechsel- und Geschlechtsprodukte. Eine noch bessere Durchströmung wird durch die Ausbildung eines Mantelbodenwulstes erreicht. Eine Strömungs-Trennung auch außerhalb des Mantelraumes des Gastropodengehäuses kann durch Bildung zu- und/oder abführender Siphos geschehen. Ansätze dazu finden sich bei Arten wie *Viviparus viviparus*, wenngleich nur im Weichkörper als Mantelrandlappen oder Rinne (Abb. 56 a). Oft korrespondieren Mantelrandtentakel mit den Strömungsöffnungen (Abb. 56 c). Solche Tentakel sind bei Arten wie *Turritella communis* (GRAHAM 1938), die ihre Nahrung als Filtrierer von im Atemwasserstrom suspendierten Partikeln und Orga-

nismen gewinnen, besonders stark entwickelt. Die Beschleunigung der ausführenden Strömung kann auch durch ein Pallial-Tentakel übernommen werden, wie bei *Valvata piscinalis* (STARMÜHLNER 1952) oder bei der marinen, filtrierenden *Struthiolaria* (MORTON 1949). Bei marinen Gastropoden sind die Einströmungsorgane in der Regel morphologisch stärker entwickelt als der Ausströmsiph. Dies könnte mit dem Nahrungserwerb zu tun haben, da bei räuberischen marinen Arten eine Geruchsartung der Beute mittels eines langen Einfuhrsiphos zur besseren Wahrnehmung eines Stoffgradienten optimiert werden kann. Bei herbivoren, limnischen Gastropoden ist die Lenkung des Atemwasserstromes dagegen eine notwendige Anpassung an das Leben im Feinsediment tiefer Seesedimente. Größere Arten mit stärkerem Atemwasserstrom würden sonst den Schlamm aufwirbeln und so ihre Kiemen verschmutzen und eventuelle Feinde auf sich aufmerksam machen, während sie im Boden eingegraben verharren.

Die Skulpturentwicklung der Melanopsiden der Paratethys und von Kos führt zur Verstärkung eines suturalen Wulstes, in dem die Lage eines Ausfuhrsiphos angedeutet sein kann. Auch bei *Gyraulus trochiformis* ist diese Tendenz erkennbar. Eine zunehmende Körpergröße macht eine effizientere aktive Atmung notwendig, während bei kleineren Tieren mit günstigerem Oberflächen/Volumen-Verhältnis Hautatmung genügt. Obwohl bei rezenten Vivipariden ein Ausfuhrsiphos nur anatomisch und nicht conchyliologisch ausgebildet ist, läßt sich die dahingehende Tendenz bei dieser Gattung in rezenten und fossilen Langzeitseen erkennen: Der Wulst nahe der Sutura wird zunächst in Knoten aufgelöst (Paratethys, Pliozän: *Viviparus sturi*, *Viviparus hoernes*, *Viviparus rudis*; NEUMAYR & PAUL 1875). Eine Fortsetzung der Entwicklung führt zu periodisch erscheinenden, kurzen Ausfuhrinnen (Yunnan, China: *Margarya melanoides*; Inlésee, rezent: *Taia intha*; ANNANDALE 1924; Edwardsee, Pleistozän: *Viviparus edwardianus*; FUCHS 1936).

Rezente Vivipariden sind fakultative Filtrierer (STARMÜHLNER 1952; COOK 1949), die mit dem Apex nach unten über lange Zeit im Sediment liegen und sich dabei strudelnd ernähren können. Bei fossilen Arten könnte die conchyliologische Unterstützung eines Ausfuhrsiphos zur Effektivierung der Strömungsverhältnisse in der Mantelhöhle gedient haben. YONGE (1938) nimmt auch für rezente Spezies des Tanganyikasees auf Grund der vergrößerten Kiemen eine filtrierende Ernährungsweise an. Die Funktion der Dornen als Siphos würde dies unterstützen. Die Art *Paramelania iridescens* (Abb. 56 d) und vor allem *Tiphobia horei* (Abb. 56 e) haben ebenfalls eine Einfuhrinne bzw. einen Siphos in Richtung der Windungsachse des Gehäuses. Lebendbeobachtungen sind hier dringend erforderlich. Weshalb Siphobildung im Tanganyikasee so häufig ist, in anderen Langzeitseen aber fehlt, mag einerseits mit dem genügenden Angebot planktischer Nahrung in dem tropischen und bis in Tiefen des Bathyals ständig über 23 °C warmen Gewässer zusammenhängen (DEGENS et al. 1971); andererseits ist nach NICOL (1967) bei marinen Bivalviern Stachelbildung unter einer Durchschnittstemperatur von 10 °C nicht zu finden. Somit könnte die Temperatur direkt für die Ausbildung von Stacheln und Siphos in rezenten Langzeitseen mitverantwortlich sein.

5.3.4. Räuber-Beute-Beziehung

Für marine Bivalvier sind Asteroidea die wichtigsten Freßfeinde (CARTER 1968). Sie bilden zum Schutz radiale Rippen aus, deren Vorteil nicht nur in der Schalenverstärkung, sondern auch im reißverschlußartigen Zusammenpassen der Schalenränder

liegt. Die einzige Süßwassermuschel mit Radialrippen, *Castalia ambigua*, verfügt nicht über derartige Verschlussmechanismen.

Die Rolle der Skulptur (neben der Form und Dicke der Schalen) mariner Gastropoden als Schutz gegen molluscivore Räuber betonte VERMEIJ (1974 a). Den paläontologischen Aspekt dieser Auffassung erweiterte er später (VERMEIJ 1977 a) auf das Szenario einer mesozoischen, marinen Revolution, die auf der Koevolution von Schalenmerkmalen bei Gastropoden mit schalenzerstörenden Räubern beruhte. Schalenknackende Krabben (Brachyura) spielten dabei eine Schlüsselrolle (VERMEIJ 1976, 1977 b, 1983 a, 1983 b). Diese Räuber-Beute-Beziehung wird in einer weiteren Arbeit von VERMEIJ & COVICH (1978) auf die Verhältnisse im Süßwasser ausgedehnt. Die im allgemeinen dünnwandigen, wenig pigmentierten und schwach skulpturierten Gehäuse von Süßwasserschnecken werden marinen gegenübergestellt und die außergewöhnlich marin-ähnliche Gehäusemorphologie der Gastropodenfauna in alten Seen und Flüssen erkannt. Auch hier wird das Phänomen als koevulative Adaptation an molluscivore Räuber erklärt. Solche wären im Tanganyikasee vor allem bei den Cichlidae (Buntbarsche) zu suchen, die zum Teil einen speziell für das Knacken von Gastropoden geeigneten molariformen Pharyngealknochen besitzen. In anderen Langzeitseen sind spezielle Adaptationen zur Molluscivorie jedoch kaum nachgewiesen. Aus dem Ohridsee sind nach VERMEIJ & COVICH (1978) keine besonderen Freßfeinde der Gastropoden bekannt; der Zusammenhang zwischen komplex skulpturierten Gastropoden und molluscivoren Räubern muß daher besonders im Hinblick auf die Verhältnisse im Ohridsee hinterfragt werden.

Das Vorkommen von Süßwasserkrabben (Brachyura) in tropischem bis warmgemäßigem Klima könnte z. B. ein wesentlicher Selektionsfaktor für Skulpturverstärkung sein. Nach PRETZMANN (1983) sind Süßwasserkrabben im zirkum-mediterranen Gebiet weit verbreitet: in der Türkei (PRETZMANN 1984 a), in Griechenland (PRETZMANN 1980), auf dem Balkan und in Italien nördlich bis zum Gardasee (PRETZMANN 1984 b), wohingegen sie jedoch in Südfrankreich und Spanien fehlen. Variationen mit besonders stark ausgebildeten Mahlscheren treten in Marokko und der südwestlichen Türkei auf. Die in der westlichen Türkei lebende Art *Potamon ibericum tauricum* besitzt Scheren ohne Mahlzähne.

Skulpturierte Gastropodenarten treten im Verbreitungsgebiet von Süßwasserkrabben, besonders mit Arten mit stärkeren Mahlscheren, nicht häufiger auf. Umgekehrt kommen in Südspanien, wo Krabben als Schalenzerstörer gänzlich fehlen, berippte *Melanopsis* vor. Im See von Sapanca bei Adapazari in der Nordost-Türkei wurde vom Autor eine Biozönose aus Süßwasserkrabben (*Potamon ibericum tauricum*) und Gastropoden studiert. Im Uferbereich war unter jedem größeren Stein auf 1 bis 3 m² eine Krabbe zu finden. Das umgebende Sediment war in großer Dichte von *Melanopsis praemorsa*, *Theodoxus heldreichi* und *Viviparus viviparus* bewohnt, relativ dickschalige Arten (für *Viviparus* vergleiche Kap. 4.2.2.3), die jedoch völlig skulpturlos bleiben.

Eine genauere Betrachtung der Fauna des Ohridsees soll die Diskussion der Synökologie der Räuber-Beute-Beziehung auf einen konkreten Fall konzentrieren. Im Ohridsee lebt eine endemische Gastropodenfauna mit einer gegenüber der Umgebung in Makedonien, ja in ganz Europa ungewöhnlich starken Skulpturierung (vgl. Kap. 4.4.1.3 und 5.1.2). Wenn dieses Phänomen eine koevulative Anpassung an molluscivore Räuber darstellte, müßten diese im „Wettrüsten“ ebenfalls Anpassungen zum Beuteerwerb hervorgebracht haben.

Tab. 27. Fischarten des Ohridsees und Endemismus (nach STANKOVIC 1960).

Spezies	endemische	
	Art	Form
Salmonidae		
<i>Salmo letnica</i>	x	
<i>Salmothymus ohridanus</i>	x	
Cyprinidae		
<i>Rutilus rubilio ohridanus</i>		x
<i>Pachychilon pictus</i>	x	
<i>Phoxinellus minutus</i>	x	
<i>Leuciscus cephalus albus</i>		
<i>Phoxinus phoxinus colchicus</i>		x
<i>Scardinius erythrophthalmus scardafa</i>		x
<i>Chondrostoma nasus ohridanum</i>		x
<i>Gobio gobio ohridanus</i>		x
<i>Barbus meridionalis petenyi</i>		
<i>Alburnus albidus alborella</i>		
<i>Alburnoides bipunctatus ohridanus</i>		x
<i>Cyprinus carpio</i>		
<i>Nemachilus barbatulus sturanyi</i>		
<i>Cobitis taenia meridionalis</i>		
Anguillidae		
<i>Anguilla anguilla</i>		

Von Süßwasserkrabben ist im Ohridsee nach STANKOVIC (1960) lediglich die ubiquitäre Art *Telphusa fluviatilis* vertreten. Sie soll am westlichen Seeufer vorkommen und konnte vom Autor im jugoslawischen Ostteil nicht gefunden werden. Als dominierende molluscivore Räuber kommen Süßwasserkrabben im Ohridsee also nicht in Frage, zumal die stark skulpturierten Gastropoden gerade am Ostufer weit verbreitet sind.

Es gibt 17 Arten von Fischen im Ohridsee, wovon vier als endemisch und sechs als Unterarten oder lokale Formen angesehen werden (Tab. 27).

Obwohl über die Ernährungsweise dieser Fische des Ohridsees zur Zeit keine Informationen vorliegen, sind folgende allgemeine Aussagen zur Evolutionsbiologie der Räuber-Beute-Beziehung in Bezug auf Gastropoden möglich:

- Es gibt unter den Fischen keine Gruppe von „sibling species“ und keine weitreichende morphologische Differenzierung, die den Cichlidae im Tanganyikasee mit ihrer spezialisierten Lebens- und Ernährungsweise vergleichbar wäre.
- Keine der endemischen Formen zeigt Tendenzen zur Spezialisierung auf Molluscivorie hin.
- Die Spezies *Salmo letnica* mit drei intralakustrisch entstandenen und morphologisch gut unterscheidbaren Rassen ist kein spezieller Gastropodenräuber und zeigt keine zur Molluscivorie tendierende morphologische Spezialisierung.
- Die evolutive Differenzierung von *Salmo letnica* erfolgte in horizontaler, räumlicher Dimension innerhalb des Sees. Die endemischen Gastropoden und Schwesterarten sind demgegenüber in vertikal abzugrenzenden Habitaten eingemischt.

Hirudinea (Egel) sind zum Teil molluscivor oder parasitisch. In Laborversuchen von McANNALY & MOORE (1966) fraß ein adulter Egel (*Helobdella punctatolineata*) von 13 mm Länge im Durchschnitt alle 5 Tage eine Schnecke (*Australorbis*

glabratus) von 8,5 mm Durchmesser. Bevorzugte Beute waren jedoch kleinere Individuen. KLEMM (1975) untersuchte diese Räuber-Beute-Beziehung allgemein. Von den 8 im Ohridsee nachgewiesenen Arten (STANKOVIC 1960: 185) ist demnach *Glossiphonia complanata* ein Schneckenräuber. Egel sind aber im Ohridsee wie in anderen oligotrophen Gewässern nicht sehr häufig, und es gibt unter den genannten Arten keine Endemiten. Eine Koevolution von Hirudinea und Gastropoden hat also im Ohridsee nicht stattgefunden.

Das Taxon der Tricladidae (Turbellaria; Strudelwürmer) hat im See einen hohen Endemismusgrad mit 15 von 21 Spezies. Daß diese kleinwüchsigen Tiere Gastropoden fressen, ist zu bezweifeln, jedoch nicht auszuschließen. Bei dieser Gruppe potentieller Gastropodenfresser, wie auch bei den Hirudinea, würden die Weichteile der Schnecken sicher direkt über die Gehäuseapertur der Schale erreicht, besonders bei Inoperculaten. Damit werden Bildungen der Schalenoberfläche für Schutzfunktionen belanglos. Sinnvoll wären hingegen Verengungen oder Verstärkungen der Apertur, wie sie bei terrestrischen und marinen Gastropoden häufig anzutreffen sind, aber bei Süßwassergastropoden einschließlich der dickschaligen, skulpturierten Arten aus Langzeitseen fast völlig fehlen (VERMEIJ & COVICH 1978).

Ein anderes Thema in diesem Zusammenhang ist die nachweisliche Bedeutung von Schalenform und Dicke für höhere Fitness bei Selektionsdruck durch schalenknackende Räuber. Darüber gibt es Untersuchungen mit Fischen von CARLANDER (1969), CAROTHERS & ALLISON (1968), IVLEV (1961), STEIN et al. (1975), MACAN (1966), MACAN (1977), die von VERMEIJ & COVICH (1978) diskutiert werden. Die Rolle von Brachyura (Krabben) betont VERMEIJ (1974 a 1976, 1977 b, 1983 a, 1983 b). Speziell im Süßwasser zeigt DUDGEON (1989) empirisch, daß bevorzugt dünnschaligere Arten von Gastropoden erbeutet werden.

Die Gastropoden des Ohridsees sind, unabhängig von ihrer mehr oder weniger starken Skulpturierung, relativ dünnschalig (Kap. 4.2.5), und das trotz des hohen Kalziumgehaltes des Wassers von derzeit 31 mg/l (STANKOVIC 1960), was durch die Lage in einem Karstgebiet auch früher nicht anders gewesen sein wird. Kalkmangel entfällt also als Erklärung für die Dünnschaligkeit. Vergleichsweise hat der Tanganyikasee mit relativ dickschaligen Schnecken im Oberflächenwasser nur 7 mg/l Kalzium (DEGENS et al. 1971). Eine Korrelation zwischen Skulpturierung und Schalenstärke ist im Ohridsee nicht zu erkennen.

Im tertiären Steinheimer See ist Skulpturdifferenzierung und Schalenverdickung parallel erfolgt. Synökologische Beziehungen im Sinne von Molluscivorie sind im Augenblick nicht nachweisbar. Unter den Seebewohnern sind keine Brachyura bekannt und an Fischen nur einige Cypriniden (*Tinca*, *Barbus*, *Leuciscus*; KRANZ 1924) ohne endemische Entwicklung.

Auch in anderen Seen, z. B. im ostafrikanischen Rift, ist eine Koevolution von Schalen-skulptur und komplementären Strukturen bei Räufern nicht offensichtlich. Nach einer Ökosystemanalyse des Tanganyikasees (République du Burundi 1981) sind Brachyura dort nicht molluscivor. Hingegen wird nach JOHNSTON & COHEN (1987) *Lavigeria nassa* häufig von Krabben verzehrt. Auffällig ist vor allem die hohe Zahl von 12 endemischen Krabben-Arten im Tanganyikasee (CUNNINGTON 1920), während im Victoriasee und Malawisee nur jeweils eine ubiquitäre Art vorkommen soll. Für den Tanganyikasee läßt sich also Selektionsdruck durch Krabben nicht ausschließen.

Im Victoriasee und Malawisee leben jeweils über 200 Arten von Cichlidae, im Tanganyikasee sind es ca. 140 (GREENWOOD 1984). Davon ernähren sich z. B. im Victoriasee über 20 vorwiegend von Mollusken. Für den Malawisee gibt es eine ausführliche Studie über das Verhalten von Gastropoden in der Beziehung zu molluscivoren Cichliden (LOUDA et al. 1982; LOUDA et al. 1983). Trotzdem ist die Zahl der Gastropoden im Tanganyikasee mit 57 (davon 30 Endemiten) annähernd doppelt so hoch wie in den beiden anderen Seen. Auch die Skulpturbildung ist erheblich komplexer als im Malawi- und Victoriasee, wo sich die Schnecken nicht sonderlich von der ubiquitären Limnofauna Afrikas unterscheiden, trotz der auch dort erfolgten intralakustrischen Radiation. Der entscheidende Unterschied scheint wieder im geologischen Alter zu liegen: Der Tanganyikasee ist erheblich älter der Victoriasee. In relativ jungen Kraterseen Kameruns mit reicher endemischer Cichlidenfauna gibt es insgesamt nur eine einzige endemische Gastropodenart (BROWN 1980: 410). Offensichtlich geht in diesen Seen die evolutive Entfaltung von Fischen, speziell der Cichlidae, viel rascher vor sich als von Gastropoden. Daher kann auch hier kaum von einer Koevolution die Rede sein. Jedenfalls sind die Fraßmechanismen der Räuber schon optimiert, solange die Beute noch ohne „Rüstung“ dasteht. Dennoch sind die skulpturarmen Gastropoden-Biozönosen des Victoria- und Malawisees dadurch nicht auf Refugien zurückgedrängt, individuenarm oder gar existenzgefährdet.

6. Begriffsbildung: thalassoide Form – komplexe Schalenskulptur

Ein Begriff hat seine Berechtigung, wenn er kurz und eindeutig einen Sachverhalt ausdrückt, und er lebt, solange er in der Diskussion verwendet wird. Dies trifft für den Begriff der „thalassoiden Form“ nur eingeschränkt zu. In der Ableitung von griechisch *thalassa* (= das Meer) nannte BOURGUIGNAT (1885) die ihm aus dem Tanganyikasee vorliegenden Gastropodenschalen wegen ihrer Ähnlichkeit zu marinen Formen „thalassoide“. In seiner „Iconographie Malacologique“ (BOURGUIGNAT 1888) unterschied er dann Arten dieser Fauna mit normalem Charakter gegenüber solchen, bei denen man „den thalassoiden Einfluß zu bemerken beginnt“. Sie erinnerten ihn an marine *Littorina*, *Lacuna*, *Rissoa*, *Murex*, *Nassa* und andere. Er fragte sogleich auch, ob dieser Einfluß von der Natur des Wassers des Sees ausgehe. Später wandte er den Begriff auch auf Gastropoden anderer ostafrikanischer Seen an (BOURGUIGNAT 1889).

Schon vorher war WOODWARD bei der Beschreibung der ersten Schalen, die aus dem Tanganyikasee ins Britische Museum gelangten, deren „mariner“ Charakter aufgefallen: „Its colour, solidity and tuberculated ribs give it much the appearance of a small marine whelk (*Nassa*)“ (WOODWARD 1859). Zwei Jahre zuvor schrieb v. MARTENS (1857) in einer Abhandlung, welche den bescheidenen Titel „Ueber einige Fische und Crustaceen der süßen Gewässer Italiens“ führte: „Die Süßwasserbewohner nehmen vom Pol gegen den Aequator an Mannigfaltigkeit der Formen zu. Diese Zunahme beruht ebensowohl auf Entwicklung neuer, eigenthümlicher Formen, als auf Theilnahme an den marinen. Die Aehnlichkeit der gesammten Süßwasser-Fauna mit der gesammten Meer-Fauna nimmt vom Pol gegen den Aequator zu.“ Dieses Phänomen nannten die Vettern Paul und Fritz SARASIN (SARASIN & SARASIN 1898) in ihrer Beschreibung der Süßwassermollusken von Celebes, die ebenfalls thalassoide Gastropoden isolierter Seen enthielt, das „von Martens'sche Gesetz“. Diese Regel hätte in WOODWARDS Erkenntnissen ein prägnantes Beispiel gefunden, wenn sie ihm bekannt gewesen wäre.

MARTENS selbst kam schließlich mit der Thematik quasi-mariner Gastropoden in Berührung und kritisierte dabei in seiner Schrift „Beschaltete Weichthiere Ost-Afrikas“ (MARTENS 1898) die von BOURGUIGNAT vermutete direkte Ableitung der thalassoiden Tanganyikafauna von marinen Arten mit treffenden Argumenten: fehlendes Perlmutter bei *Limnotrochus* gegenüber Trochaceae, orthostropher statt hyperstropher Apex, geringe Schalenmasse, andere Schalenstruktur etc. BOURGUIGNAT hatte diesen Begriff aber wohl gar nicht genetisch gemeint, sondern nur vergleichend morphologisch. MOORE (1898–1899 b) jedoch glaubte an eine Reliktfauna im Tanganyikasee und schuf den kausalen Terminus „halolimnisch“ in Konkurrenz oder Unkenntnis von BOURGUIGNATS Begriffsbildung. Diese interpretierende Benennung war jedoch bald sowohl aus geologisch-paläontologischer (HUDLESTON 1904) wie auch aus malakologischer Sicht (PELSENER 1906) überholt.

Eine zeitlich weitreichendere, aber seltene Verwendung fand hingegen die Bezeichnung „thalassoid“. SMITH (1904) bedauerte die Wortwahl von MOORE und bevorzugte („this very descriptive word“) thalassoid. GERMAIN (1913) dehnte die Anwendung auch auf andere afrikanische Lokalitäten und Spezies aus. CUNNINGTON (1920) zog den paläontologischen Vergleich mit der pliozänen slowenischen Fauna (S. 550) und der des Baikalsees (S. 595). Später wurde aber auch zunehmende und indirekte Kritik an dem Terminus laut, z. B. PILSBRY & BEQUAERT (1927) meinten: „... the term thalassoid . . . has befogged the whole 'Tanganyika Problem'“, und YONGE (1938) bezeichnete ihn als „non-committal“. Spätere Autoren wie BROOKS (1950), HUBENDICK (1952), LELOUP (1953) und BOSS (1978) wandten den Ausdruck kommentarlos an. SCHWETZ & DARTEVELLE (1948) gaben eine nützliche Zusammenfassung der Argumente zur Herkunft der thalassoiden Formen. Danach verstummte die Diskussion. Nur HUBENDICK (1952) leistete noch einen wesentlichen theoretischen Beitrag zum Problem der „so-called thalassoid molluscs“. Eine weitere Gruppe von Autoren sah wohl das Problem der formalen Konvergenz limnischer Gastropoden zu marinen Formen, ohne jedoch BOURGUIGNATS Begriff zu kennen oder zu verwenden (ANNANDALE 1919; HAAS 1922; FRANZ 1932; TAYLOR 1966; VERMEIJ 1978). ANNANDALE (1919) erkannte rezente und fossile „parallel evolution“ in „old lake beds“ und unterschied zwei Typen von Fauna. Er nennt auch den Tanganyikasee und zitiert MOORE. FRANZ (1932) beschränkte sein Interesse auf die Familie der Vivipariden, prägte einen eigenen Begriff und nannte das Entwicklungsstadium starker Skulpturdifferenzierung „Tulotomoidie“ nach der „thalassoiden“ Gattung *Tulotoma* aus Alabama. Schließlich gibt es moderne Autoren wie JOHNSTON & COHEN (1987), die weder den Begriff noch das Problem aus der Literatur aufnahmen, es aber mit analytischen Methoden neu zu entdecken scheinen.

Aus der heutigen Sicht des Autors kann der Begriff „thalassoid“ nicht als erfolgreich und das Problem der evolutionären Ursache nicht als gelöst bezeichnet werden. Das liegt wohl zum ersten daran, daß „thalassoid“ etymologisch nicht eingängig genug ist. Zum zweiten brachte die Beschränkung der Diskussion auf den Tanganyikasee das Dilemma mit sich, darüber zwar immer mehr zu wissen, die allgemeine Regel aber nicht erkennen zu können, weil vergleichbare Beispiele fehlten. Mit der zu Ende gehenden Kolonialzeit und nachlassendem Forschungseifer am Tanganyikasee gerieten auch das Problem und der Terminus in Vergessenheit.

Es wird vorgeschlagen,

- „thalassoide“ Gastropodengehäuse aus dem Tanganyikasee als „komplex skulpturiert“ zu bezeichnen

- die Problemdiskussion der Ursachen komplexer Skulptur auf die gesamte Limnofauna mit besonderer Berücksichtigung der alten Seen auszudehnen
- alte Seen forthin – auch für die Paläontologie tauglich – als „Langzeitseen“ (long-lived lakes) anzusprechen
- die Evolution komplexer Ornamentierung, Musterbildung oder Morphologie von Taxa in Langzeit-(Paläo-)Biotopen generell zu untersuchen
- Palä-*o*nto-logie mehr als Palä-*o*nto-genie entsprechend einem modernen, synergetischen Systemdenken zu verstehen („vom Sein zum Werden“, PRIGOGINE 1979), um die absolute Zeitdauer von Biozönosen im Sinne von geschlossenen Informationssystemen bewerten zu können.

7. Funktion von Schalenskulptur – Hypothesen und Diskussion

7.1. Einleitung

Im analytischen Teil vorliegender Arbeit wurde Schalenskulptur aus bautechnischer und phylogenetischer Sicht betrachtet (Kap. 4) sowie der Umweltfaktor beleuchtet (Kap. 5). Die bisher implizit gestellte Frage, wozu diese Skulpturen in der ökologischen Beziehung zwischen Organismus und Umwelt gut sind und wie sie funktionieren, soll nun in die Hauptblickrichtung rücken. Dabei werden drei Hypothesen analysiert und auf der Basis vorhergehender Stoffsammlung diskutiert. Dies bildet die Grundlage einer Synthese zur ökologischen Konstruktionsmorphologie in den Schlußfolgerungen. Auf dem Weg einer Zusammenfassung, (Neu-) Ordnung und (Neu-) Bewertung bereits vorhandener Informationen können nicht haltbare Hypothesen ausgeschlossen und die plausibelste Erklärung der Funktion von Schalenskulptur bei Gastropoden (speziell der evolutiven Ursache thalassoider, komplexer Faunen in Langzeitseen) gefunden werden. Die aus der Literatur recherchierten Hypothesen sind nicht so vielfältig und zahlreich, wie oft vermutet wird, meist als beiläufige, vage Vermutungen formuliert und in jedem Fall weit entfernt von einem theoretisch geschlossenen Gebäude, das einen großen Teil der Fälle des Phänomens erklären könnte. Diese bisher fehlende Synthese und Lückenhaftigkeit der Argumentation war ja letztendlich der Anlaß zu vorliegender Arbeit. Die Hypothesen lassen sich in drei Themengruppen ähnlicher Erklärungsmuster zusammenfassen und in der Reihenfolge aufsteigender Komplexität und Plausibilität anordnen: mechanistisch, physiologisch und synökologisch.

7.2. Skulpturfunktion bei Bivalviern

Zur Einführung in die Diskussion sollen die andersartigen Verhältnisse bei den Bivalviern kurz umrissen werden. Im Gegensatz zu den Gastropoden als zumeist epibenthischen Weidegängern sind Muscheln in der Regel endobenthische Filtrierer. Sie sind mit ihren Schalenklappen beim Graben im Sediment aktiv, und ihre Schalenskulptur kann dabei wichtige unterstützende Funktionen übernehmen (SEILACHER 1972, 1973, 1984, 1985; STANLEY 1981; SAVAZZI 1985). Rätchenskulptur („ratcheted sculpture“) kann zur rückwärts gerichteten Erhöhung des Reibungswiderstandes beitragen. Solche Skulpturen sind auch bei grabenden Gastropoden der Familien Cerithiidae, Mitridae und Terebridae im gleichen Sinn als adaptiv gedeutet worden (SIGNOR 1983). Aus der primären Schutzfunktion der Verzahnung am Rand beider Schalenklappen können Radialrippen zugleich auch als Sekundärprodukt ver-

standen werden (CARTER 1968). BOTTJER & CARTER (1980) schrieben Skulpturen des Periostracums von Bivalviern Funktionen zu.

Skulpturausbildung ist in diesen Fällen nur in einer Form und Stärke möglich, wie sie das Graben nicht behindert. Für glatte, unskulpturierte Schalen trifft dies immer zu. Eine mechanische Verstärkung gegen Brandungseinwirkung oder Räuber ist für relativ immobile Bivalvier von größerer Bedeutung als für Gastropoden, die ungünstigen Umweltverhältnissen eher durch Ortswechsel „aus dem Wege gehen“ können. Bivalvier sind im Süßwasser generell weniger skulpturiert als Gastropoden, auch in Langzeitseen. Jedoch werden auch dort endemische Arten gebildet (HAAS 1922; CUNNINGTON 1920).

7.3. Skulpturfunktion bei Gastropoden: Hypothesen

7.3.1. Mechanistisch: Wellenschlag

These: Schalenskulptur dient zur mechanischen Verstärkung des Gehäuses gegen Zertrümmerung in größerem Sediment unter turbulenter Wasserströmung oder bei Wellenschlag im Uferbereich.

Weitere mechanistische Interpretationen: VERMEIJ (1969) untersuchte Neritiiden aus tropischen Fließgewässern. Ihre granuliert Skulptur soll Turbulenzen erzeugen, die die Strömungs-Scherkräfte verringern. HAAS (1938) glaubte, daß Skulpturen limnischer Gastropoden bei der Verankerung der Tiere im Sediment bei stärkerer Uferbrandung nützlich sind.

Für marine Gastropoden untersuchten PALMER (1977) und CROTHERS (1983) Skulpturfunktion in Relation zur Wellenbewegung. Die Hypothese wird für Binnengewässer in allgemeiner Form durch TCHERNOV (1973) und WENZ (1942) ausgesprochen. Für die Steinheimer Gastropodenreihe zog HILGENDORF (1879) Selektion durch Wellenwirkung in Erwägung.

Bei der Frage nach den Ursachen komplex skulpturierter Formen des Tanganyikasees nahmen PELSENER (1886), CORNET (1896), GERMAIN (1920), SMITH (1904) und LELOUP (1953) mehr oder weniger direkt physische Bedingungen wie relativ starke Wellenbewegung in diesem großen Gewässer an. „Mais, la raison de l'aspect thalasoïde réside dans les faciès „marins“ d'un lac dont les dimensions l'assimilent à une mer et où l'agitation de l'eau conditionne la nature des substrats“ (LELOUP 1953).

Diskussion

1. Wenn komplexe Schalenskulpturen Anpassungen an Uferbrandung wären, müßten in Seen unterschiedlicher Größe auch entsprechende Skulpturunterschiede auftreten. Die Wellenhöhe (H) ist nämlich neben der Windgeschwindigkeit (w) abhängig von der freien Lauflänge (F) (US-Army 1962):

$$H = 0,0026 \cdot (g \cdot F/w^2)^{0,47} \cdot w^2/g$$

Ebenso läßt sich die Periodenlänge berechnen:

$$T = 0,46 \cdot (g \cdot F/w^2)^{0,28} \cdot w/g$$

Daraus erhält man die Wellenlänge

$$L = 1,56 \cdot T^2$$

Aus der halben Wellenlänge ergibt sich die Wirkungstiefe der Welle, in der ein Sturm noch in der Wasserbewegung wahrnehmbar ist. Mit diesen Formeln läßt sich zum Beispiel unter der Annahme eines Sturmes mit der durchschnittlichen Windstärke 8 (19 m/s) für den Ohridsee ($\emptyset = 30$ km) eine Wirkungstiefe von 25 m bei 2 m

Wellenhöhe, für das Steinheimer Becken ($\emptyset = 3$ km, ohne Berücksichtigung des Zentralhügels als Insel) nur 8 m Wirkungstiefe bei 0,8 m Wellenhöhe berechnen. Von den rezenten Langzeitseen gehören der Ohridsee und auch der Inlensee mit Maximaldurchmesser von 20 km zu den kleineren, Tanganyikasee und Baikalsee zu den sehr großen Seen der Erde (Abb. 52). Wenn man die Gastropodenfauna dieser Seen nach der Skulpturstärke vergleicht, lassen sich keine der potentiellen Wellenwirkung proportionalen Unterschiede feststellen. Gerade der sehr kleine miozäne Steinheimer See ist mit seinen kantigen, wulsttragenden und dickschaligen Schnecken das beste Gegenbeispiel zur Wellenschlagshypothese.

2. Wasserbewegung kann den Schalen von Gastropoden nur gefährlich werden, wenn diese zwischen größerem Sediment zermahlen werden können. Im Ohridsee waren nach einer Korngrößenanalyse einer Sedimentprobe aus 8 m Tiefe 90 % Gewichtsanteile unter 0,2 mm Korndurchmesser (Feinsand und Schluff). Die größeren Partikel sind die Gastropodenschalen selbst (GORTNER 1984 b). Die Schnecken leben zwischen 2 und 15 m Wassertiefe unter einem dichten Filz von *Chara*-Algen, die eine Sedimentfalle bilden und einen Indikator für sehr ruhiges Wasser darstellen.

3. Wellenwirkung und die Korngröße nehmen mit der Wassertiefe ab. In unterschiedlichen Tiefenzonen des Ohridsees leben eng eingemischte Spezies, die mit zunehmender Wassertiefe keine Abschwächung der Skulpturierung zeigen. Im Tanganyikasee kommen gerade die skulpturreichsten Formen in großer Tiefe bis über 100 m vor (LELOUP 1953; MOORE 1898–1899 b).

Die Wellenschlag-Hypothese ist aus diesen Gründen als allgemeine Ursache für die Evolution komplexer Schalenskulpturen in Langzeitseen abzulehnen.

7.3.2. Physiologisch: Ionengehalt des Wassers

These: Schalenskulptur entsteht als Nebenprodukt physiologischer Prozesse bei der Schalenbildung in Anwesenheit bestimmter Ionen und erhöhter Salinität des Binnengewässers.

Auch diese Erklärung blieb in der Literatur weitgehend spekulativ. Die Stoffwechsel-Hypothese geht auf JICKELI (1902) zurück. Sie wurde auch von WENZ (1942) formuliert, der über Schnecken aus mineralreichen Gewässern aussagte:

„... diejenigen aber, die sich entsprechend umstellen und anpassen können, sind genötigt, die mit der Nahrung aufgenommenen Mineralstoffe, u. a. die Kalksalze, in irgendeiner Weise wieder zur Ausscheidung zu bringen, wobei der einfachste, von der Natur gewiesene Weg der ist, den überschüssigen Kalk in der Schale abzulagern. Begegnet sich dieses Verhalten mit der Forderung einer Verstärkung des Gehäuses als Schutz gegen mechanische Beanspruchung, so ist es klar, daß ihr ohne weiteres genügt werden kann.“

Das kontinuierliche Angebot eines hohen Kalziumgehalts wird als notwendige Bedingung vor allem zur evolutiven Entwicklung dickschaliger Gehäuse angesehen. Das Vorkommen komplex skulpturierter Arten in kalkreichem Wasser bemerkten auch HAAS (1922), ANNANDALE (1924) und FUCHS (1936). Doch auch andere hydrochemische „Stimuli“ wurden von ANNANDALE und FUCHS für möglich gehalten. PAPP (1963) dachte an die Wirkung brackischer Salzgehalte. Für die komplexen Schalen des Tanganyikasees wurden hydrochemische Ursachen von BOURGUIGNAT (1888), SMITH (1904), ANCEY (1906), CUNNINGTON (1920) und BEAUCHAMPS (1946) vermutet. Interessant ist hierbei vor allem die Feststellung BEAUCHAMPS, daß die

Ionenzusammensetzung der Zuflüsse des Tanganyikasees von derjenigen des Seewassers merklich differiert und daß im See die Verhältnisse Chlorid zu Sulfat sowie Magnesium zu Kalzium bei einer Salinität von etwa 413 ppm in etwa den marinen Relationen entsprechen. Dies führt er auf biologische Prozesse zurück und vermutet darin die Ursache der Evolution marin aussehender Formen.

Diskussion – pro:

1. Im Steinheimer See war die Evolution komplex skulpturierter, dickschaliger Gehäuse mit einem Anstieg der Salinität durch Eindunstung in einem abgeschlossenen Kraterbecken verbunden (BAJOR 1965; MENSINK 1984).

2. Das Wasser des Tanganyikasees hat eine Salinität von 413 ppm mit einem Mg/Ca-Verhältnis wie im Meer (BEAUCHAMP 1946).

3. Einige Gastropoden der Gattung *Potamopyrgus* (BOETTGER 1950; BONDESEN & KAISER 1949; STEUSLOFF 1939), *Melanopsis* (STARMÜHLNER 1957), *Thiara* und *Clithon* (STARMÜHLNER 1976) bilden bei erhöhter Salinität im limnischen Bereich oder im Brackwasser stärkere Skulpturen aus (siehe Kap. 4.4.2.3).

Diskussion – contra:

zu 1. Auf Kos zeigen die Skulpturenentwicklungen keine Parallelität zu Salinitätsschwankungen (WILLMANN 1981: 23). In der Paratethys waren Skulpturenentwicklungen bei Vivipariden erst mit der Aussüßung der Becken möglich.

zu 2. Andere Zentren der Skulpturbildung in den rezenten Langzeitseen weisen keine erhöhte Salinität auf. Es gibt auch keine physiologische Begründung für die Entstehung mariner Schalenformen allein in der Ionenzusammensetzung des Meerwassers. Im allgemeinen verursacht Brackwasser bei limnischen Gastropoden keine Skulpturveränderungen.

zu 3. Arten, welche unter experimentellen (Kap. 4.4.2.) und natürlichen Bedingungen im Brackwasser mit stärker skulpturierteren Formen auftreten können, bilden die Ausnahme. Sie besitzen alle eine physiologische Brackwasserverträglichkeit oder erreichen ihr physiologisches Optimum wahrscheinlich erst bei leicht erhöhter Salinität.

– Im Ohridsee leben komplex skulpturierte Arten wie *Gocea ohridana*, *Acroloxus macedonicus*, *Valvata relictata*, *Lybnidia stankovici*, *Lybnidia karamani* im sogenannten sublakustrischen Interlithon (in den Zwischenräumen der Karbonatgesteine im Uferbereich) (HADZISCE 1956 a; HADZISCE 1956 b), das von einströmendem Grundwasser durchspült wird und von Salinitätsschwankungen des Seewassers unabhängig ist.

– Binnengewässer mit erhöhter Salinität besitzen im Gegensatz zu Langzeitseen im allgemeinen keine endemische Fauna mit stärkerer Skulpturenentwicklung und sind eher arm an Gastropodenarten.

– Kalkreichtum allein kann die komplizierten Musterbildungen nicht erklären, jedoch eine notwendige Bedingung für die Bildung stärkerer Schalendicke mit hohem Kalziumbedarf bei Gastropoden darstellen. Karbonatreichtum könnte eine wichtige Rolle bei der pH-Stabilisierung des Gewässers spielen und so indirekt zur Kontinuität von Langzeitbiotopen und Skulptur-Evolution beitragen.

Die Salinitäts-Hypothese ist aus diesen Gründen als allgemeine Ursache für die Evolution komplexer Schalen-skulpturen in Langzeitseen abzulehnen.

7.3.3. Synökologisch: Räuber-Beute-Beziehung

These: Schalenkulptur dient zur mechanischen Verstärkung der Gehäuse als Schutz gegen schalenknackende Räuber.

Diese Hypothese ist Kern einer Interpretation von VERMEIJ über die Evolution von Gastropoden im marinen (VERMEIJ 1977 a) und limnischen (VERMEIJ 1978) Bereich. Er sieht in allen Fällen eine Koevolution von Räubern und Gastropoden als Beute und diskutiert die in der Phylogenese fortschreitende Optimierung der Gastropodengehäuse in der Form, Apertur und Skulptur als Wettrüsten gegen die mechanische Zerstörung. Der Unterschied der skulpturarmen Gehäuse der normalen Süßwasserfauna gegenüber stärker skulpturierten Gastropoden in Langzeitseen sowie der marinen Fauna wird erkannt (VERMEIJ 1978) und durch die zurückgebliebene Spezialisierung von molluscivoren Räubern in der normalen Süßwasserfauna begründet.

Bei der Diskussion dieser These ist streng zwischen Skulpturen und anderen Schalenparametern wie relative Gewindehöhe, Umbilicusbildung, longitudinaler und bezahnter Apertur, Operculum-Ausbildung und Schalendicke zu unterscheiden. Während die Argumentation VERMEIJ'S (1977 a) hinsichtlich des Adaptivwertes der letzteren Schalenparameter bei marinen Gastropoden plausibel erscheint, ergeben sich für die Deutung der komplexen Schalenkulpturen in Langzeitseen Schwierigkeiten bei der generellen Anwendung der Koevolutions-Hypothese. In Kap. 5.3.4. wurden die Fakten zu dieser Kritik herausgearbeitet.

Einwände gegen die Räuber-Beute-Hypothese:

- Die meisten der bekannten offenen Gewindeformen (Skalariden) limnischer Spezies, nämlich 4 von weltweit 5 (Kap. 4.5.3.), kommen in Langzeitseen vor, obwohl dieser Schalenformtyp sehr instabil und leicht zerstörbar ist.
- Skulpturen wie die Stachelbildungen der Tanganyika-Spezies, welche scheinbar die Schalen gegenüber Freißfeinden vergrößern, sind funktional als Siphobildungen zu erklären und brauchen deshalb nicht als Schutzmechanismen gedeutet zu werden. Ein Beleg für diese Interpretation ist die Korrelation der Siphobildung mit dem Substrattyp Weichboden und der größeren Wassertiefe.
- Während COHEN (1985) für Gastropodenevolution im Tanganyikasee das Räuber-Beute-Modell bevorzugt, stellen JOHNSTON & COHEN (1987) einschränkend fest, daß keine Umweltfaktoren bekannt sind, die die morphologischen Unterschiede von Populationen von *Lavigeria nassa* an verschiedenen Orten des Sees erklären können.
- Eine mechanische Verstärkung ist von Schalenrippen und Kielen zu erwarten, nicht aber von Tuberkeln und Periostracalhaaren. Diese Skulpturen erhöhen im Gegenteil die Griffigkeit der Gehäuse für den Zugriff der Scheren von Krabben.
- In verschiedenen ostafrikanischen Seen sind Krabben und Cichliden als molluscivore Räuber vorhanden, die Skulptur der Gastropoden ist jedoch, relativ zum Tanganyikasee, schwach ausgeprägt.
- Im zirkummediterranen Gebiet ist die Verbreitung von Süßwasserkrabben nicht mit stärker skulpturierten Gastropodenarten korreliert.
- In Seen mit dichten Krabbenvorkommen (z. B. Sapancasee, Türkei) sind unskulpturierte Gastropodenarten individuenreich vertreten (Kap. 5.3.4).
- Im Ohridsee existiert eine sehr stark skulpturierte Gastropodenfauna. Gegenüber der Umgebung des Gewässers ist aber keine Häufung von auf Mollusken

spezialisierten Räubern festzustellen. Krabben sind im Ohridsee nur lokal, sehr spärlich und ohne intralakustrische Speziation vertreten. Ferner sind auch keine molluscivoren Spezialisierungen von Fischen bekannt. Es gibt im Ohridsee kein Taxon potentieller Räuber von Gastropoden, das mit diesen in eine koevolutive Beziehung zu bringen wäre.

- Die sehr kleinen, stark skulpturierten Arten des sublakustrischen Interlithons im Ohridsee werden von größeren Räubern wie Fischen nicht erreicht.
- Schalendicke und Skulpturierung können bei Gastropoden unabhängig voneinander verstärkt werden.
- Kalziumreichtum in Langzeitseen ist keine hinreichende Bedingung für Dickschaligkeit, wie die dünnschaligen Gastropoden des kalkreichen Ohridsees beweisen.
- Im Tanganyikasee existiert eine größere Zahl von unskulpturierten, dünnschaligen und ubiquitären Arten, welche für molluscivore Räuber eine bevorzugte Beute sein müßten. Damit müßte der Selektionsdruck auf die stark skulpturierten Endemiten vermindert sein.
- Gerade der Protoconch von Süßwassergastropoden ist oft stark skulpturiert, ohne im Juvenilgehäuse eine Fortsetzung zu finden.
- Eine mechanische Verstärkung alleine durch periostracale Leisten und Haare ist kaum vorstellbar. Bei *Planorbarius corneus* wird auf dem Protoconch sogar eine Reihe kleiner Gruben gebildet.
- Wie die Gastropoden haben auch Bivalvier die prinzipielle Fähigkeit, komplexe Muster in ganz unterschiedlichem Maß auszubilden. Dennoch sind sie im Tanganyikasee zwar mit endemischen Arten, aber nur mit glatten Schalen vertreten.

Die Koevolutions-Hypothese (Räuber-Beute-Beziehung) kann aus diesen Gründen die Evolution von Schalensulptur bei Gastropoden nicht hinreichend erklären.

7.3.4. Weitere Hypothesen

Die Annahme der direkten, marinen Herkunft der Gastropoden des Tanganyikasees (Reliktsee-Hypothese) ist keine funktionale, sondern eine historische Erklärung, welche allerdings mit zunehmender Kenntnis der Anatomie und systematischen Verwandtschaft der Tiere schon früh aufgegeben werden mußte und heute auch für alle anderen Langzeitseen indiskutabel ist.

Sicherlich lassen sich eine Reihe weiterer Beziehungen zwischen Organismus und Umwelt konstruieren, die aber nur zur teilweisen Erklärung der Funktion von Schalensulptur beitragen können. Will man Siphon- und Stachelbildungen überhaupt noch als Skulptur im eigentlichen Sinne und nicht als Ausdruck von „Schalenform“ auffassen, so sind hiermit zweifelsohne, wie bereits in Kap. 5.3.3 diskutiert, spezielle Funktionen wie die des Beuteerwerbs (PAINE 1966), der Ernährung als Filtrierer (LINSLEY et al. 1978) oder der Chemotaxis verbunden. Skulpturen und vor allem Pigmentmuster werden bei bestimmten Arten zur Tarnung dienen. Ein allgemeines Modell zur adaptiven Entstehung komplexer Schalensulptur von Gastropoden in Langzeitseen kann daraus aber nicht abgeleitet werden.

7.4. Wissenschaftstheoretische Problematik

Das Ziel, Kriterien zur Annahme der plausibelsten der bisher bekannten Hypothesen zur Funktion komplexer Schalensulptur zu finden, konnte insofern nicht

erfüllt werden, als gegen jede der vorhandenen Hypothesen genügend Gründe vorgebracht werden konnten, um sie als unhaltbar abzulehnen. Dabei war eigentlich vom Autor zu Beginn der Untersuchung eine Variante der physiologischen Hypothese favorisiert worden, was sich noch in den Schwerpunkten des analytischen Teils widerspiegelt. Dennoch ist das negative Ergebnis nun durchaus hilfreich und schuf die Voraussetzungen zur Emergenz eines qualitativ andersartigen Erklärungsweges.

Unter der Voraussetzung, daß die ermittelten Daten stimmen und die Bewertung der Argumente logisch konsistent erfolgte, verbleiben folgende Lösungsmöglichkeiten des Problems:

1. Es sind weitere Hypothesen denkbar, die noch nicht gefunden und geprüft werden konnten.

Die absolute Vollständigkeit einer Hypothesensammlung ist grundsätzlich nicht beweisbar. An dieser Stelle mit der Suche aufzuhören hieße, mit vorliegender Arbeit ein arbeitsökonomisch hilfreiches Zwischenstadium für zukünftige Untersuchungen zurückzulassen. Die bisherige gründliche Prüfung des altbekannten Problems räumt dieser Möglichkeit jedoch nur eine sehr geringe Chance ein.

2. Es existieren keine weiteren Hypothesen.

Die Annahme dieses Falles würde den höchst unangenehmen Zustand provozieren, ein Naturphänomen ohne kausale Erklärung zu kennen.

Beide Fälle stellen relativ unbefriedigende Lösungen dar. Der Ausweg aus dem Dilemma könnte durch Rückgriff auf die Fragestellung gesucht werden, die lautete: *Woran sind die komplex skulpturierten Gastropoden aus Langzeitseen angepaßt?*

Sie impliziert ein darwinistisches Dogma, daß alles Lebende einem ständigen Selektionsdruck der Umwelt unterliegen müsse. Könnte nicht auch die qualitativ veränderte Frage formuliert werden:

Sind komplex skulpturierte Gastropoden in Langzeitseen angepaßt? Gibt es eine funktionale Erklärung des Trends zu komplexen Musterbildungen in Langzeitbiotopen?

Es soll in folgender Synthese versucht werden, eine kausale, aber nicht funktional-adaptive Erklärung für das beschriebene Phänomen zu geben.

8. Schlußfolgerungen — eine evolutionsbiologische Synthese

Die Frage der Funktion komplexer Skulptur von Gastropodenschalen führte zur Diskussion verschiedener Modelle, wobei der Koevolutionshypothese der höchste Erklärungswert zukommt. Nach ihr sollen stärker skulpturierte Schalen besseren Schutz in einer Räuber-Beute-Beziehung bieten, die sich in stabilen Ökosystemen intensiviert. Diese Hypothese wurde von VERMEIJ & COVICH (1978) auch für Süßwasserschnecken in Langzeitseen betrachtet, in denen Artengemeinschaften mit besonders hohem Skulpturierungsgrad vorkommen.

In den meisten Fällen genügt diese adaptive Interpretation. Die Grenzen des Paradigmas wurden jedoch aufgezeigt. Die wichtigsten Gegenargumente sind:

- Komplexe Schalenskulpturen bei Gastropoden im rezenten Ohridsee und im miozänen Steinheimer See entwickelten sich trotz des Fehlens von koevolutiv adaptierten Räufern.
- Häufig existieren Skulpturen wie Periostracalhaare, die nicht schalenverstärkend wirken können.

- Skulpturvermehrung tritt unabhängig von Schalenverdickung auf.
- Skulpturtragende Spezies koexistieren mit glatten, dünnschaligen.
- Skalariden – das sind frei gewundene und damit leicht zerstörbare Schalen – kommen in Langzeitseen am häufigsten vor.

Hier scheint das Adaptationistenprogramm (MAYR 1982) in Erklärungsnot gekommen zu sein und damit der geeignete Ansatz zu einer neuen und andersartigen Hypothese vorzuliegen. Sie geht von der Möglichkeit der Entwicklung selektionsneutraler Merkmale bei Organismen unter bestimmten ökologischen Voraussetzungen aus.

Eine erste Bedingung liegt in der Etablierung eines – im erdgeschichtlichen Maßstab – über lange Zeit bestehenden Ökotops. Dabei ist für limnische Gastropoden ein über mehrere hunderttausend Jahre existierendes und kontinuierlich bewohnbares Gewässer gemeint.

Eine zweite Voraussetzung liegt im Übergang der Biozönose zu einem evolutiv geschlossenen System mit der Herausbildung endemischer Arten bei koevolutiver Einnischung. Hiermit einhergehend ist eine Veränderung von r-selektiver zu K-selektiver Individuenstruktur. Dieser adaptive Prozeß führt zur Spezialisierung der Arten und effektiveren Nutzung der Ressourcen unter voller Auslastung der gegebenen Umwelttragfähigkeit. Die im gesättigten System zunächst auftretende verstärkte Konkurrenz wird somit langfristig im koevolutiven Gleichgewicht wieder vermindert (LOESCHKE 1984).

Damit ist eine Phase erreicht, in der der Selektionsdruck und der evolutive Optimierungsprozeß abgeschwächt werden. Mutativ oder modifikativ entstandene Merkmalsverschiebungen werden von der Umwelt des Individuums nun eher toleriert, woraus eine gesteigerte Variabilität resultiert. Derselbe Effekt ist auch bei der Domestikation an Haustieren zu beobachten. So bilden sich zunehmend Merkmale aus, die unter den gegebenen Systembedingungen weder besonders nachteilig noch in erster Linie nützlich sind. Zum Vorschein kommen quantitative Verschiebungen des Musterbildungsprogrammes innerhalb der Bauplanlimitierung, wie z. B. in Schalen-skulpturen. Mutation ohne Selektion gibt hier eine kausale, aber nicht adaptive Erklärung für die Entstehung von Schalen-skulptur.

Diese Neutralitätshypothese erklärt verschiedene Phänomene besser als die Koevolutionshypothese:

- Die hohe intraspezifische Variabilität der Gehäuse endemischer Gastropoden in Langzeitseen (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985; MENSINK 1984; JOHNSTON & COHEN 1987; GEARY 1990) wird besser durch verminderten als durch erhöhten (stabilisierenden) Selektionsdruck in einer Räuber-Beute-Beziehung erklärt.
- Die Tendenz zu verstärkter Musterbildung ist von Art zu Art, je nach morphogenetischer Plastizität und genetischer Anlage verschieden (vgl. DAVIS 1981). Somit können Arten auch ihre einfache Skulptur behalten, obwohl sie im selben Ökosystem leben.
- In Langzeitbiotopen werden alle bauplanbedingt möglichen Phänotypen entwickelbar, ob es sich nun um komplexe Schalen-skulptur oder erhöhte bis freie Windungsform handelt.
- Eine zu beobachtende graduelle Skulpturevolution (GEARY 1990) ist besser mit genetischer und morphodynamischer Drift als durch externe Limitierung und „adaptive peaks“ erklärt.

- Biotopstabilität bezüglich Temperaturschwankungen ist z. B. in tropischen Breiten, in den Tiefen der Seen und in Thermalquellen gegeben. Damit findet der Trend zu Skulpturbildung bei ubiquitären tropischen Gastropoden (Kap. 5.1.2; GRAUS 1974), bei *Valvata piscinalis* im tiefen Wasser des Alpsees (Kap. 4.2.2.4 und 4.4.1.6) und bei Thermalfaunen (z. B. bei *Melanopsis*, KORMOS 1905) eine einfache gemeinsame Erklärung, die durch mechanistische Hypothesen kaum zu leisten ist.
- Der Protoconch von Süßwassergastropoden trägt meist eine stärker ausgeprägte Skulptur als der Teleoconch. Dies könnte auf die physiologisch stabileren Bildungsverhältnisse im Schutz der Eihülle bei fehlenden mechanisch selektiven Anforderungen zurückzuführen sein.
- In einigen Versuchen der vorliegenden Arbeit bildeten Spezies Schalenskulptur gerade in Populationen, die aus großen und zahlreichen Individuen bestanden, d. h. unter autökologisch optimalen Bedingungen gezüchtet worden waren (Kap. 4.4.2.3 und 4.4.2.4). Die Voraussetzungen waren für jede Spezies ganz unterschiedlich (Variablen: Ionenart und Ionenkonzentration oder Temperatur). Auch in der Natur wird *Potamopyrgus jenkinsi* (STEUSLOFF 1939) oder *Bithynia tentaculata* (REGIUS 1939) mit stärkerer Skulpturierung und Variabilität dort angetroffen, wo sie zahlreich vorkommen. Diese Korrelation kann durch die Neutralitätshypothese mit vermindertem Umweltstress, und damit geringerem Selektionsdruck interpretiert werden. Skulpturbildung ist ein mögliches Nebenprodukt bei Milieubedingungen im jeweiligen physiologischen Optimum der Spezies, angezeigt durch hohe Individuenhäufigkeit. Die Koevolutionshypothese würde den gegenteiligen Effekt vorhersagen.
- Einsetzende Fluktuation der Umwelt, etwa durch Eutrophierung eines Sees, kann zum Rückgang der skulpturierten Arten führen (COVICH 1976). Dies kann auch ohne Zerstörung eines koevolutiven Räuber-Beute-Verhältnisses erklärt werden durch Aufhebung der Selektions-Neutralität dieser Merkmale mit der nun wieder geforderten Adaptation durch euryöke r-Strategien.
- Bei Betrachtung des Skulpturmusters der verschiedensten Taxa (Vivipariden, Patelliden, Muriciden) ist ein und dasselbe hierarchische Bauprinzip mit lateraler Inhibition erkennbar (Abb. 15 und Kap. 4.4.1.5.4). Die Größenverhältnisse der Elemente (Schalendornen, Periostracalhaare, Mantelrandtentakel) innerhalb eines Individuums sind damit eher erklärbar durch interne, bauplanbedingte „Beiprodukte“ eines allen Spezies gemeinsamen, marginalen Schalenwachstums, als durch externe selektive Regulative bezüglich der absoluten Dimensionen bei so extrem unterschiedlichen Umwelten dieser Arten.

Aus der Literatur lassen sich nicht allzu viele Quellen zur Stützung eines Modells zur Entstehung nicht-adaptiver Merkmale ausfindig machen. Eine nicht-funktionale Deutung („fabricational noise“) von Schalenmerkmalen bei Bivalviern stellte SEILACHER (1973) dar. Darauf berufen sich auch GOULD & LEWONTIN (1979) in ihrer tiefgreifenden Kritik des Panselktionismus. GOULD (1984) befaßte sich konkret auch selbst mit Nicht-Adaptivität bei Gastropoden. In einer ersten holistischen Studie über Schalenskulptur bezeichnet ANNANDALE (1924: 74) diese als mögliches Beiprodukt: „... the animal's energy had been turned aside from profuse reproduction to pure decoration . . .“. JOHNSTON & COHEN (1987) schließen aus dem unterschiedlichen Variationsmuster zweier Spezies des Tanganyikasees, daß äußere physische Parameter dieses schalenmorphologische Verbreitungsmuster alleine nicht erklären

können. Abgesehen von Mollusken sieht RIBBINK (1985) in Farbmustervariationen malawianischer Cichliden ein Feld für nichtadaptive Erklärungen und WRIGHT (1987) kommt für die Evolution früher Landpflanzen zur selben Annahme.

Als indirekte Grundlagen zur Form und Rechtfertigung der Neutralitätshypothese sind weitere Arbeiten zu zitieren. Die Genetik nichtselektiver phänotypischer Evolution durch genetische Zufallsdrift beschreibt LANDE (1976). CARSON (1975) diskutiert die Bedeutung nicht-selektiver Evolutionsphasen für Speziationsprozesse und Reorganisation des Genoms. LOESCHKE (1984) diskutiert die Bedingungen koevolutionärer Gleichgewichte unter verminderter Konkurrenz, wie sie für Langzeitbiotope typisch sind. Zur allgemeinen Modellbildung und Bewertung der Rolle von Stabilität von Ökosystemen trägt die „stability-time“-Hypothese von SANDERS (1968) und ihre palökologische Anwendung in BRETSKY & LORENZ (1970) bei. CAMERON & DILLON (1984) untersuchen unter anderem die Rolle von Habitatstabilität bei terrestrischen Gastropoden. Über Stabilität, Spezies- und Skulpturdiversität, auch bezüglich komplexer Verhältnisse in Langzeitseen, publizierte HUBENDICK (1952, 1962).

Die hier vertretene, nicht-funktionale Interpretation von Skulpturmustern fordert evolutionsbiologische Konsequenzen und theoretische Überlegungen, auf die an dieser Stelle nur insoweit eingegangen werden kann und soll, wie es der Vermeidung möglicher Mißverständnisse dient.

Eine adaptationistische und eine neutralistische Sichtweise sind nicht notwendigerweise widersprüchlich, sondern können als komplementär aufgefaßt werden. Die katastrophale und mit Umweltinstabilität verbundene Neuentstehung eines Ökosystems wird zunächst von funktional-adaptiven Entwicklungen der Organismen begleitet, während nach langer Zeit mit kontinuierlicher Stabilität die nicht-funktionalen Evolutionstrends ermöglicht werden. Es besteht also eine zeitliche Zyklizität der Evolutionsbedingungen in der Erdgeschichte, die eine phasenunabhängige Definition der biologischen Funktionen von Merkmalen der Organismen nicht zuläßt.

Eine nicht-adaptive Merkmalsentwicklung ist deswegen nicht auch zugleich umweltunabhängig. So können z. B. Salinitätsschwankungen eines Sees durchaus mit Skulpturentwicklungen parallel verlaufen, was aber nicht heißt, daß die jeweiligen Merkmalsverschiebungen Anpassungen an diese Umwelteinflüsse sind. Die Umwelt bestimmt zwar die Möglichkeit zur Entwicklung komplexer Muster (nämlich positiv bei Annäherung an ein physiologisches Optimum des Organismus), nicht aber die Ausprägung des Merkmals selbst. Somit besteht kein funktionaler Zusammenhang trotz Umweltkorrelation.

Langzeitstabilität, zumindest in limnischen Ökosystemen, ist wohl eher die seltene Ausnahme auf der Erde und damit sind nichtadaptive Entwicklungstrends nur Randerscheinungen. Jedoch ist Ökotoxopstabilität in Raum und Zeit nicht gleich bzw. nicht zufällig verteilt. Für die Formulierung der Evolutionstheorie war sicher nicht unwesentlich, daß dies in einem in den instabilen gemäßigten Breiten angesiedelten Kulturkreis zu einer historisch wie erdgeschichtlich revolutionären Zeit (industrielle Revolution und Bevölkerungsexplosion bzw. postglazial) geschah. Obgleich nicht-adaptive Evolutionsphasen in limnischen Ökosystemen die Ausnahme darstellen, ist damit noch nichts über die Bedeutung der dabei entwickelten Merkmale für die Phylogenie insgesamt ausgesagt. Eventuell stellt verminderter Selektionsdruck und erhöhte phänotypische Variabilität eine innovativ wichtige „Spielwiese“ zur Erreichung neuer adaptiver Zonen und Funktionszusammenhänge für eine Spezies dar.

9. Literatur

- ADAM, K. D. (1980): Das Steinheimer Becken – eine Fundstätte von Weltgeltung. – Jh. Ges. Naturkde. Württ., **135**: 32–144; Stuttgart.
- ADAM, W. (1947): Revision des Mollusques de la Belgique, I. Mollusques terrestres et dulci-coles. – Mem. Mus. roy. Hist. nat. Belgique, **106**: 1–298; Brüssel.
- ANCEY, C. F. (1906): Réflexion sur la faune malacologique du lac Tanganika et catalogue des mollusques de ce lac. – Bull. Sci. Fr. Belg., **40**.
- ANNANDALE, N. (1919): The Gastropod fauna of old Lake-beds in upper Burma. – Rec. geol. Surv. India, **50**: 209–240; Calcutta.
- (1921): Zoological results of a tour in the far east. The viviparous water-snail of Lake Biwa, Japan. – Mem. As. Soc. Bengal., **6**: 399–402.
- (1924): The Evolution of the Shell-Sculptur in Freshwater snails of the Family Viviparidae. – Proc. roy. Soc. London, B, **96**: 60–76; London.
- ANNANDALE, N. & SEWELL, R. B. S. (1921): Vivipara. – Rec. Indian Museum, **22**: 217–292; Calcutta.
- BAHRIG, B. (1980): Die Geologie der tertiären Sedimente im Ostteil des Steinheimer Beckens. 102 S.; Dipl. arb. Univ. Bochum.
- BAHRIG, B., MENSINK, H. & MERGELSBERG, W. (1986): Das Steinheimer Becken (Süd-deutschland); Erläuterungen zu einer geologischen Karte 1:10 000. – Bochumer geol. geotechn. Arb., **21**: 1–31; Bochum.
- BAJOR, M. (1965): Zur Geochemie der tertiären Süßwasserablagerungen des Steinheimer Beckens, Steinheim am Albuch (Württemberg). – Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **7**: 355–386; Freiburg.
- BAKER, F. C. (1945): The Molluscan Family Planorbidae. 530 S.; Urbana (University of Illinois press).
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – Facies, **7**: 1–198. Erlangen.
- BASCH, P. F. (1968): A scalariform *Biomphalaria glabrata*. – Nautilus, **82**: 21; Havertown.
- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). – Arch. Hydrobiol., Suppl., **1**; Stuttgart.
- BEAUCHAMP, R. S. A. (1946): Lake Tanganyika. – Nature, **157**: 183–184; London.
- BECKER, K. (1949): Untersuchungen über das Farbmuster und das Wachstum der Molluskenschale. – Biol. Zentralbl., **68**: 263–288; Leipzig.
- BINDER, E. (1967): La coquille embryonnaire des Valvatidae (Moll., Gastropoda). – Arch. Moll., **96**: 21–24; Frankfurt.
- BOCK, W. J. & WAHLERT, G. v. (1965): Adaptation and the form-function complex. – Evolution, **19**: 269–299; Los Angeles.
- BOETERS, H. D. (1984): Potamopyrginae, a new subfamily of the Hydrobiidae (Prosobranchia: Rissoacea). – Basteria, **48**: 13–15; Lisse.
- BOETTGER, C. R. (1949 a): Hinweise zur Frage der Kielbildung auf der Schale der Wasserschnecke *Potamopyrgus crystallinus jenkinsi* (E. A. SMITH). – Arch. Moll., **77**: 63–72; Frankfurt.
- (1949 b): Über das Auftreten einer erblichen Schalenabweichung bei einer Posthornschnecke. – Abh. Braunsch. wiss. Ges., **1**: 1–7; Braunschweig.
- (1950): Ein Beitrag zur Frage des Ertragens von Brackwasser durch Molluskenpopulationen. – Hydrobiologia, **2**: 360–379; Den Haag.
- BONDESEN, P. & KAISER, E. W. (1949): *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* SMITH in Denmark, illustrated by its ecology. – Oikos, **1**: 252–282; Copenhagen.
- BOSS, K. J. (1971): Critical estimate of the number of recent Mollusca. – Occ. Papers Moll., MCZ Harvard University, **3**: 81–135; Cambridge.
- (1978): On the evolution of gastropods in ancient lakes. – In: FRETTER, V. & PEAKE, J. (Hrsg.): Pulmonates, 2 A: S. 385–428; London (Academic Press).
- BOTTJER, D. J. & CARTER, J. G. (1980): Functional and phylogenetic significance of projecting periostracal structures in the Bivalvia (Mollusca). – J. Paleontol., **54**: 200–216; Tulsa/Oklah.
- BOUCOT, J. (1982): Ecophenotypic or genotypic? – Nature, **296**: 609; London.

- BOURGUIGNAT, J. R. (1885): Notice prodromique sur les Mollusques terrestres et fluviatiles recueillis par M. Victor Giraud dans la région meridionale du lac Tanganika. – Paris.
- (1888): Iconographie malacologique des animaux Mollusques fluviatile du lac Tanganika. 82 S.; Paris.
- (1889): Mélanidées du lac Nyassa, suivies d'un aperçu comparatif sur la faune malacologique de ce lac avec celle du grand lac Tanganika. – Bull. Soc. malacol. France, 6: 1; Paris.
- (1890): Histoire malacologique du Lac Tanganika. – Ann. Sci. nat. Zool., 10: 1–267; Paris.
- BOYCOTT, A. E. (1929): The inheritance of ornamentation in var. *aculeata* of *Hydrobia jenkinsi*, SMITH. – Proc. malacol. Soc. London, 18: 230–234; London.
- BOYCOTT, A. E., OLDHAM, C. & WATERSTON, A. R. (1932): Notes on the lake *Lymnaea* of south-west Ireland. – Proc. malacol. Soc. London, 20: 105–127; London.
- BRETSKY, P. W. & LORENZ, D. M. (1970): Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in paleoecology. – Proc. north Amer. paleont. convention, 1969, Vol I, Part E: 522–550; Chicago.
- BROOKS, J. L. (1950): Speciation in ancient lakes. – Quart. Rev. Biol., 25: 30–60; 131–176; Baltimore.
- BROWN, D. S. (1980): Freshwater Snails of Africa and their Medical Importance. 487 S.; London (Taylor & FRANCIS).
- BÜTTNER, D. (1982): Biometrie und Evolution der *Viviparus*-Arten aus der Plio-Pleistozän-Abfolge von Ost-Kos (Dodekanes, Griechenland). – Berliner geowiss. Abh., A, 42: 1–79; Berlin.
- CAIN, A. J. (1977): Variation in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. – Phil. Trans. roy. Soc. London, B, 277: 377–428; London.
- CALOW, P. (1974): Evidence for Bacterial feeding in *Planorbis contortus* L. (Gastropoda: Pulmonata). – Proc. malacol. Soc. London, 41: 145–156; London.
- (1978): The evolution of life-cycle strategies in freshwater gastropods. – Malacologia, 17: 351–364; Ann Arbor.
- (1981): Adaptational aspects of growth and reproduction in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata) from exposed and sheltered aquatic habitats. – Malacologia, 21: 5–13; Ann Arbor.
- CALOW, P. & CALOW, L. J. (1975): Cellulase activity and niche separation in fresh water gastropods. – Nature, 255: 478–480; London.
- CAMERON, R. A. D. & DILLON P. J. (1984): Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea*. – Malacologia, 25: 271–290; Ann Arbor.
- CARLANDER, K. D. (1969): Handbook of freshwater fishery biology, 1. 752 S.; Ames (Iowa State University Press).
- CAROTHERS, J. L. & ALLISON, R. (1968): Control of snails by the redear (shell cracker) sunfish. – FAO Fish Report 44: 399–406; Proc. World Symp. Warmwater Pond Fish Cult. Rome.
- CARSON, L. H. (1975): The genetics of speciation at the diploid level. – Amer. Naturalist, 109: 83–92; Chicago.
- CARRIKER, M. R. (1972): Observations on removal of spines by Muricid Gastropoda during shell growth. – Veliger, 15: 69–74; Berkeley.
- CARTER, R. M. (1968): On the biology and palaeontology of some predators of bivalved Mollusca. – Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol., 4: 29–65; Amsterdam.
- CLARK, G. R. (1968): Mollusc shell: Daily growth lines. – Science, 161: 800–802; Washington.
- CLARKE, A. H. (1973): The freshwater molluscs of the Canadian interior basin. – Malacologia, 13: 1–509; Ann Arbor.
- CLESSIN, S. (1873): Ueber Gehäusemissbildungen der Planorben. – Malakozool. Blätter, 20: 68–83; Kassel.
- COHEN, A. C. (1985): Evolution of predator prey interaction in ancient lakes: implications for coevolution in marine environments. – S. 550; Geological Society of America, 98th annual meeting, Orlando/Florida.

- COOK, P. M. (1949): A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.). — Proc. malacol. Soc. London, 27: 265–272; London.
- COPPOIS, G. & VOS, L. DE (1986): Two different striation patterns of the protoconch in Galapagos Bulimulidae: an S. E. M. study. — J. Moll. Stud., 52: 106–109; London.
- CORNET, J. (1896): Le Tanganyika est-il un „Relicten-See“? — Le Mouvement géographique: 25–26.
- COVICH, A. P. (1976): Recent changes in molluscan species diversity of a large tropical lake (Lago de Peten, Guatemala). — Limnol. Oceanogr., 21: 51–59; Lawrence.
- CROTHERS, J. H. (1983): Variation in dog-whelk shells in relation to wave action and crab predation. — Biol. J. Linn. Soc., 20: 85–102; London.
- CUNNINGTON, W. A. (1920): The fauna of the African lakes: a study in comparative limnology with special reference to Tanganyika. — Proc. zool. Soc. London, 40: 507–622; London.
- DARWIN, C. (1859): The origin of species. London (John Murray).
- (1872): The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. 6. Aufl.; New York (The modern library). — [Reprint 1948]
- DAVIS, G. M. (1979): The origin and evolution of the gastropod family Pomatiopsidae with emphasis on the Mekong river Triculinae. — The academy of natural science of Philadelphia: Monograph 20.
- DAVIS, G. M. & RUFF, M. D. (1973): *Oncomelania hupensis* (Gastropoda: Hydrobiidae) hybridisation, genetics and transmission of *Schistosoma japonicum*. — Malacol. Rev., 6: 181–197; Whitmore Lake.
- DEGENS, E. T., HERZEN, R. P. v. & HOW-KIN WONG (1971): Lake Tanganyika: Water Chemistry, Sediments, geological Structure. — Naturwissenschaften, 58: 229–241; Berlin, Heidelberg (u. a.).
- DEGENS, E. T. & LOVE, S. (1965): Comparative Studies of Amino Acids in Shell Structures of *Gyraulus trochiformis* STAHL, from the Tertiary of Steinheim, Germany. — Nature, 205: 876–878; London.
- DOBZHANSKY, T. (1950): Evolution in the tropics. — Amer. Scientist, 38: 209–221; New Haven.
- DUDGEON, D. (1989): Crab predation upon tropical freshwater gastropods. — In: MEIER-BROOK, C. (Hrsg.): Abstr. Tenth intern. malacol. Congr: S. 59; Tübingen.
- DUSSART, G. B. J. (1977): The ecology of *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH) in north west England with a note on *Marstoniopsis scholtzi* (SCHMIDT). — J. moll. Stud., 43: 208–216; London.
- EHRMANN, P. (1949): Mollusca, Weichtiere. — In: BROHMER (Hrsg.): Fauna von Deutschland: S. 60–103; Heidelberg (Quelle & MEYER).
- ELDRIDGE, N. & GOULD, S. J. (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. — In: SCHOPF, T. J. M. (Hrsg.): Models in Paleobiology: S. 82–115; San Francisco (Freeman).
- ERMENROUT, B., CAMPBELL, J. & OSTER, G. (1986): A model for shell patterns based on neural activity. — Veliger, 28: 369–388; Berkeley.
- FENCHEL, T. M. (1975 a): Factors determining the distribution patterns of mud snails (Hydrobiidae). — Oecologia, 20: 1–17; Berlin.
- (1975 b): Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). — Oecologia, 20: 19–32. Berlin.
- FIORONI, P. (1982): Larval organs, larvae, metamorphosis and types of development of Mollusca — a comprehensive review. — Zool. Jb., Anat., 108: 375–420; Jena.
- FIORONI, P. & SCHMEKEL, L. (1975): Entwicklung und Biotopabhängigkeit bei Gastropoden — ein entwicklungsgeschichtlicher Vergleich. — Forma et functio, 8: 209–252; Braunschweig.
- FOLTZ, D. W., OCHMAN, H., JONES, J. S. & SELANDER, R. K. (1985): Genetic heterogeneity within and among morphological types of the parthenogenetic snail *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH, 1889). — J. Moll. Stud., 51: 242; London.
- FRAAS, E. (1903): Führer durch das Kgl. Naturalien-Kabinett zu Stuttgart. I. Die geognostische Sammlung Württembergs im Parterre-Saal. Zugleich ein Leitfaden für die geologi-

- schen Verhältnisse und die vorweltlichen Bewohner unseres Landes. 82 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FRANZ, V. (1932): Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen fossilen und rezenten Paludinen. – Denkschrift med. naturwiss. Ges. Jena, 18: 1–160; Jena.
- FRENZEL, P. (1979): Biology and population dynamics of *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH) (Gastropoda: Prosobranchia) in the littoral of Lake Constance. – Arch. Hydrobiol., 85: 448–464; Stuttgart.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1962): British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. 755 S.; London (Ray Soc.).
- FRÖBRICH, G., MANGESDORF, J., SCHAUER, T., STREIL, J. & WACHTER, H. (1977): Gewässerkundliche Studie über sechs Seen bei Füssen im Allgäu. – Schriftenreihe Bayer. Landesamt. f. Wasserwirtschaft, 3: 1–176; München.
- FRÖMMING, E. (1953): Über die Variation der Gehäusefärbung bei Sumpfschnecken (*Viviparus*) innerhalb derselben Population. – Arch. Hydrobiol., 48: 260–265; Stuttgart.
- FUCHS, T. (1870 a): Die Fauna der Congerienschichten von Radmanest im Banate. – Jb. k. k. geol. Reichsanst., 20: 343–363; Wien.
- (1870 b): Die Fauna der Congerienschichten von Tihany am Plattensee und Kup bei Papa in Ungarn. – Jb. k. k. geol. Reichsanst., 20: 531–548; Wien.
- FUCHS, V. E. (1936): Extinct pleistocene mollusca from lake Edward, Uganda, and their bearing on the Tanganyika problem. – J. Linn. Soc. London, Zool., 40: 93–106; London.
- GASCHOTT, O. (1927): Die Mollusken des Litorals der Alpen- und Voralpenseen im Gebiete der Ostalpen. – Internat. Rev. ges. Hydrobiol., 17: 305–335; Leipzig.
- GEARY, D. H. (1990): Patterns of evolutionary tempo and mode in the radiation of *Melanopsis* (Gastropoda: Melanopsidae). – Paleobiology, 16: 492–511; Jacksonville.
- GERMAIN, L. (1913): Origine de la Faune fluviatile de l'Est Africain. – S. 559; IX. Congr. internat. Zool. Monaco.
- (1920): Histoire ocanographique des Lacs de l'Afrique orientale. – Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 369; Monaco.
- (1930): Mollusques terrestres et fluviatiles. – In: LECHEVALIER (Hrsg.): Faune de France. 897 S.; Paris.
- GERSTFELDT, G. (1859): – Mem. Acad. imp. Sci. St. Petersburg, 9: 507–548.
- GEYER, D. (1918): Die *Planorbis*-Untergattung *Gyraulus* AGASSIZ. – Jb. preuß. geol. Landesanst., 39: 103–147; Berlin.
- GIERER, A. & MEINHARDT, H. (1972): A theory of biological pattern formation. – Kybernetik, 12: 30–39; Berlin, Göttingen & HEIDELBERG.
- GITTENBERGER, E. (1987): Observations on speciation, perceived by systematists. – In: HOVENKAMP et al. (Hrsg.): Systematics and Evolution: a matter of diversity: S. 97–107; Utrecht (Utrecht University).
- GLÖER, P., MEIER-BROOK, C. & OSTERMANN, O. (1980): Süßwassermollusken. – 73 S.; Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung (Hrsg.); Hamburg.
- GORDON, J. & CARRIKER, M. R. (1978): Growth lines in a bivalve mollusc: subdaily patterns and dissolution of the shell. – Science, 202: 519–521; Washington.
- GORTHNER, A. (1984 a): Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie. – Mitt. dt. malakol. Ges., 37: 56–64. Frankfurt.
- (1984 b): *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae) im Steinheimer Becken und Ochridsee – ein Vergleich als Beitrag zur Kenntnis der Ökologie und Evolutionsbedingungen. – 138 S.; Dipl. arb. Univ. Tübingen.
- (1988): Makroevolution in Langzeitseen. – Eclogae geol. Helv., 81: 915–921; Basel.
- GORTHNER, A. & MEIER-BROOK, C. (1985): The Steinheim Basin as a paleo-ancient Lake. – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary Cycles: S. 322–334; Berlin, Heidelberg, New York & TOKYO (Springer).
- GOTTSCHICK, F. (1911): Aus dem Tertiärbecken von Steinheim a. A. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Würt., 67: 496–534; Stuttgart.
- (1919/1920): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Jena. Z. Naturwiss., 56, N. F. 49: 155–216; Jena.

- (1925): Noch einmal: Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Cbl. Mineral. Geol. Pal., B, 1925: 8–16, 43–51; Stuttgart.
- GOTTSCHICK, F. & WENZ, W. (1916): Die Sylvana-Schichten von Hohenemmingen und ihre Fauna. – Nachrichtsbl. dt. malakozool. Ges., 48: 17–31, 55–74, 97–113. Frankfurt.
- &– (1919–1922): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Albuch. – Nachrichtsbl. dt. malakozool. Ges., 51–54. Frankfurt.
- GOULD, S. J. (1966): Allometry and size in ontogeny and phylogeny. – Biol. Rev. Cambridge phil. Soc., 41: 587–640; Cambridge.
- (1968 a): Ontogeny and the explanation of form: an allometric analysis. – J. Paleont., Mem. II, 42: 81–98; Tulsa/Oklah.
- (1968 b): Phenotypic reversion to ancestral form and habit in a marine snail. – Nature, 220: 804; London.
- (1968 c): Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda: the influence of size upon shape. – J. Paleontol., 40: 1131–1141; Tulsa/Oklah.
- (1969): Ecology and functional significance of uncoiling in *Vermicularia spirata*: an essay on gastropod form. – Bull. mar. Sci., 19: 432–445; Miami.
- (1984): Covariance sets and ordered geographic variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire and Curacao: a way of studying nonadaptation. – Syst. Zool., 33: 217–237; Lawrence/Kansas.
- GOULD, S. J., WOODRUFF, D. S. & MARTIN, J. P. (1975): Genetics and morphometrics of *Cerion* at Pongo Carpet: a new systematic approach to this enigmatic land snail. – Syst. Zool., 23: 518–535; Lawrence/Kansas.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C. (1979): The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. – Proc. roy. Soc. London, B, 205: 581–598; London.
- GRAHAM, A. (1938): On a ciliary process of food-collecting in the gastropod *Turritella communis* RISSO. – Proc. zool. Soc. London, A, 108: 453–463; London.
- GRAUS, R. R. (1974): Latitudinal trends in the shell characteristics of marine gastropods. – Lethaia, 7: 303–314; Oslo.
- GREENWOOD, P. H. (1984): African cichlids and evolutionary theories. – In: ECHELLE, A. A. & KORNFIELD, I. (Hrsg.): Evolution of fish species flocks. – Orono/ Maine (University of Maine at Orono).
- GROSCHOPE, P. & REIFF, W. (1971): Es war ein Meteoreinschlag. Ergebnis der Bohrungen im Steinheimer Becken. – Kosmos, 67: 520–525; Stuttgart.
- &– (1982): Der geologische Wanderweg im Steinheimer Becken. 2. Aufl., 32 S.; Steinheim a. A. (Bürgermeisteramt Steinheim).
- HAAS, F. (1922): Untersuchungen über den Einfluß der Umgebung auf die Molluskenschale. – Paläont. Z., 4: 120–128; Stuttgart.
- (1938): Über potentielle Skulpturbildung bei *Valvata (Cincinna) piscinalis antiqua* (Sow.). – Arch. Moll., 70: 41–45; Frankfurt.
- HADZISCE, S. (1956 a): II. Beitrag zur Kenntnis der Gastropodenfauna des Ohridsees. – Arch. Hydrobiol., 51: 496–499; Stuttgart.
- (1956 b): III. Beitrag zur Kenntnis der Gastropodenfauna des Ohridsees. – Zbornik na rabotite, Hidrobioloskiot zavod, Ohrid, 4: 57–104. Skopje.
- HADZISCE, S., BURCH, J. B. & PATTERSON, C. M. (1977): The systematic position of *Goceea obridana*. – Malacologia, 16: 139; Ann Arbor.
- HAECKEL, E. (1904): Art Forms in Nature. 100 S.; New York (Dover Publications). – [Reprint 1974]
- HALBFASS, W. (1922): Die Seen der Erde. – A. Petermanns geogr. Mitt., Ergänzt. heft, 185: 1–163; Gotha.
- HAMILTON-ATTWELL, V. L. & VAN EEDEN, J. A. (1971): A preliminary study on the microsculpture of the shell of some freshwater Basommatophora (Mollusca). – Proc. South Afric. Electr. Micr. Soc., 1971: 41–42; Pretoria.
- HAYNES, A. & TAYLOR, B. J. R. (1984): Food finding and food preference in *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. SMITH) (Gastropoda: Prosobranchia). – Arch. Hydrobiol., 100: 479–491; Stuttgart.

- HESSE, P. (1928): Mazedonische Gastropoden, gesammelt von Herrn Prof. Dr. F. Doflein. – Zool. Jb., Allg. Zool., **45**: 1–30; Jena.
- HILGENDORF, F. (1863): Beiträge zur Kenntnis des Süßwasserkalkes von Steinheim. 42 S.; Diss. Univ. Tübingen.
- (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. – Mber. kgl. preuss. Akad., **1866**: 474–504; Berlin.
 - (1877 a): Noch einmal *Planorbis multiformis*. – Z. dt. geol. Ges., **29**: 50–62; Berlin.
 - (1877 b): Neue Forschungen in Steinheim. – Z. dt. geol. Ges., **29**: 448–456; Berlin.
 - (1879): Zur Streitfrage des *Planorbis multiformis*. – Kosmos, **5**: 10–22, 90–99; Leipzig.
- HOFFMANN, E. (1924): Über einen neuen gehäuftten Fund von Schalenmißbildungen bei *Planorbis planorbis* L. – Arch. Moll., **56**: 98–110; Frankfurt.
- HUBENDICK, B. (1950): The effectiveness of passive dispersal in *Hydrobia jenkinsi*. – Zoologiska Bidrag fran Uppsala, **28**: 493–504; Uppsala.
- (1952): On the evolution of the so-called thalassoid molluscs of Lake Tanganyika. – Ark. Zool., Ser. 2, **3**: 319–323; Stockholm.
 - (1955 a): On the genus *Camptoceras* (Moll., Pulmonata). – Ark. Zool., Ser. 2, **7**: 451–457; Stockholm.
 - (1955 b): Phylogenie in the Planorbidae. – Trans. zool. Soc. London, **28**: 453–542; London.
 - (1962): Aspects on the diversity of the fresh-water fauna. – Oikos, **13**: 249–261; Copenhagen.
- HUDLESTON, W. H. (1904): On the Origin of the marine (halolimnic) Fauna of Lake Tanganyika. – Geol. Mag., n. s., **1**: 337–382; London.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): A Treatise on Limnology, 1: Geography, Physics and Chemistry. 1015 S.; New York (Wiley).
- HYATT, A. (1880): The Genesis of the Tertiary species of *Planorbis* at Steinheim. – Anniversary Mem. Boston Soc. nat. Hist., **1880**: 1–114; Boston.
- ILLIES, J. (Hrsg.) (1978): Limnofauna Europaea. 2. Aufl.; Stuttgart (G. Fischer).
- IVLEV, V. S. (1961): Experimental ecology of the feeding of fishes. 302 S.; New Haven/Conn. (Yale University Press).
- JANKOWSKI, B. (1981): Die Geschichte der Sedimentation im Nördlinger Ries und Randecker Maar. – Bochumer geol. geotechn. Arb., **6**: 1–315; Bochum.
- JANZ, H. (1988): Untersuchung über die Zusammensetzung der Bodenfauna von Fallaubtümpeln im Naturpark Schönbuch in Abhängigkeit vom Zersetzungsgrad des Rotbuchenlaubs. 200 S.; Diss. Univ. Tübingen.
- JICKEL, C. F. (1902): Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels im Kampf ums Dasein. – In: Siebenbürg. Verein f. Naturwiss. in Hermannstadt (Hrsg.); Berlin (Friedländer).
- JOHNSTON, M. R. & COHEN, A. S. (1987): Morphological Divergence in endemic Gastropods from Lake Tanganyika: Implications for Models of Species Flock Formation. – Palaios, **2**: 413–425; Tulsa/Öklah.
- JOKINEN, E. H. (1984): Periostreal morphology of Viviparid snail shells. – Trans. Amer. Microsc. Soc., **103**: 312–316; Columbus/Ohio.
- JONES, J. S. (1973): Ecological genetics and natural selection in molluscs. – Science, **182**: 546–552; Washington.
- KAISER, P. (1966): Bau, Entwicklung und Regeneration des Haarkleides von *Trichia hispida* (Linnaeus), zugleich ein Beispiel für eine einfache Musterbildung im Tierreich. – Arch. Moll., **95**: 111–122; Frankfurt.
- KAT, P. W. (1986): Origins of the molluscan faunas of the African great lakes: new evidence. – Amer. malacol. Bull., **4**: 107; Houston.
- KAT, P. W. & DAVIS, G. M. (1983): Speciation in molluscs from Turkana Basin. – Nature, **304**: 660–661; London.
- KAUFFMANN, H. (1912): Abnorme Gehäuse der Posthornschnecke. – Nachr. Bl. dt. malacol. Ges., **44**: 24–30; Frankfurt.
- KAUSHIK, N. K. & HYNES, H. G. N. (1971): The fate of the dead leaves that fall into streams. – Arch. Hydrobiol., **68**: 465–515; Stuttgart.

- KESSEL, E. (1933): Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* MÜLL. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 21: 129–198; Berlin (u. a.).
- KLÄHN, H. (1922): Das Steinheimer Becken. – Z. dt. geol. Ges., 74: 26–161; Berlin.
- KLEMM, D. J. (1975): Studies on the feeding relationships of leeches (Annelida, Hirudinea) as natural associates of molluscs. – Sterkiana, 58: 1–50; Columbus.
- KNIGHT, J. B. (1952): Primitive fossil gastropods and their bearing on gastropod evolution. – Smithsonian misc. Coll., 117: 1–56; Washington.
- KOHZOV, M. (1963): Lake Baikal and its Life. – Monographiae Biologicae, 11, 352 S.; The Hague (Junk).
- KORMOS, T. (1905): Über den Ursprung der Thermenfauna von Püspökfüredö. – Földtani Közlöni, Suppl., 25: 421–450; Budapest.
- KRANZ, W. (1936): Nachtrag zu den Begleitworten zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim. 2. Aufl., IV. Abschn.: Das Steinheimer Becken. 20 S.; Stuttgart (Klett).
- KRANZ, W., BERZ K. C. & BERCKHEIMER F. (1924): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim. 2. Aufl., 142 S.; Stuttgart (Kohlhammer).
- KRAUSE, W. (1969): Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. – Arch. Hydrobiol., Suppl., 35: 202–253; Stuttgart.
- (1981): Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. – Limnologica, 13: 399–418; Berlin.
- KRUEGER, F. (1984): Physik und Evolution – Physikalische Ansätze zu einer Einheit der Naturwissenschaften auf evolutiver Grundlage. 212 S.; Hamburg (Parey).
- KUHN, T. S. (1962): Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen. 3. Aufl., 239 S.; Frankfurt (Suhrkamp).
- LAMARCK, J. (1809): Philosophie zoologique. – Zoologische Philosophie. Herausgeg. v. H. Schmidt. Leipzig.
- LANDE, R. (1976): Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. – Evolution, 30: 314–334; Los Angeles.
- LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. – Arch. Hydrobiol. Suppl., 32: 437–574; Stuttgart.
- LELOUP, E. (1953): Gastropodes. – In: Inst. roy. Sci. natur. Belg.: Exploration hydrobiologique du Lac Tanganika, 3: 1–273; Brüssel.
- LENTILIUS, R. (1711): Eteodromus medico–practicus Anni MDCCIX. – XXIV+1362+54 S. Stuttgartardiae (Impensis Augusti Mezleri).
- LEYDIG, F. (1876): Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. – Arch. Naturgesch., 42: 1–84; Berlin.
- LINDEN, M. GRÄFIN VON (1896): Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuse-schnecken des Meeres. – Z. wiss. Zool., 61: 261–317; Leipzig.
- (1898): Unabhängige Entwicklungsgleichheit bei Schneckengehäusen. – Z. wiss. Zool., 63: 708–728; Leipzig.
- LINDENBERG, H. G. & MENSINK, H. (1979): Multivariate Gruppierungsmethoden in phylogenetisch orientierter Paläontologie (am Beispiel von Gastropoden aus dem Steinheimer Becken). – Berliner geowiss. Abh., A, 15: 30–51; Berlin.
- LINSLEY, R. M. (1977): Some „laws“ of gastropod shell form. – Paleobiology, 3: 196–206; Jacksonville.
- (1978 a): Shell form and the evolution of gastropods. – Amer. Scientist, 66: 532–441; New Haven.
- (1978 b): Locomotion rates and shell form in the Gastropoda. – Malacologia, 17: 193–206; Ann Arbor.
- LINSLEY, R. M., YOCHELSON, E. L. & ROHR, D. M. (1978): A reinterpretation of the mode of life of some Paleozoic frilled gastropods. – Lethaia, 11: 105–112; Oslo.
- LINSLEY, R. M. & KIER, W. M. (1984): The Paragastropoda: a proposal for a new class of paleozoic mollusca. – Malacologia, 25: 241–254; Ann Arbor.
- LISICKY, M. (1972): Was deutet die Planorbiden–Skalarität an? – Biologia, 27: 631–634; Bratislava.

- LOESCHKE, V. (1984): Begrenzte Ähnlichkeit und koevolutionäre Gleichgewichte unter Konkurrenz: Ein Modell. – Verh. Gesellsch. Ökol. Bern 1982, **12**: 461–469; Bern.
- LOUDA, S. M. & MCKAYE, K. R. (1982): Diurnal Movements in populations of the Prosobranch *Lanistes nyassanus* at Cape Maclear, lake Malawi, Afrika. – Malacologia, **23**: 13–21; Ann Arbor.
- LOUDA, S. M., GRAY, W. N., MCKAYE, K. R. & MHONE, O. J. (1983): Distribution of Gastropod genera over a vertical depth gradient at cape Maclear, Lake Malawi. – Veliger, **25**: 387–392; Berkeley.
- LUBOSCH, W. (1920): Das Problem der tierischen Genealogie. Nebst einer Erörterung des genealogischen Zusammenhanges der Steinheimer Schnecken. – Arch. mikrosk. Anat., **94**: 459–499; Bonn.
- LUIB, K. (1984): Untersuchungen zur Biologie von *Valvata piscinalis* (Gastropoda; Valvatiidae) im Bodensee. 95 S.; Dipl. arb. Univ. Tübingen.
- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1967): The Theory of Island Biogeography. 203 S.; Princeton (University Press).
- MACAN, T. T. (1966): Predation by *Salmo trutta* in a moorland fishpond. – Verh. int. Vereinig. theor. angew. Limnol., **16**: 1081–1087; Stuttgart.
- (1977): The influence of predation on the composition of fresh-water animal communities. – Biol. Rev. Cambridge phil. Soc., **52**: 45–70; Cambridge.
- MACKENZIE, C. L. (1960): Interpretation of varices and growth ridges on shells of *Eupleura caudata*. – Ecology, **41**: 783–784; Lancaster.
- MALUSA, J. R. (1985): Attack mode in a predatory gastropod: labial spine length and the method of prey capture in *Acanthina angelica* OLDROYD. – Veliger, **28**: 1–5; Berkeley.
- MARTENS, E. VON (1898): Beschalte Weichthiere Ost-Afrikas. – Deutsch-Ost-Afrika, **4**: 1–308; Berlin.
- MAYR, E. (1982): How to carry out the adaptationist program? – Amer. Naturalist, **121**: 324–334; Chicago.
- MCANNALY, R. D. & MOORE, D. V. (1966): Predation by the leech *Helobdella punctatolineata* upon *Australorbis glabratus* under laboratory conditions. – J. Parasitol., **52**: 196–197; Chicago.
- MEIER-BROOK, C. (1979): The planorbid genus *Gyraulus* in Eurasia. – Malacologia, **18**: 67–72; Ann Arbor.
- (1983): Taxonomic studies on *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). – Malacologia, **24**: 1–113; Ann Arbor.
- MEIER-BROOK, C. & CHONG HWAN KIM (1977): Notes on ciliary feeding in two Korean *Bithynia* species. – Malacologia, **16**: 159–163; Ann Arbor.
- MEINHARDT, H. (1984): Models for positional signalling, the threefold subdivision of segments and the pigmentation pattern of molluscs. – J. Embryol. exper. Morph., **83**, Suppl.: 289–311; London.
- MEINHARDT, H. & KLINGLER, M. (1985): Pattern formation by coupled oscillations: The pigmentation patterns on the shells of molluscs. – Lecture Notes in Biomathematics. (Springer).
- &– (1987): A Model for Pattern Formation on the Shells of Molluscs. – J. theor. Biol., **126**: 63–89; London.
- MENSINK, H. (1967): Zur Entwicklungsgeschichte der tertiären Planorben aus dem Steinheimer Becken in Süddeutschland. 66 S.; Habil. Schrift Univ. Bochum.
- (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). – Palaeontographica, **A**, **183**: 1–63; Stuttgart.
- MERGELSBERG, W. (1980): Die Geologie der tertiären Sedimente im W-Teil des Steinheimer Beckens. 109 S.; Dipl. arb. Univ. Bochum.
- MILLER, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **56**: 385–406. Stuttgart.
- MOOR, B. (1978): Die Embryonalschale von *Theba carthusiana* MÜLLER (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora). Ein Beispiel milieuabhängiger Variation der Schalenform. – Zool. Anz., **201**: 353–363; Jena.
- MOORE, J. E. S. (1898–1899 a): The Molluscs of the great African Lakes. II. The Anatomy of the *Typhobia*, with a Description of the new Genus (*Batanalia*). – Quart. J. Micr. Sci., **41**: 181–204; London.

- (1898–99 b): The Molluscs of the great African Lakes. I. Distribution. – Quart. J. Micr. Sci., 41: 159–180; London.
 - (1901): Further Researches concerning the Molluscs of the great African Lakes. – Proc. zool. Soc., 2: 461–470; London.
- MORTON, J. E. (1949): The ecology and digestive system of the Struthiolariidae (Gastropoda). – Quart. J. Micr. Sci., 92: 1–25; London.
- MÜLLER, E.-D. & FALKNER, G. (1984): *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. SMITH) in Bayern (Prosobranchia: Hydrobiidae). – Heldia, 1: 22–24; München.
- NEUMANN, D. (1962): Die Analyse limitierender Ionenwirkungen bei Meeres- und Süßwassertieren mit Hilfe ökologischer, physiologischer und züchterischer Methoden. – Kieler Meeresforsch., 18: 38–54; Kiel.
- NEUMAYR, M. (1880): Tertiäre Binnenmollusken aus Bosnien und der Hercegovina. – Jb. k. k. geol. Reichsanst., 30: 463–486; Wien.
- NEUMAYR, M. & PAUL, C. M. (1875): Die Congerien- und Paludinen-Schichten Slawoniens und deren Faunen. Ein Beitrag zur Descendenztheorie. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., 7: 111 S.; Wien.
- NICOL, D. (1967): Some characteristics of cold-water marine pelecypods. – J. Paleontol., 41: 1330–1340; Tulsa/Oklah.
- OESER, E. (1974): System, Klassifikation, Evolution – Historische Analyse und Rekonstruktion der wissenschaftstheoretischen Grundlagen der Biologie. 158 S.; Wien & Stuttgart (Braumüller).
- (1976): Wissenschaft und Information. Systematische Grundlagen einer Theorie der Wissenschaftsentwicklung, 1–3. – Wien & München (Oldenbourg).
 - (1983): Die Evolution der Wissenschaftlichen Methode. – In: LORENZ, K. & WUKETITS, M. (Hrsg.): Die Evolution des Denkens: S. 263–299; München (Piper).
- OLDHAM, C. (1931): Some scalariform examples of *Arianta arbustorum* infested by parasitic mites. – Proc. malacol. Soc. London, 19: 240–242; London.
- PAINE, R. T. (1966): Function of labial spines, composition of diet and size of certain marine gastropods. – Veliger, 9: 17–24; Berkeley.
- PALMER, A. R. (1977): Function of shell sculpture in marine gastropods: hydrodynamic destabilization in *Ceratostoma foliatum*. – Science, 197: 1293–1295; Washington.
- PALMER, R. (1984): Species cohesiveness and genetic control of shell color and form in *Thais emarginata* (Prosobranchia, Muricacea): preliminary results. – Malacologia, 25: 477–491; Ann Arbor.
- PAPP, A. (1962): Die systematische Stellung von *Orygoceras* BRUSINA und aberrante Formen von *Gyraulus* aus dem Steinheimer Becken. – Arch. Moll., 91: 203–206; Frankfurt.
- (1963): Das Verhalten neogener Molluskenfaunen bei verschiedenen Salzgehalten. – Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., 10: 35–48; Krefeld.
- PATTERSON, C. M. (1974): Scanning electron microscope studies of the embryonic shell surface sculpture in *Bulinus*. – Malacol. Rev., 7: 45–46; Whitmore Lake.
- PAUL, C. R. C. (1981): The function of the spines in *Murex (Murex) pecten* LIGHTFOOT and related species (Prosobranchia: Muricidae). – J. Conch., 30: 285–294; London.
- PAVLOVIC, P. S. (1911): Beiträge zur Fauna der Tertiärlagerungen in Alt-Serbien. – Ann. Géol. Pénins. Balcan, 6: 580–608; Belgrad.
- PEEL, J. S. (1975): A new Silurian gastropod from Wisconsin and the ecology of uncoiling in Palaeozoic gastropods. – Bull. geol. Soc. Denmark, 24: 211–221.
- PELSENER, P. (1886): Notice sur les mollusques recueillis par M. le Capitaine Storms dans la région du Tanganyika. – Bull. Mus. royal Hist. nat. Belgique, 4: 103–128; Brüssel.
- (1906): Halolimnic Faunas and the Tanganyika Problem. – Report brit. Assoc.: 602.
 - (1920): Les variations et leur herédite chez les Mollusques. – Acad. roy. Belgique, Cl. sci., Mem., 2. Ser., 5; Brüssel.
- PETRBOK, J. (1943): Die Mollusken des Flußgenistes von Nähr-el Mukatta und der Sanddünen bei Haifa-bay (Palästina). – Arch. Moll., 75: 25–27; Frankfurt.
- PIAGET, J. (1974): Biologie und Erkenntnis. Über die Beziehungen zwischen organischen Regulationen und kognitiven Prozessen. – Frankfurt/M. (Fischer).
- PIANKA, E. R. (1970): On „r“ and „k“ selection. – Amer. Naturalist, 104: 592–597; Chicago.

- PILSBRY, H. A. (1934): Review of the Planorbidae of Florida, with notes on other members of the family. – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 86: 29–66; Philadelphia.
- PILSBRY, H. A. & BEQUAERT, J. (1927): The Aquatic Mollusca of the Belgian Congo. With a geographical and ecological account of Congo malacology. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 53: 69–601; New York.
- PIRÉ, L. (1871): Notice sur le *Planorbis complanatus*. – Ann. Soc. malacol. Belg., 6: 23–27.
- PLATE, L. (1919/20): Bemerkungen über die deszendenztheoretische Bewertung der Umwandlungen von *Planorbis multiformis*. – Jenaische Z. Naturwiss. (N. F. 49), 56: 217–224; Jena.
- PÖLLABAUER, C. (1986): Beitrag zur Taxonomie, Biologie und Ökologie mixohaliner polymorpher Neritiden (Archegastropoda, Mollusca). 184 S.; Diss. Univ. Wien.
- POLINSKI, W. (1932): Die reliktdäre Gastropodenfauna des Ochrida-Sees. – Zool. Jb., Syst., 62: 611–666; Jena.
- POLLARD, E. (1975): Differences in shell thickness in adult *Helix pomatia* L. from a number of localities in southern England. – Oecologia, 21: 85; Berlin.
- PRETZMANN, G. (1980): Potamiden aus Griechenland (leg. MALICKY, leg. PRETZMANN). – Ann. naturhist. Mus. Wien, 83: 667–672; Wien.
- (1983): Die Süßwasserkrabben der Mittelmeerinseln und der westmediterranen Länder. – Ann. naturhist. Mus. Wien, 84 B: 369–387; Wien.
 - (1984 a): Zur Verbreitung der Potamiden in der Türkei. – Ann. naturhist. Mus. Wien, 86 B: 257–277; Wien.
 - (1984 b): Potamidenstudien in Norditalien 1983. – Ann. naturhist. Mus. Wien, 86 B: 279–283; Wien.
- PRIGOGINE, I. (1979): Vom Sein zum Werden. 261 S. München, Zürich (Piper).
- RADOMAN, P. (1955): Contribution à la connaissance de la faune malacologique des eaux littorales adjacentes du lac d'Ohrid. – Arch. Sci. biol., Beograd, 7: 105–113; Belgrad. – [Serbisch mit franz. Zus.]
- RADWIN, G. E. & D'ATTILIO, A. (1971): Muricacean supraspecific taxonomy based on the shell and the radula. – The Echo, 4: 55–67; San Diego.
- (1976): Murex Shells of the World. – Stanford/California (Stanford University Press).
- RAUP, D. M. (1966): Geometric analysis of shell coiling: General problems. – J. Paleontol., 40: 1178–1190; Tulsa/Oklah.
- RAUP, D. M. & CHAMBERLAIN, J. A., JR. (1967): Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells. – J. Paleontol., 41: 566–574; Tulsa/Oklah.
- RAUP, D. M. & GRAUS, R. R. (1972): General equations for volume and surface area of a logarithmically coiled shell. – Math. Geol., 4: 307–316; New York.
- REGIUS, K. (1939): Individuelle Variabilität bei *Bithynia tentaculata* L. – Abh. Ber. aus dem Mus. Naturkde. Vorgesch. und dem naturwiss. Ver. Magdeburg, 7: 183–187; Magdeburg.
- (1947): Über ein gehäuftes Vorkommen anormaler Gehäuse von *Planorbis corneus* bei Magdeburg. – Mitt. aus dem Mus. Naturkde. Vorgesch. und dem naturwiss. Arbeitskreis, Magdeburg: 21–31; Magdeburg.
- REIF, W.-E. (1975): Lenkende und limitierende Faktoren in der Evolution. – Acta biotheoretica, 24: 136–162; Dordrecht.
- (1976): Die Erforschung des Steinheimer Beckens. Ein Beitrag zur Geschichte der Erdwissenschaften in Süddeutschland. – In: AKERMANN, M. (Hrsg.): 75 Jahre Heimat- und Altertumsverein Heidenheim 1901–1976: S. 66–85; Heidenheim.
 - (1981): Konzepte und Methoden der Funktionsmorphologie. – In: REIF, W.-E. (Hrsg.): Funktionsmorphologie. Paläontologische Kursbücher, 1. München (Paläontologische Gesellschaft).
 - (1983 a): HILGENDORF's (1863) dissertation on the Steinheim planorbids (Gastropoda; Miocene): The development of a phylogenetic research program for Paleontology. – Paläont. Z., 57: 7–20; Stuttgart.
 - (1983 b): The Steinheim snails (Miocene; Schwäbische Alb) from a Neo-Darwinian point of view: A discussion. – Paläont. Z., 57: 21–26; Stuttgart.
 - (1983 c): Functional morphology and evolutionary ecology. – Paläont. Z., 57: 255–266; Stuttgart.

- (1984): Endemic Evolution of *Gyraulus kleini* in the Steinheim Basin (Planorbid Snails, Miocene, Southern Germany). – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and Evolutionary Cycles: S. 256–295; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
 - (1985 a): Konzepte und Geschichte der Funktionsmorphologie. – Aufs. u. Reden Senckenb. naturforsch. Ges., 35: 107–131. – In: Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie. 224 S.; Frankfurt.
 - (1985 b): Konstruktionsmorphologie als biologisches Arbeitskonzept bei HERMANN WEBER. – Aufs. u. Reden Senckenb. naturforsch. Ges., 35: 133–142. – In: Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie. 224 S.; Frankfurt.
- REIF, W.-E., THOMAS, R. D. K. & FISCHER, M. S. (1985): Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution dedicated to A. SEILACHER in honour of his 60. birthday. – Acta Biotheoretica, 34: 233–248; Dordrecht.
- REIFF, W. (1988): Zur Gleichaltrigkeit der Einschlagkrater (Meteorkrater) Steinheimer Becken und Nördlinger Ries. – Jb. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N. F., 70: 383–397; Stuttgart.
- RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. 206 S.; Berlin (Borntraeger).
- RENSCH, B. (1932): Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. – Z. Morphol. Ökol., 25: 757–807; Berlin, Göttingen & Heidelberg.
- République du Burundi, Ministre de l'Éducation Nationale (1981): Le Lac Tanganyika. 153 S.; Bujumbura (Bureau d'Étude des Programmes de l'Enseignement Secondaire).
- REX, M. A. & BOSS, K. J. (1976): Open coiling in recent gastropods. – Malacologia, 15: 289–297; Ann Arbor.
- RIBBINK, A. J. (1985): The evolution of behaviour and colour in African cichlids: the role of each in species recognition. – S. Afric. J. Sci., 81: 300.
- RICHARDOT-COULET, M. & ALFARO-TEJERA, L. (1985): The life cycle and ecology of the freshwater Planorbidae *Armiger crista* (L.). – J. moll. Stud., 51: 35–51; London.
- RICHARDS, C. S. (1970): Genetics of a molluscan vector of schistosomiasis. – Nature, 227: 806–810; London.
- RIEDL, R. (1985): Die Spaltung des Weltbildes. 333 S.; Berlin & Hamburg (Parey).
- ROBERTSON, R. & MERRILL, A. S. (1963): Abnormal dextral hyperstrophy of post-larval *Heliacus* (Gastropoda: Architectonicidae). – Veliger, 6: 76–79; Berkeley.
- ROBERTSON, R. (1983): Axial shell rib counts as systematic characters in *Epitonium*. – Nautilus, 97: 116–118; Havertown.
- ROBSON, G. C. (1920): On the anatomy of *Paludestrina jenkinsi*. – Ann. Mag. nat. Hist., 5: 425–431; London.
- (1926): Parthenogenesis in the mollusc *Paludestrina jenkinsi*. II. The genetical behaviour, distribution etc., of the keeled form. – Brit. J. exper. Biol., 3: 149–159; Cambridge.
- RODINA, A. G. (1948): Bacteria as food for freshwater molluscs. – Mikrobiologiya, 17: 232–239; Moskau. – [Russisch]
- (1963): Microbiology of detritus in lakes. – Limnology and Oceanography, 8: 388–393; Lawrence/Kansas.
- ROSENTHAL, G. M., NELSON, D. J. & GARDINER, D. A. (1965): Deposition of calcium in snail shell. – Nature, 207: 51; London.
- RUPP, E. (1978): Der Beginn des Frauenstudiums an der Universität Tübingen. – 79 S.; Aus dem Institut für geschichtliche Landeskunde und historische Hilfswissenschaften der Universität Tübingen (Universitätsarchiv Tübingen).
- RUSSEL-HUNTER, W. D. (1961): Life cycles of four freshwater snails in limited populations in Loch Lomond, with a discussion of intraspecific variation. – Proc. zool. Soc. London, 137: 135–171; London.
- SALEUDDIN, A. S. M. (1979): Shell formation in molluscs with special reference to periostacum formation and shell regeneration. – In: SPOEL, S. VAN DER, BRUGGEN, A. C. VAN & LEVER, J.: Pathways in malacology: S. 47–83; Utrecht.

- SANDERS, H. (1968): Marine benthic diversity: A comparative study. — Amer. Naturalist, 102: 243–282; Chicago.
- SARASIN, P. & SARASIN, F. (1898): Die Süßwasser-Mollusken von Celebes. — Mater. Naturgesch. Insel Celebes, 1: 1–103; Wiesbaden (Kreidel).
- SAVAZZI, E. (1985): Adaptive themes in the cardiid bivalves. — N. Jb. Geol. Pal., Abh., 170: 291–321; Stuttgart.
- SCHÄFER, H. (1953 a): Beiträge zur Ernährungsbiologie einheimischer Süßwasserprosobranchier. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 41: 247–264; Berlin (u. a.).
- (1953 b): Untersuchungen zur Ökologie von *Bithynia tentaculata*. — Arch. Moll., 82: 67–70; Frankfurt.
- SCHLESCH, H. (1927): Kommt *Gyraulus gredleri* (BIELZ) nicht mehr lebend in der Lienzer Gegend vor? — Arch. Moll., 59: 61–69; Frankfurt.
- SCHMID, G. (1977): Eine neue Schnecke im Bodensee. (*Potamopyrgus jenkinsi*). — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., 44/45: 358–368; Karlsruhe.
- SCHÜTT, H. & KAVUSAN, G. (1984): Mollusken der miozänen Süßwasserablagerungen in der Umgebung von Harmancik bei Kütahya-Bursa in Nordwestanatolien. — Arch. Moll., 114: 217–229; Frankfurt.
- SCHWETZ, J. & DARTEVELLE, E. (1948): Sur L'Origine des Mollusques Thalassoides du Lac Tanganika. — Mém. Inst. colonial Belge, 16: 1–57; Bruxelles.
- SEILACHER, A. (1970): Arbeitskonzepte zur Konstruktionsmorphologie. — Lethaia, 3: 393–396; Oslo.
- (1972): Divaricate patterns in pelecypod shells. — Lethaia, 5: 325–343; Oslo.
- (1973): Fabricational noise in adaptive morphology. — Syst. Zool., 22: 451–465; Lawrence/Kansas.
- (1984): Constructional morphology of bivalves: Evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. — Palaeontology, 27: 207–237; London.
- (1985): Bivalve morphology and function. — Molluscs — notes for a short course: S. 88–101; University of Tennessee, Dep. Geol. Sciences.
- SHUTO, T. (1974): Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. — Lethaia, 7: 239–256; Oslo.
- SIGNOR, P.W. (1983): Burrowing and the functional significance of ratchet sculpture in turritelliform gastropods. — Malacologia, 23: 313–320; Ann Arbor.
- SMITH, E. A. (1904): Some remarks on the mollusca of Lake Tanganyika. — Proc. malacol. Soc. London, 6: 77–104; London.
- STANKOVIC, S. & RADOMAN, P. (1955): Le peuplement des eaux littorales adjacentes du bassin d'Ohrid. — Arch. Sci. biol., Beograd, 7: 1–20; Belgrad.
- STANKOVIC, S. (1960): The Balkan lake Ohrid and its living world. 357 S.; Den Haag (Junk).
- STANLEY, S. M. (1973): An explanation for Cope's Rule. — Evolution, 27: 1–27; Los Angeles.
- (1981): Infaunal survival: alternative functions of shell ornamentation in the bivalvia (Moll.). — Paleobiology, 7: 384–393; Jacksonville.
- STARMÜHLNER, F. (1952): Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier. — Österr. zool. Z., 3: 546–590; Wien.
- (1957): Ergebnisse der Österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Iran. — Sitz.-ber. österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, 166: 35–494; Wien.
- (1976): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Gastropoden pazifischer Inseln. — Ann. naturhist. Mus. Wien, 80: 473–656; Wien.
- (1984): Results of the Austrian-Indian Hydrobiological Mission 1976 to the Andaman-Islands. IV. The Freshwater Gastropods of the Andaman-Islands. — Ann. naturhist. Mus. Wien, 86 B: 145–204; Wien.
- (1988): Ergebnisse der Österreichisch-Französischen hydrobiologischen Mission 1979 nach Guadeloupe, Dominica und Martinique (Kleine Antillen). — Ann. naturhist. Mus. Wien, 90 B: 221–340; Wien.
- STASEK, C. R. & WILLIAMS, W. (1973): The comparative morphology and evolution of the molluscan mantle edge. — Veliger, 16: 1–19; Berkeley.
- STEARNS, S. C. (1978): Life-history tactics: a review of the ideas. — Quart. Rev. Biol., 51: 3–47; Baltimore.

- STEIN, R. A., KITCHELL, J. F. & KNEZEVIC, B. (1975): Selective predation by carp (*Cyprinus carpio* L.) on benthic molluscs in Skadar Lake, Yugoslavia. — *J. Fish Biol.*, **7**: 391–399; London.
- STEININGER F. & RÖGL, F. (1985): Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. — *In*: DIXON, J. E. & ROBERTSON, A. H. F. (Hrsg.): *The Geological Evolution of the Eastern Mediterranean*. — Special Publication of the Geological Society, **17**. 848 S.; Oxford (Blackwell Scientific Publications).
- STELFOX, A. W. (1968): On the inheritance of scalariformity in *Helix aspersa*. — *J. Conchol.*, **26**: 329–332; London.
- STEUSLOFF, U. (1925): Einige biologische Bemerkungen zu H. KLÄHNS Paläobiologie des Steinheimer Beckens. — *Arch. Moll.*, **57**: 251–263; Frankfurt.
- (1939): *Potamopyrgus crystallinus carinatus* J. T. MARSHALL mit Kalkkielen auf der Schale. — *Arch. Moll.*, **71**: 82–86; Frankfurt.
- STRAUCH, F. (1972): Zur Klimabindung mariner Organismen und ihre geologisch-paläontologische Bedeutung. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **40**: 82–122; Stuttgart.
- TAYLOR, D. W. (1966): A remarkable snail fauna from Coahuila, Mexico. — *Veliger*, **9**: 152–228; Berkeley.
- TAYLOR, D. W. (1974): The Tertiary gastropod *Orygoceras* found living. — *Arch. Moll.*, **104**: 93–96; Frankfurt.
- TCHERNOV, E. (1973): On the Pleistocene Molluscs of the Jordan Valley. — *Israel Acad. Sci. Human.*: 1–50; Jerusalem.
- THOMPSON, D. W. (1917): Über Wachstum und Form. 412 S.; Basel (Birkhäuser). U. S. Army (1962): Waves in inland reservoirs. — *Techn. Mem. Beach Erosion Board*, 132.
- UHL, F. (1926): Die *Valvata*-Formen des Weißensees bei Füssen. — *Arch. Moll.*, **58**: 259–267; Frankfurt.
- VAN DEN BROECK, E. (1872): Considerations sur les deviations scalariformes presentees par les *Planorbis complanatus* de la mare de Magnée. — *Bull. Soc. malacol. Belg.*, **7**: 10–11; Bruxelles.
- VARGA, A. (1975): Az *Anisus spirorbis* (L.) abnormalis peldanyairaol. (Abnorm entwickelte *Anisus spirorbis* (L.) — Exemplare.). — *Soosiana*, **3**: 43–46; Baja.
- VERMEIJ, G. J. (1969): Observations on the shells of some fresh-water neritid gastropods from Hawaii and Guam. — *Micronesica*, **5**: 155–162; Agaña.
- (1971): Gastropod evolution and morphological diversity in relation to shell geometry. — *J. Zool.*, **163**: 15–23; London.
- (1974 a): Adaptation, Versatility and Evolution. — *Syst. Zool.*, **22**: 466–477; Lawrence/Kansas.
- (1974 b): Marine faunal dominance and molluscan shell form. — *Evolution*, **28**: 656–664; Los Angeles.
- (1975): Evolution and distribution of left-handed and planispiral coiling in snails. — *Nature*, **254**: 419–420; London.
- (1976): Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. — *Nature*, **260**: 135–136; London.
- (1977 a): The mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. — *Paleobiology*, **3**: 245–258; Jacksonville.
- (1977 b): Patterns in crab claw size: the geography of crushing. — *Syst. Zool.*, **26**; Lawrence/Kansas.
- (1983 a): Shell-breaking predation through time. — *In*: TEVESZ, M. J. S. & MCCALL, P. L. (Hrsg.): *Biotic Interactions in recent and fossil benthic Communities*: S. 649–669; New York (Plenum).
- (1983 b): Traces and trends of predation, with special reference to bivalved animals. — *Palaeontology*, **26**: 455–465; London.
- VERMEIJ, G. J. & COVICH, A. P. (1978): Coevolution of freshwater gastropods and their predators. — *Amer. Naturalist*, **112**: 833–843; Chicago.
- VINCENT, J. F. V. (1986): Cellular automata: a model for the formation of colour patterns in molluscs. — *J. Moll. Stud.*, **52**: 97–105; London.

- WADDINGTON, C. H. & COWE, R. J. (1969): Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern. – J. theoret. Biol., **25**: 219–225; London.
- WALTER, H. J. (1962): Punctuation of the embryonic shell of Bulininae (Planorbidae) and some other Basommatophora and its possible taxonomic-phylogenetic implications. – Malacologia, **1**: 115–137; Ann Arbor.
- WARWICK, T. (1944): Inheritance of the keel in *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH). – Nature, **154**: 798–799; London.
- (1952): Strains in the mollusc *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH). – Nature, **169**: 551–552; London.
- (1969): Systematics of the genus *Potamopyrgus* (Hydrobiidae) in Europe, and the causation of the keel in this snail. – Malacologia, **9**: 301–302; Ann Arbor.
- WEBER, H. (1958): Konstruktionsmorphologie. – Zool. Jb., Allg. Zool., **68**: 1–112; Jena.
- WENZ, W. (1922): Die Entwicklungsgeschichte der Steinheimer Planorben und ihre Bedeutung für die Deszendenzlehre. – Natur und Museum, **52**: 135–158; Frankfurt.
- (1923): Gastropoda extramarina tertiaria. V. Fossilium Catalogus, I: Animalia **22**. – 314 S.; Berlin (Junk).
- (1942): Die Mollusken des Pliozäns der rumänischen Erdöl-Gebiete als Leitversteinierung für die Aufschluß-Arbeiten. – Senckenbergiana, **24**: 1–293; Frankfurt.
- WILLIAMSON, P. G. (1981): Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. – Nature, **293**: 437–443; London.
- WILLMANN, R. (1981): Evolution, Systematik und stratigraphische Bedeutung der neogenen Süßwassergastropoden von Rhodos und Kos/Ägäis. – Paläontographica, **A**, **174**: 10–235; Stuttgart.
- WILLMANN, R. (1985): Responses of the plio-pleistocene freshwater gastropods of Kos (Greece, Aegean sea) to environmental changes. – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary cycles: S. 295–321. Lecture notes in earth sciences, **1**. Berlin u. a. (Springer).
- WINSLOW, M. L. (1926): The varieties of *Planorbis campanulatus* (SAY). – Univ. Mich. occas. Pap. Mus. Zool., **180**: 1–11.
- WOODRUFF, D. S. (1978): Evolution and adaptive radiation of *Cerion*: a remarkably diverse group of west Indian land snails. – Malacologia, **17**: 223–239; Ann Arbor.
- WOODWARD, S. P. (1859): On some new freshwater shells from Central Africa. – Proc. zool. Soc. London, **1859**: 348; London.
- WRIGHT, D. C. (1987): Non-adaptive change in early land plant evolution. – Paleobiology, **13**: 208–214; Jacksonville.
- WRIGLEY, A. (1946): Observations on the structure of Lamellibranch shells. – Proc. malacol. Soc. London, **27**: 7–19; London.
- (1948): The colour patterns and sculpture of molluscan shells. – Proc. malacol. Soc. London, **27**: 206–217; London.
- YEN, T. C. (1939): Die chinesischen Land- und Süßwasser-Gastropoden des Natur-Museums Senckenberg. – Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., **444**: 1–233; Frankfurt.
- (1946): Late Tertiary freshwater molluscs from southeastern Idaho. – J. Paleontol., **20**: 485–494; Menasha/Wisc.
- YOCHELSON, E. L. (1971): A new late Devonian gastropod and its bearing on problems of open coiling and septation. – Smithsonian Contrib. Paleobiology, **3**: 231–241; Washington.
- YONGE, C. M. (1938): The prosobranchs of Lake Tanganyika. – Nature, **142**: 464–466; London.
- ZHADIN, V. I. (1952): Mollusks of Fresh and Brackish Waters of the U.S.S.R. 358 S.; Moskva & Leningrad (Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR). – [Israel program for Scientific Translations, Jerusalem 1965]

Anschrift des Verfassers:

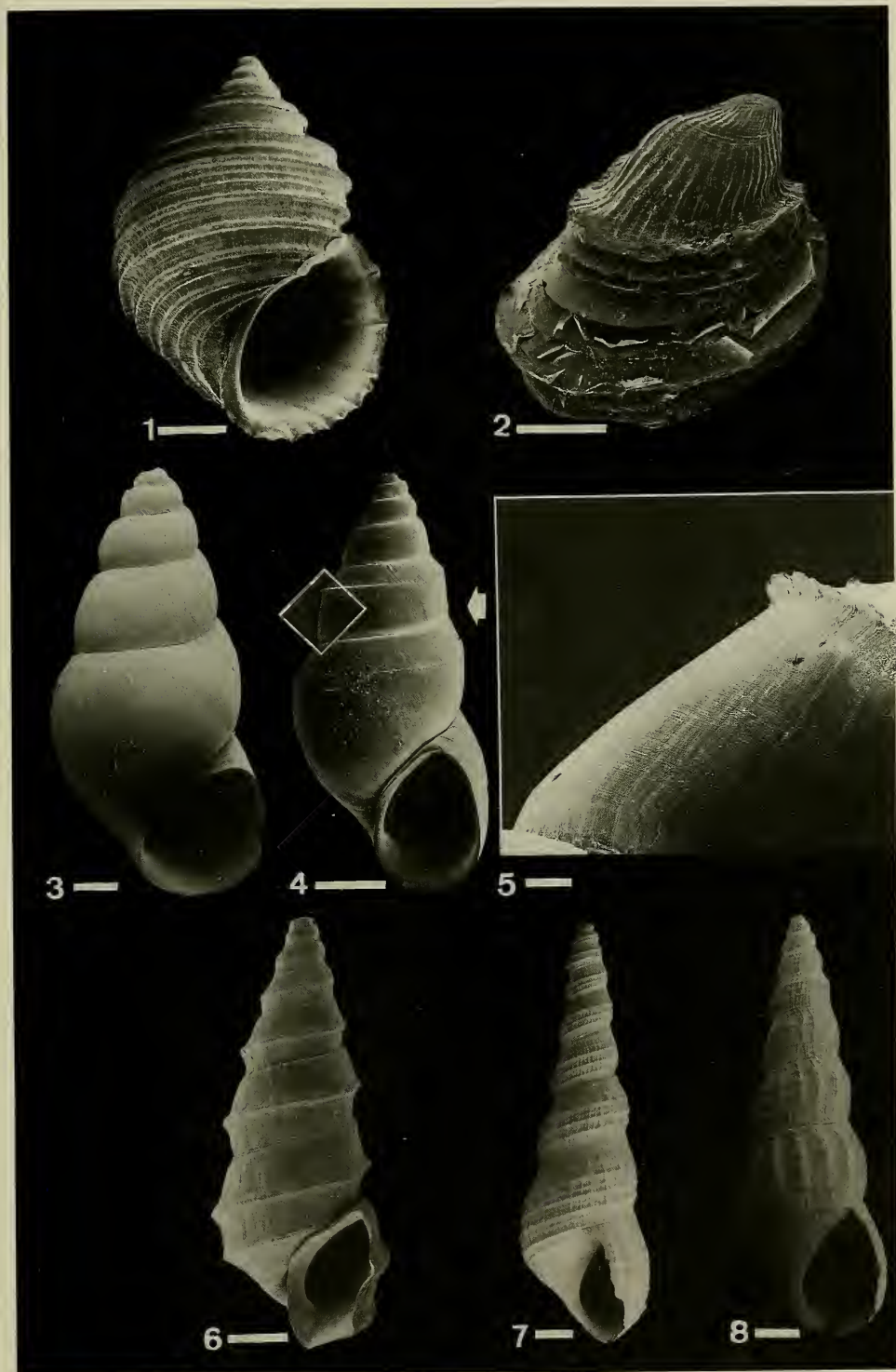
Dr. A. Gorthner, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität, Sigwartstr. 10, D-7400 Tübingen.

Anmerkungen zu Tafel 1–10:

Die Fundorte sind in Kap. 3.2 näher beschrieben. Die Inventarnummern beziehen sich nicht auf Individuen, sondern auf die REM-Objektträger, auf denen sie montiert sind. Alle Spezies sind rezent, außer vom Fundort Steinheim am Albuch/Süddeutschland (Mittelmiozän/Tertiär).

Tafel 1

- Fig. 1. *Ginaia munda* STURANY; Fundort: Ohridsee; Teleoconch; „Wellblechskulptur“ mit pseudomarinem (thalassiformem) Charakter; SMNS/ZI 8634. – Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 2. *Ancylus lapicidus* HUBENDICK; Fundort: Ohridsee; Teleoconch mit starker, kom marginaler Rippenbildung; SMNS/ZI 8628. – Maßstab = 400 μm .
- Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH;
- Fig. 3. Fundort: Bodensee; Teleoconch; glattschalige Normalform der Spezies; SMNS/ZI 8655. – Maßstab = 400 μm .
- Fig. 4. Fundort: (Aquarium); Teleoconch; skulpturiertes Exemplar aus einer Zuchtpopulation (Versuch 4) mit glattschaligen Stammtieren vom Fundort Bodensee, vgl. Fig. 3; vgl. Kap. 4.4.1.6. und 4.4.2.3. SMNS/ZI 8655. – Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 5. Fundort: (Aquarium); Teleoconch; Ausschnitt von Fig. 4 mit sichtbarer Sekundärskulptur; SMNS/ZI 8655. – Maßstab = 100 μm .
- Fig. 6. *Pyrgula annulata* L.; Fundort: Gardasee; Teleoconch, als Beispiel stark ausgeprägter Skulptur einer europäischen Spezies außerhalb des Ohridsees; SMNS/ZI 8653. – Maßstab = 1000 μm .
- Melanoides tuberculata* O. F. MÜLLER;
- Fig. 7. Fundort: Villach; Teleoconch; Individuum mit extremer Longitudinalskulptur; SMNS/ZI 8654. – Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 8. Fundort: Villach; Teleoconch; Individuum mit extremer Kommarginalskulptur; vgl. Fig. 7, vom selben Fundort. SMNS/ZI 8646. – Maßstab = 1000 μm .



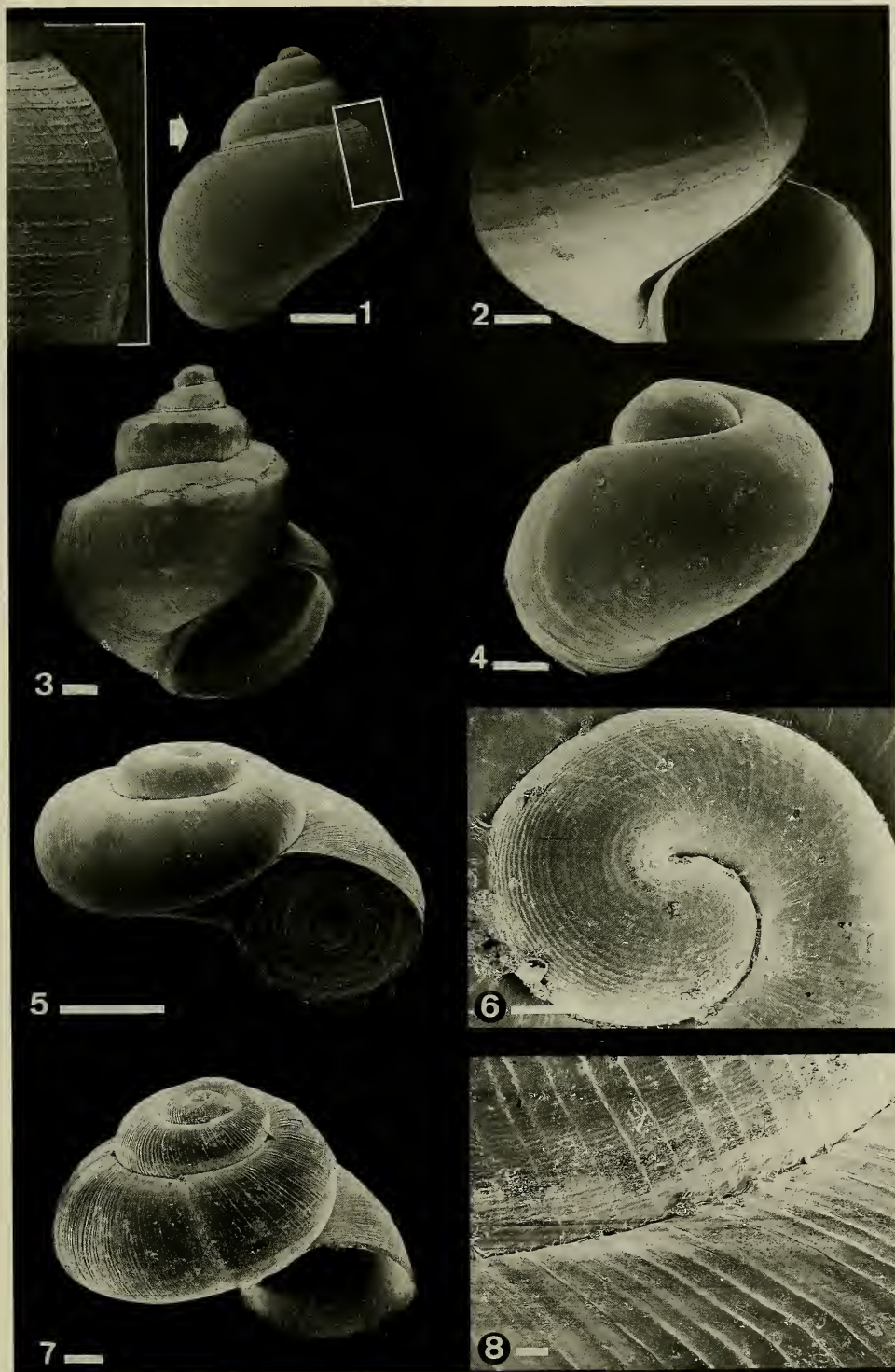
Tafel 2

Bithynia tentaculata L.;

- Fig. 1. Fundort: Hirschau; Teleoconch; feine longitudinale Periostracalskulptur; SMNS/ZI 8653. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 2. Fundort: Alatsee; Teleoconch; ohne Periostracum; im Vergleich zu Fig. 1 stärker entwickelte Skulptur, die auch die Schalenkalksubstanz erfaßt; SMNS/ZI 8656. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 3. Fundort: Magdeburg; Teleoconch; Variation mit treppenartig abgesetzten Windungen aus einer in vielen weiteren Merkmalen stark aberranten Population (vgl. Kap. 4.5.4.); SMNS/ZI 8657. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 4. Fundort: Hirschau; Protoconch; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 200 µm.

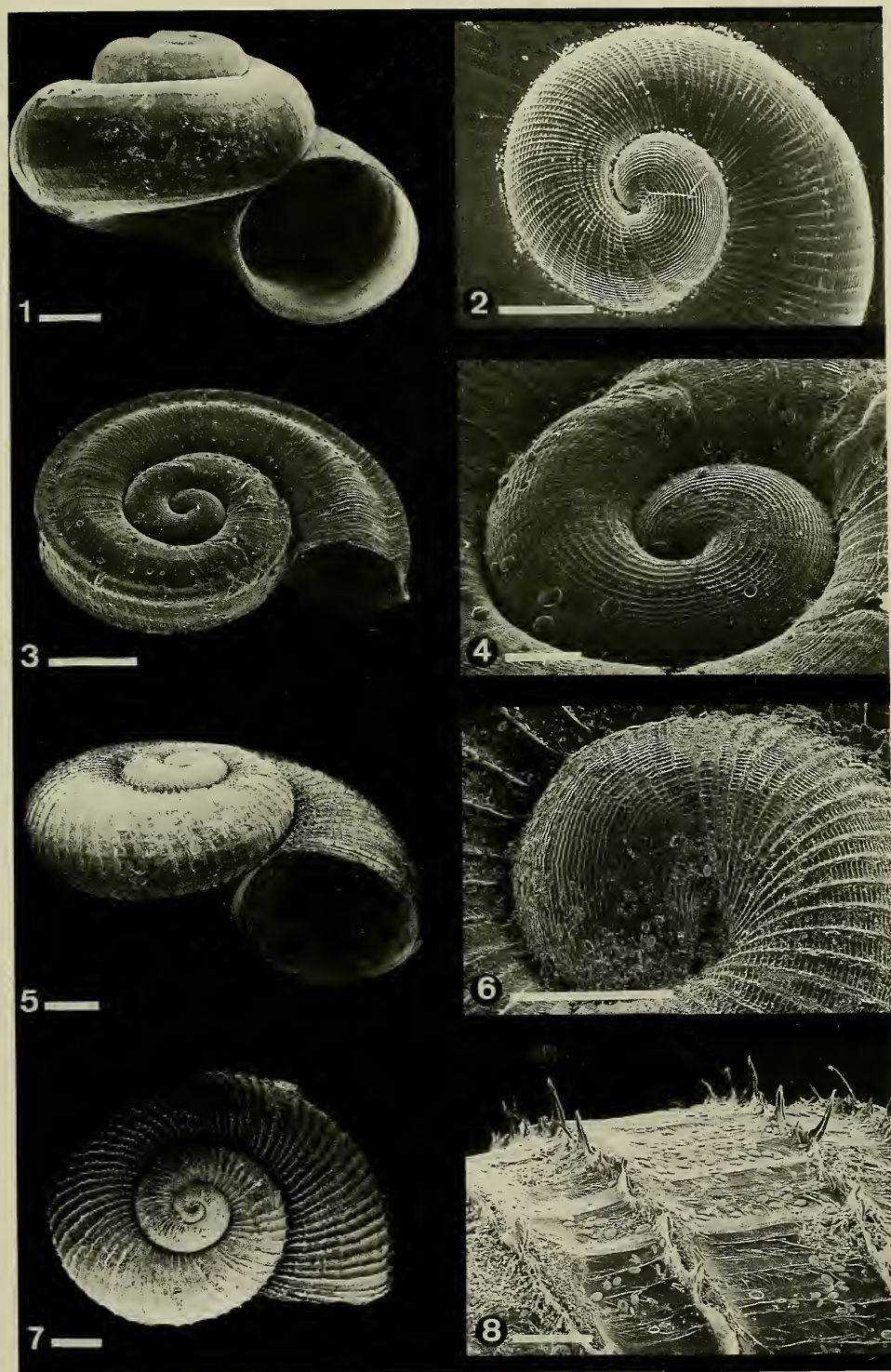
Valvata piscinalis O. F. MÜLLER;

- Fig. 5. Fundort: Bodensee; Teleoconch; feine Wachstumsstreifung der Schale; SMNS/ZI 8645. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 6. Fundort: Bodensee; Protoconch mit dichter, regelmäßiger Longitudinalstreifung, wie sie für Valvatiden im Unterschied zu Planorbiden typisch ist; SMNS/ZI 8645. – Maßstab = 100 µm.
- Fig. 7. Fundort: Wörthersee; Teleoconch; Population mit schwacher Kommarginalskulptur im Vergleich zur fast glatten Normalform (Fig. 5); SMNS/ZI 8649. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 8. Fundort: Wörthersee; Teleoconch (Detail); vgl. Fig. 7; Kommarginal- und sehr feine Longitudinalskulptur. SMNS/ZI 8649. – Maßstab = 40 µm.



Tafel 3

- Fig. 1. *Valvata piscinalis* O. F. MÜLLER; Fundort: Alpsee, 8–14 m Tiefe; Teleoconch; ca. 8 feine longitudinale Leisten als Ansatz von Skulpturbildung einer sonst unskulpturierten Art (vgl. Taf. 2, Fig. 5), vgl. Kap. 4.4.1.6.; SMNS/ZI 8651. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 2. *Valvata stenotrema* POLINSKI; Fundort: Ohridsee; Protoconch; Ontogenie der Skulpturbildung von longitudinaler zu kommarginaler Dominanz; SMNS/ZI 8627. – Maßstab = 200 µm.
- Valvata relicta* POLINSKI; Fundort: Ohridsee;
- Fig. 3. Teleoconch; Wulstbildung führt zu einem tetragonalen Windungsquerschnitt; SMNS/ZI 8632. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 4. Protoconch; SMNS/ZI 8632. – Maßstab = 100 µm.
- Valvata rhabdota* STURANY; Fundort: Ohridsee;
- Fig. 5. Teleoconch; SMNS/ZI 8658. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 6. Protoconch; SMNS/ZI 8629. – Maßstab = 200 µm.
- Fig. 7. Teleoconch; SMNS/ZI 8658. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 8. Teleoconch (Detail); periostracale Schuppenbildung; SMNS/ZI 8629. – Maßstab = 100 µm.



Tafel 4

Planorbarius corneus L.;

- Fig. 1. Fundort: Märchensee; Teleoconch; Juvenilgehäuse mit feiner Longitudinalstreifung; SMNS/ZI 8651. – Maßstab = 1000 μ m.
- Fig. 2. Fundort: Ungarn; Teleoconch; Variation mit Haarbildung als zweiter Skulpturkategorie; SMNS/ZI 8647. – Maßstab = 1000 μ m.
- Fig. 3. Fundort: Tübingen; Protoconch; grubenartige Vertiefungen, in Längsleisten übergehend; SMNS/ZI 8631. – Maßstab = 200 μ m.

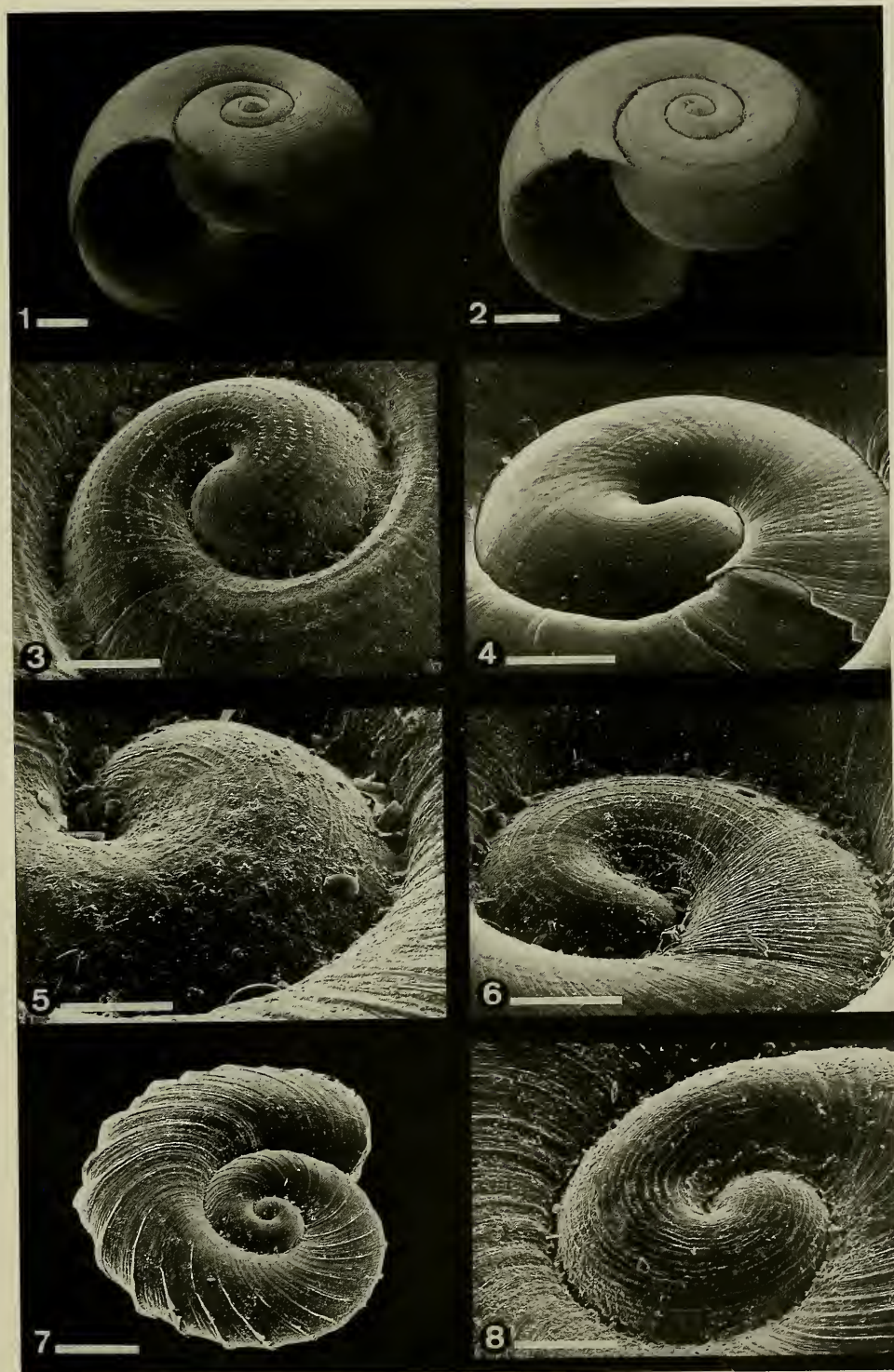
Fig. 4. *Hippeutis complanatus* L.; Fundort: Tübingen; Protoconch; SMNS/ZI 8635. – Maßstab = 100 μ m.

Fig. 5. *Bathyomphalus contortus* L.; Fundort: Hirschau; Protoconch; SMNS/ZI 8633. – Maßstab = 40 μ m.

Fig. 6. *Anisus leucostomus* MILLET; Fundort: Tübingen; Protoconch; SMNS/ZI 8636. – Maßstab = 100 μ m.

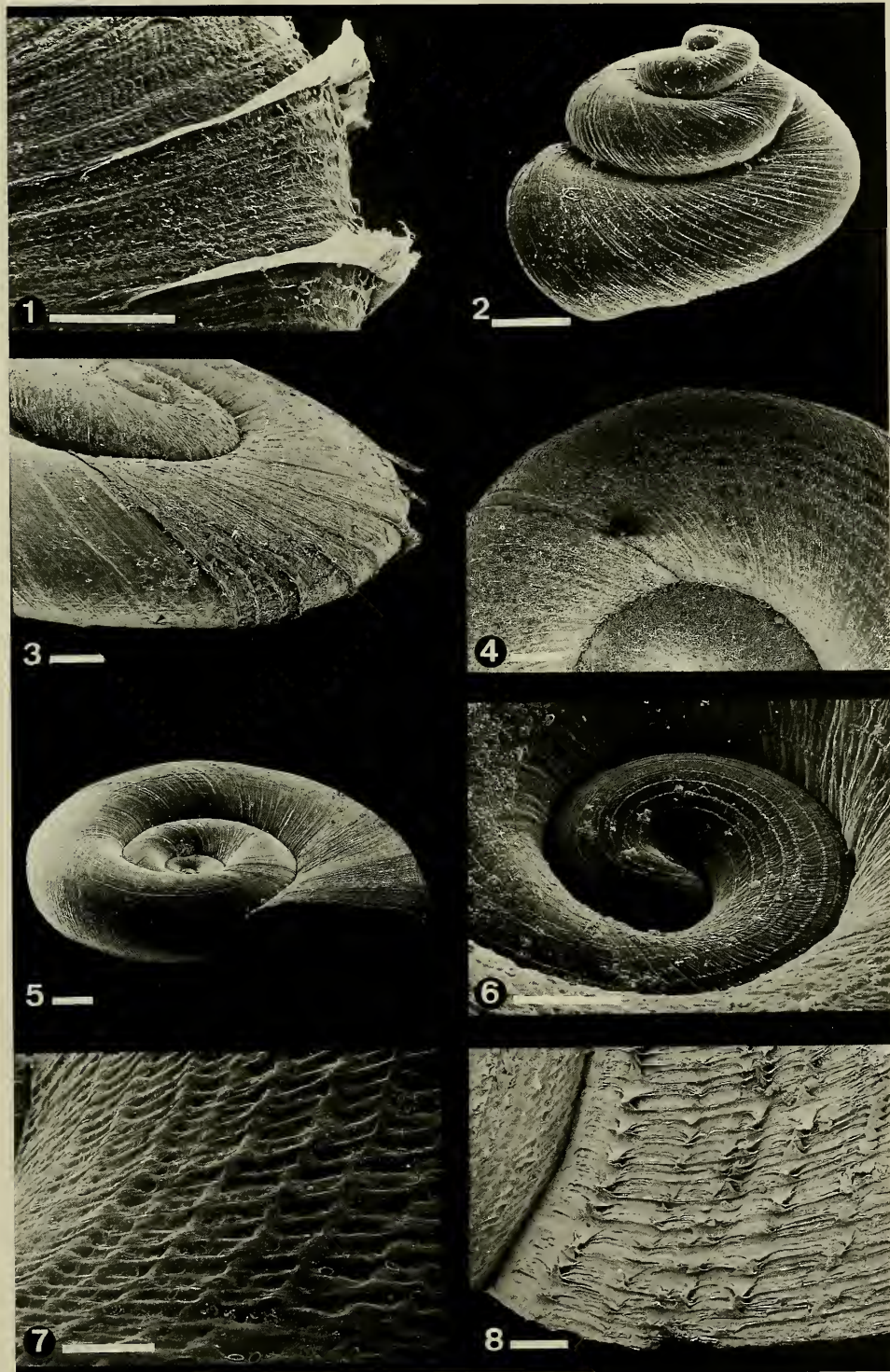
Armiger crista L.; Fundort: Tübingen;

- Fig. 7. Teleoconch; hohe kommarginale Rippen und feine Zwischenrippen; SMNS/ZI 8644. – Maßstab = 400 μ m.
- Fig. 8. Protoconch; im Vergleich zu *Gyraulus* hohe Leistenzahl; SMNS/ZI 8644. – Maßstab = 100 μ m.



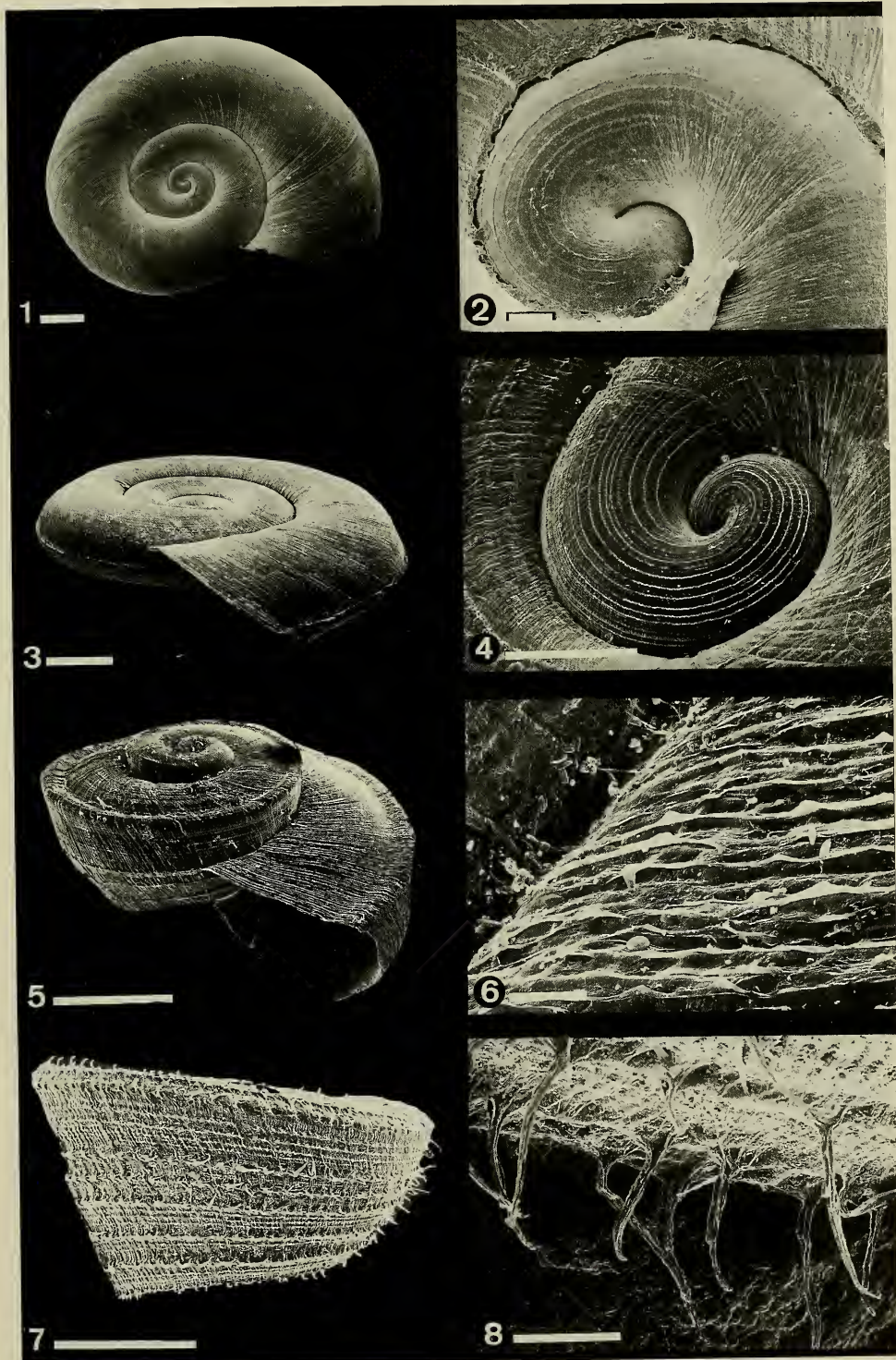
Tafel 5

- Armiger crista* L.; Fundort: Tübingen;
- Fig. 1. Teleoconch (Detail); kommarginale Periostracalrippen; SMNS/ZI 8644. – Maßstab = 100 µm.
- Fig. 2. Teleoconch; Individuum mit extremer Gewinde-Translation (Skalaride); Skulptur reduziert; SMNS/ZI 8651. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 3. Teleoconch; aussetzende Skulpturbildung nach Übernahme aus der Natur in Laborkultur; SMNS/ZI 8644. – Maßstab = 200 µm.
- Gyraulus albus* O. F. MÜLLER;
- Fig. 4. Fundort: Bad Urach; Teleoconch (Detail); jahreszeitliche Skulpturdifferenzierung mit verminderter Ausprägung um die winterliche Wachstumspause; SMNS/ZI 8645. – Maßstab = 200 µm.
- Fig. 5. Fundort: Hirschau; Teleoconch; SMNS/ZI 8646. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 6. Fundort: Kirchentellinsfurt; Protoconch; SMNS/ZI 8646. – Maßstab = 100 µm.
- Fig. 7. Fundort: Kirchentellinsfurt; Teleoconch (Detail); meist anzutreffende ausgewogene Skulpturausprägung beider Richtungen führt zu Gittermuster; SMNS/ZI 8646. – Maßstab = 100 µm.
- Fig. 8. Fundort: Iseosee; Teleoconch (Detail); diese Population zeigt stärkere Skulpturbildung mit Haaren und Laminae; SMNS/ZI 8653. – Maßstab = 200 µm.



Tafel 6

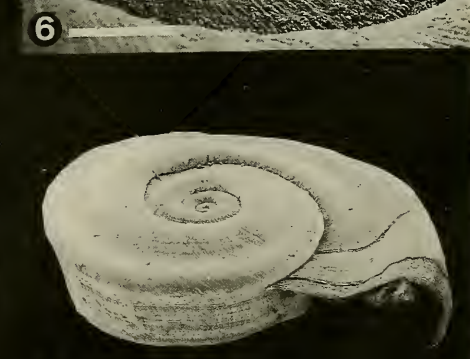
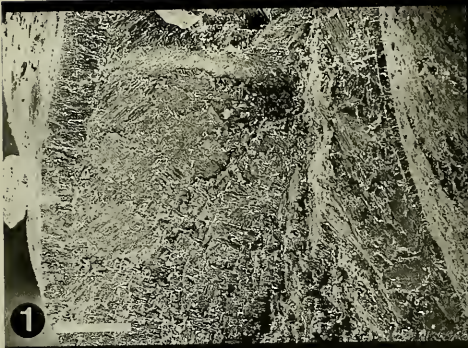
- Gyraulus parvus* SAY; Fundort: Bodensee;
- Fig. 1. Teleoconch; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 2. Protoconch; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 40 µm.
- Fig. 3. *Gyraulus acronicus* FERUSSAC; Fundort: Irrsee; Teleoconch; hoher longitudinaler Periostracalkiel und mit *G. albus* vergleichbare Gitterskulptur; SMNS/ZI 8653. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 4. *Gyraulus trapezoides* POLINSKI; Fundort: Ohridsee; Protoconch; durch Zwischenschaltung vermehrte Leistenzahl; SMNS/ZI 8626. – Maßstab = 200 µm.
- Fig. 5. *Gyraulus lychnidicus* HESSE; Fundort: Ohridsee; Teleoconch; die Suturlinie bewegt sich häufig entlang einer besonders stark hervortretenden Längsskulptur der Vorwindung; SMNS/ZI 8626. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 6. Teleoconch (Detail); periostracale Laminae als Kommarginalskulptur; SMNS/ZI 8626. – Maßstab = 40 µm.
- Fig. 7. *Gyraulus trapezoides* POLINSKI; Fundort: Ohridsee; Teleoconch; seitliche Ansicht zeigt die starke Haarbildung und peristomatische Differenzierung; SMNS/ZI 8626. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 8. *Gyraulus* sp.; Fundort: Ohridsee; Teleoconch (Detail); periostracale Haarbildung; SMNS/ZI 8630. – Maßstab = 100 µm.



Tafel 7

vgl. Kap. 4.4.1.7.

- Fig. 1. *Gyraulus trochiformis* STAHL; Fundort: Steinheim; Struktur der Schale mit mächtig entwickelter Kreuzlamellenschicht; vgl. Kap. 4.2.5.; SMNS/ZI 8639. – Maßstab = 40 μm .
- Fig. 2. *Gyraulus lychnidicus* HESSE; Fundort: Ohridsee; Struktur der Schale mit im Vergleich zu Fig. 1 dünner Kreuzlamellenschicht und damit geringerer Schalendicke; SMNS/ZI 8626. – Maßstab = 20 μm .
- Gyraulus kleini* GOTTSCHICK & WENZ; Fundort: Steinheim;
- Fig. 3. Teleoconch; kleine, skulpturarme Stammform der Evolutionsreihe; SMNS/ZI 8648. – Maßstab = 400 μm .
- Fig. 4. Protoconch mit einer mit rezenten Arten von *Gyraulus* vergleichbaren Skulpturform und Zahl der Elemente; SMNS/ZI 8637. – Maßstab = 100 μm .
- Gyraulus tenuis* HILGENDORF; Fundort: Steinheim;
- Fig. 5. Teleoconch; beginnende Skulpturbildung; SMNS/ZI 8641. – Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 6. Protoconch; SMNS/ZI 8640. – Maßstab = 40 μm .
- Fig. 7. Teleoconch; beginnende Abflachung der Windungen mit quasi tetragonalem Querschnitt; beginnende Wulstbildung an der Suture SMNS/ZI 8649. – Maßstab = 400 μm .
- Fig. 8. *Gyraulus sulcatus* HILGENDORF; Fundort: Steinheim; Teleoconch; abgeleitet von *G. tenuis*; SMNS/ZI 8650. – Maßstab = 1000 μm .



Tafel 8

Gyraulus trochiformis STAHL; Fundort: Steinheim;

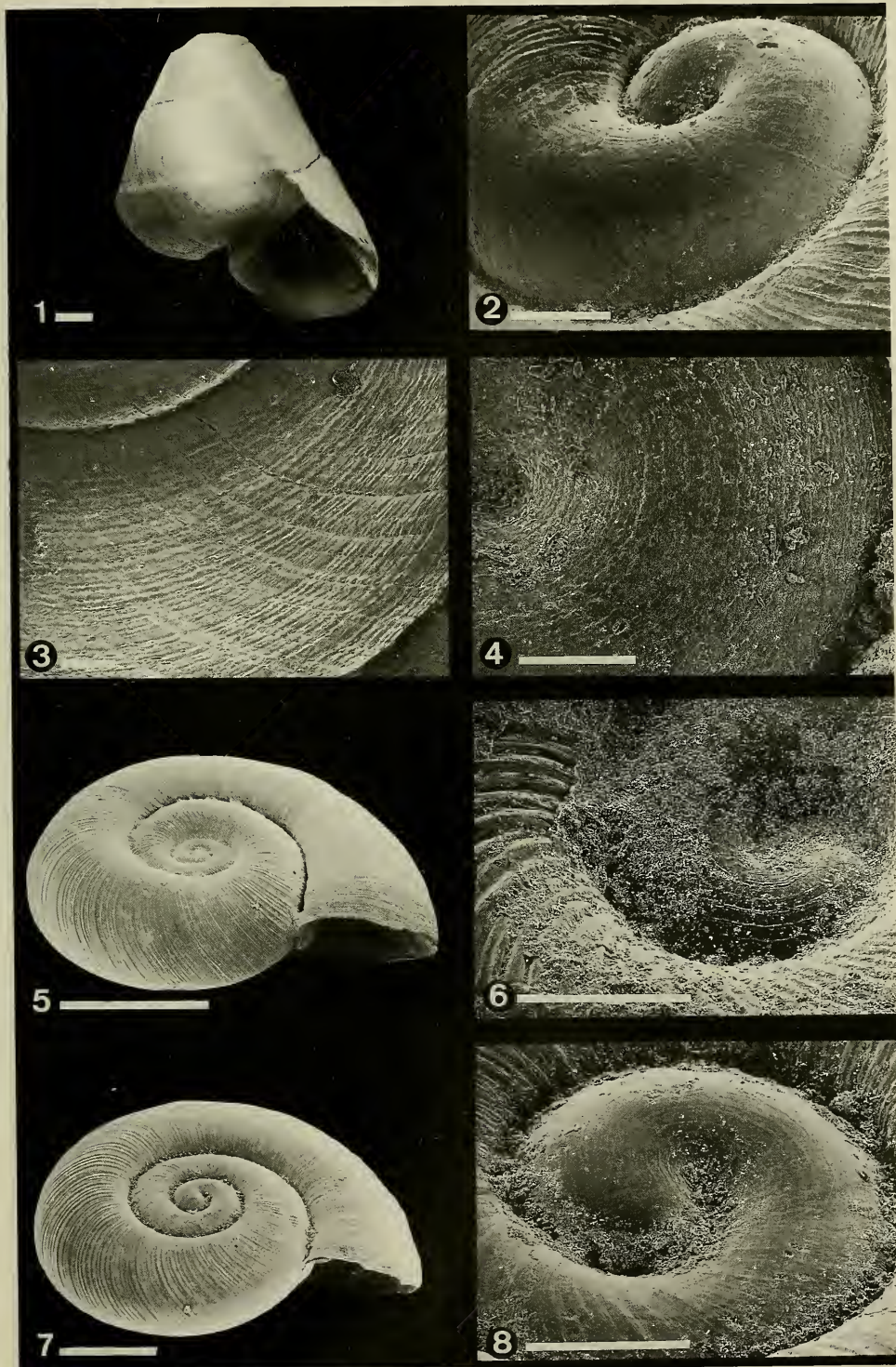
- Fig. 1. Teleoconch; abgeleitet von *G. sulcatus*; SMNS/ZI 8647. – Maßstab = 1000 µm.
 Fig. 2. Protoconch; SMNS/ZI 8639. – Maßstab = 100 µm.
 Fig. 3. Teleoconch (Detail); an den Kreuzungsstellen der Skulpturlinien sind Vertiefungen sichtbar, welche als Bruchstellen von Haaren (vgl. Taf. 6, Fig. 8) zu deuten sind; SMNS/ZI 8639. – Maßstab = 200 µm.
 Fig. 4. Protoconch (Detail); vermehrte Zahl von Streifen ist ein abgeleitetes Merkmal innerhalb der Evolutionsreihe von *Gyraulus „multiformis“* (vgl. *G. kleini*, Taf. 7, Fig. 4) und übersteigt die Variationsbreite rezenter Spezies der Gattung (vgl. Kap. 4.3.4.); SMNS/ZI 8639. – Maßstab = 40 µm.

Gyraulus revertens HILGENDORF; Fundort: Steinheim;

- Fig. 5. Teleoconch; die stärkere Kommarginalskulptur ist ein Unterscheidungskriterium zu *Gyraulus kleini*, der ähnliche Form und Größe besitzt; SMNS/ZI 8642. – Maßstab = 1000 µm.
 Fig. 6. Protoconch; SMNS/ZI 8642. – Maßstab = 100 µm.

Gyraulus crescens HILGENDORF; Fundort: Steinheim;

- Fig. 7. Teleoconch; SMNS/ZI 8643. – Maßstab = 400 µm.
 Fig. 8. Protoconch; SMNS/ZI 8643. – Maßstab = 100 µm.



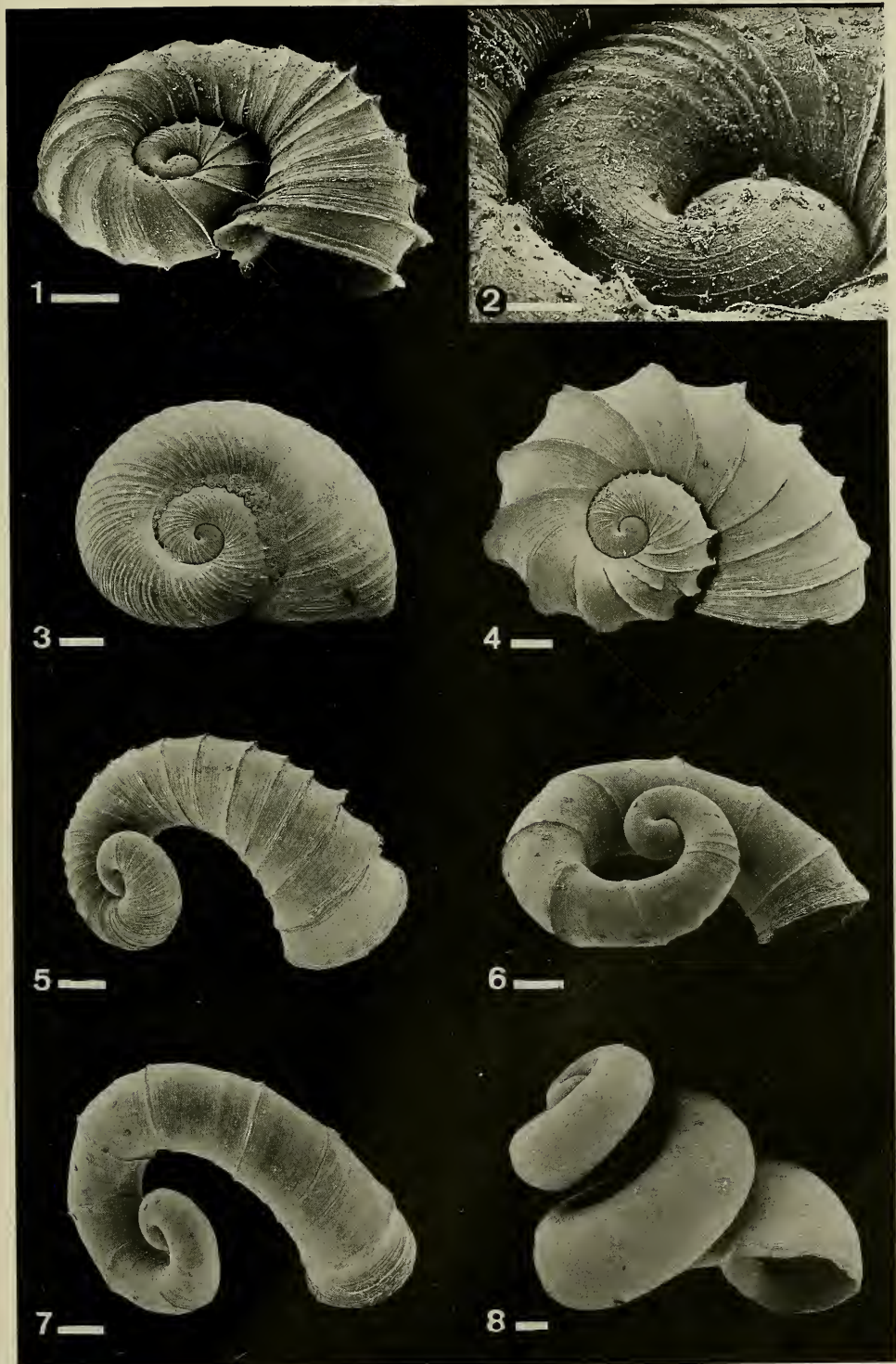
Tafel 9

Gyraulus costatus v. KLEIN; Fundort: Steinheim;

- Fig. 1. Teleoconch; SMNS/ZI 8638. – Maßstab = 200 µm.
 Fig. 2. Protoconch; SMNS/ZI 8638. – Maßstab = 40 µm.
 Fig. 3. Teleoconch; größere Form (var. major HILGENDORF) mit verminderter Skulptur; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 200 µm.

Gyraulus denudatus HILGENDORF; Fundort: Steinheim; Teleoconch;

- Fig. 4. Abgeleitet von *G. costatus*; beginnende Entrollung; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 200 µm.
 Fig. 5. Fortgeschrittene Entrollung und beginnende Skulpturreduktion; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 200 µm.
 Fig. 6. Fortgeschrittene Entrollung und Translation; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 200 µm.
 Fig. 7. Fortgeschrittene Entrollung und Skulpturreduktion (vgl. *Armiger crista*, Taf. 5, Fig. 2); SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 200 µm.
 Fig. 8. Regelmäßiger Skalaride ohne Skulptur; vgl. Kap. 4.5.3.; SMNS/ZI 8652. – Maßstab = 100 µm.



Tafel 10

Murex pecten LIGHTFOOD; vgl. Kap. 4.4.1.5.

- Fig. 1. Habitus – ca. x0,7.
- Fig. 2. Perspektive auf die Spitze des Siphos, d. h. die Bewegungsrichtung des Tieres; Spitzen der Dornen liegen annähernd in einer basalen Ebene; dadurch entsteht „Käfigbildung“; Enden der Dornen sind senkrecht zur Sedimentoberfläche orientiert, nicht waagrecht, wie es eine Auslegerfunktion erwarten ließe.
- Fig. 3. Perspektive auf den Apex; Periodik der Dornenbildung im Winkel von 110°; homologe Dornen liegen auf einer Spirale.
- Fig. 4. Blick auf die Apertur nahe der Sutur; Pfeil: Übergänge zwischen Laminae-, Rippen- und Dornbildung („Dorn“ Nr. 0–a–0).
- Fig. 5. Schuppenartige Laminae zwischen den Rippen, bei seitlicher Ansicht des Gehäuses.
- Fig. 6. Pfeil: Ceratus oder Knackzahn, entstanden aus verschmolzenen Zwischenrippen. Nach der Dornbildung erfolgt ein Vorbau des Gehäuses von ca. 5° (bzw. 4 mm bei diesem Individuum), der in einem gezähnten Mündungsrand ein zeitliches Ruhestadium erreicht. Aus den Nähten der Dornen gehen Kiele hervor, die in den Zahnzwischenräumen in einem rötlichen Pigmentfleck enden. Kürzere Dornen sind stärker nach unten geneigt.
- Fig. 7. Muster der Dornbildung in Abschnitt I (vgl. Abb. 36); große Dornen besitzen kleine Nachbarn; hierarchische Größendifferenzierung durch laterale Inhibition als universelles Bauprinzip bei Mollusken (vgl. Abb. 15); Stärke der Pigmenteinlagerungen am Rand ist mit Dorngröße korreliert.

