

S937
NH

© Biodiversity Heritage Library, <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.zobodat.at

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

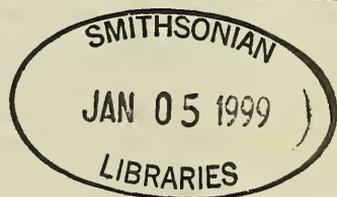
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 259	51 S., 12 Taf., 8 Abb., 6 Tab.	Stuttgart, 27. 2. 1998
----------------------------	--------	---------	--------------------------------	------------------------

Gastropoden der *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens (Miozän, Süddeutschland)

Gastropods of the *kleini* layers of the Steinheim Basin
(Miocene, southern Germany)

Von Imme Finger, Hamburg

Mit 12 Tafeln, 8 Abbildungen und 6 Tabellen



Abstract

Gastropods have been investigated in sediment samples from the *kleini* layers of the Steinheim Basin. Particular attention was paid on the characterization of *Gyraulus kleini* GOTTSCHICK & WENZ 1916 (Gastropoda: Planorbidae), whose position as founder species of the famous planorbid evolutionary trees has been under discussion since HILGENDORF (1867).

To characterize *G. kleini*, more than 300 shells were analyzed by scanning electron microscopy. Beside the morphology of the teleoconch, in particular the characters of the protoconch were measured and statistically analyzed. The results show that only one *Gyraulus* species inhabited the lake during the sedimentation period referred to in the present study. Thus *G. kleini* may well be the founder species of the evolutionary trees of planorbids in the Steinheim Basin. However, further investigations in higher strata are necessary to back up this conclusion.

All other limnic and terrestrial gastropods contained in the samples were studied taxonomically. Abundances and species numbers in samples from the various horizons were tabled and subjected to statistical treatment.

Relative uniformity was the typical pattern among all strata. Significant differences only exist between a few of them, likely reasons for these differences are discussed.

Zusammenfassung

Sedimentproben aus den *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens wurden auf ihre Gastropodenführung untersucht. Besondere Aufmerksamkeit fand die Charakterisierung von *Gyraulus kleini* GOTTSCHICK & WENZ 1916 (Gastropoda: Planorbidae), dessen evolutive Stellung als Gründerart der berühmten Planorbiden-Stammbäume seit HILGENDORF (1867) diskutiert wird.

Zur Kennzeichnung von *G. kleini* wurden über 300 Gehäuse rasterelektronenmikroskopisch analysiert. Neben der Morphologie des Teleoconchs wurden vor allem Merkmale des Protoconchs ermittelt und statistisch ausgewertet. Während des betrachteten Ablagerungszeitraums hat nur eine Gyraulen-Art den See bewohnt. Die Untersuchungsergebnisse deuten

darauf hin, daß *G. kleini* die Gründerart der Gastropoden-Stammbäume ist, wenngleich weitere Untersuchungen der stratigraphisch folgenden Schichten erforderlich sind, um dies zu bestätigen.

Die ferner in den Proben enthaltenen sonstigen limnischen sowie terrestrischen Gastropoden wurden taxonomisch bearbeitet, Individuen- und Artenzahlen der einzelnen Horizont-Proben tabellarisch aufgelistet sowie statistisch analysiert.

Das Material ist über alle Schichten durch relative Gleichförmigkeit gekennzeichnet. Signifikante Unterschiede bestehen nur zwischen wenigen Horizont-Proben; mögliche Ursachen für diese Differenzen werden diskutiert.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Material und Methoden	4
2.1. Material	4
2.2. Methoden	6
3. Ergebnisse	7
3.1. Erhaltungszustand	7
3.2. Gastropoden-Gruppen	7
3.3. <i>Gyraulus kleini</i>	9
3.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich	14
3.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich	18
4. Diskussion	26
4.1. Erhaltungszustand	26
4.2. Gastropoden-Gruppen	26
4.3. <i>Gyraulus kleini</i>	27
4.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich	28
4.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich	28
5. Literatur	29
Tafeln	32

1. Einleitung

Das Steinheimer Becken befindet sich rd. 70 km östlich von Stuttgart. Zunächst führte man seine Entstehung auf die Einwirkung endogener Kräfte zurück (QUENSTEDT 1866; FRAAS 1900, 1914; BRANCO & FRAAS 1905; KRANZ 1914, 1937; KLÄHN 1922, 1923; BENTZ 1923, 1925; KRANZ et al. 1924 u. a. m.). In späteren Untersuchungen wurde die Hypothese vertreten, daß sich die Trichterstruktur durch einen Meteoriteneinschlag bildete (ROHLEDER 1933; STUTZER 1936; DIETZ 1959; GROSCHOFF & REIFF ab 1966; ENGELHARDT et al. 1967; REIFF 1977 u. a. m.). Es wird angenommen, daß die Aussprengung des Steinheimer Beckens zeitgleich mit der des Nördlinger Rieses erfolgte, für welches der Einschlagszeitpunkt des Meteoriten radiometrisch auf $14,8 \pm 0,7$ Millionen Jahre datiert wurde (GENTNER et al. 1963).

Nach dem Einschlag des Meteoriten bildete sich im Trichterbereich ein See, welcher aufgrund seiner isolierten Lage ein hydrologisch geschlossenes System darstellte (REIFF, 1988).

Bohrungen gaben Aufschluß über die Lagerungsverhältnisse (GROSCHOFF & REIFF 1966 a–b, 1969, 1970, 1971; REIFF 1977): Nachgewiesen ist eine Schichtenfolge von liegendem Weiß-Jura, abgedeckt von der sog. „Primären Beckenbreccie“ (d. h. der Rückfall-Breccie des Impacts) und darauf folgenden, bis zu 40 m mächtigen tertiären See-Ablagerungen sowie quartären Horizonten im Hangenden.

Die miozänen Schichten sind gekennzeichnet durch ausgesprochen hohe Fossil-

inhalte. Neben anderen taxonomischen Gruppen haben insbesondere die Gastropoden, unter ihnen vor allem die dominante, durch Formenmannigfaltigkeit und Ausbildung endemischer Spezies hervortretende Familie Planorbidae, Aufmerksamkeit erregt.

Erste detaillierte Untersuchungen der stratigraphischen Abfolge der Planorbiden veranlaßten HILGENDORF (1867) zur Aufstellung eines Stammbaums von *Planorbis multiformis*, welcher, nur 8 Jahre nach dem Erscheinen von DARWINS Deszendenz-Theorie (DARWIN 1859), einen ersten paläontologischen Beleg für evolutive Entwicklungen gab. HILGENDORFS Stammbaum weist eine Hauptreihe mit großen, meist häufig auftretenden Formen sowie zwei Nebenreihen mit kleinen, selteneren Gastropoden auf. Eine Nebenreihe zweigt vom Hauptast ab, während die zweite eine direkte Verbindung zu der Gründerart hat, welche als *Planorbis multiformis aequumbilicatus* HILGENDORF bezeichnet wurde. HILGENDORF ging also von monophyletischer Entwicklung aus, modifizierte seine Darstellung jedoch später dergestalt, daß er den Platz für die Ausgangsform freiließ (HILGENDORF 1877, 1879).

Folgende Untersuchungen bestätigten in weiten Bereichen die zitierten Befunde, gehen jedoch von polyphyletischer Abstammung aus. So stellte HYATT (1880) 4 Stammbäume auf, als deren Gründer 4 Varietäten des *Planorbis levis* v. KLEIN genannt wurden; erneute detaillierte Bearbeitungen der Steinheimer Planorbiden erfolgten seit 1911 durch GOTTSCHICK und WENZ. Als Ursprungsart für die Gastropoden-Reihen wurde *Gyraulus multiformis kleini* GOTTSCHICK & WENZ, aufgespalten in drei lückenlos ineinander übergehende Varietäten – *applanatus*, *dealbatus* und *kleini* –, angesehen, welche als einzige Formen der Gyraulen-Stammbäume auch außerhalb des Steinheimer Beckens verbreitet waren (GOTTSCHICK 1919/20, 1920 d, 1925; GOTTSCHICK & WENZ 1916 c). Von diesen leiteten die Bearbeiter zunächst *G. steinheimensis* mit ebenfalls drei Morphotypen ab, aus denen sich in der Folge die eigentlichen Reihen entwickelt haben sollen (GOTTSCHICK 1919/20; WENZ 1922 a).

Rund 40 Jahre später bearbeitete MENSINK (1967, 1984) die Planorbiden der Hauptreihe mit Hilfe biometrischer Methoden. Als Ursprungsart nannte er *Gyraulus kleini*, der sich in *G. steinheimensis* und *G. sulcatus* umgestaltete. Aufgrund umfangreicher Messungen der Schalenmorphologie konnte er belegen, daß zwischen den Gyraulen ein genetischer Zusammenhang besteht.

Neuere Befunde der Protoconch-Mikroskulpturen, die mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops (REM) gewonnen wurden, untermauerten MENSINKS Resultate, indem auf den Embryonalgehäusen der Arten der Hauptreihe eine sich in stratigraphischer Abfolge ändernde Anzahl von Spiralstreifen nachgewiesen wurde (GORTHNER 1992). Analysen von NÜTZEL & BANDEL (1993) der in den Nebenreihen enthaltenen Gastropoden führten zur Einteilung der Gyraulen in 3 morphologische Gruppen und stellten damit wiederum die Monophylie-Hypothese in Frage.

Ziel vorliegender Untersuchung war, durch detaillierte Erfassung der in den stratigraphisch ältesten lakustrinen Ablagerungen enthaltenen Planorbiden eine genaue Charakterisierung der Gründerart(en) vorzunehmen, um die Frage nach mono- bzw. polyphyletischem Ursprung der einzelnen Entwicklungslinien zu klären. Berücksichtigt wurden neben den Gyraulen auch die sonstigen limnischen und terrestrischen Gastropoden, um auf diese Weise zu einer genaueren Charakterisierung der durch die Beprobung erfaßten Schichten zu gelangen.

Dank

Mein Dank gilt vor allem Herrn Prof. Dr. K. Bandel (Hamburg) für die Überlassung des Themas zu meiner Diplom-Arbeit sowie ständige Diskussionsbereitschaft während der Fertigstellung, ferner für die Veranlassung der finanziellen Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Projekt Nr. He 873/2-1). Den Herren Dr. H. Janz und Dr. E. P. J. Heizmann (Stuttgart) danke ich für die herzliche Betreuung und Einführung in die Aufgabenstellung während meines Aufenthalts in Stuttgart. Herr Dr. B. Hausdorf (Hamburg) hat durch seine freundliche Hilfestellung bei der Bestimmung der terrestrischen Gastropoden zum Gelingen der Arbeit beigetragen. Für die Unterstützung in der statistischen Aufarbeitung des Datenmaterials bin ich Herrn Dr. U. Damm (Hamburg) zu Dank verpflichtet. Den Herren cand. geol. A. Kunz (Hamburg) und Prof. Dr. W. Arntz (Bremerhaven) danke ich für wertvolle Diskussionsbeiträge sowie kritische Durchsicht des Manuskripts.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Die der Arbeit zugrunde liegenden Proben entstammen den *kleini*-Schichten am Westrand des Steinheimer Beckens, dem Vorderen Grot (zur Verbreitung und Mächtigkeit der *kleini*-Schichten vgl. HILGENDORF 1867; GOTTSCHICK 1911, 1919/20; KRANZ 1914; GOTTSCHICK & WENZ 1919; MERGELSBERG 1980; BAHRIG et al. 1986). Im November 1994 wurden drei Schurfe (Ga, Gb, Gc), im April 1995 vier weitere (Gd, Ge, Gf, Gg) angelegt (Abb. 1 und 2), welche insgesamt 45 Horizont-Proben umfassen.

Leitung der Grabungen, Profilbeschreibungen und Entnahme der Sedimentproben erfolgten durch Dr. E. P. J. Heizmann und Dr. H. Janz (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart).

Aufgrund der lithologischen Ähnlichkeiten – überwiegend liegen schluffige und sandige Kalke vor – wird auf detaillierte Profilangaben verzichtet, zumal eine Korrelation einzelner Horizonte nicht durchführbar ist (vgl. FINGER 1996; JANZ 1997). Die Lage der Schurfe sowie die Anzahl und Entnahmetiefe der Sedimentproben werden nachstehend aufgeführt:

- Ga: Vorderer Grot, Feld Fink, 543,14 m ü. NN; Koordinaten: 3577499 (R), 5394317 (H); 7 Horizont-Proben aus 2–3,5 m u. G.;
- Gb: Vorderer Grot, Feld Fink, 550,49 m ü. NN; Koordinaten: 3577415 (R), 5394316 (H); 10 Horizont-Proben aus 1,8–4 m u. G.;
- Gc: Vorderer Grot, Feld Mack, 565,70 m ü. NN; Koordinaten: 3577325 (R), 5394300 (H); 4 Horizont-Proben aus 2,7–3,7 m u. G.;
- Gd: Vorderer Grot, Feld Buck, 536,98 m ü. NN; Koordinaten: 3577570 (R), 5394673 (H); 4 Horizont-Proben aus 2,8–4,3 m u. G.;
- Ge: Vorderer Grot, Feld Dumberger, 551,33 m ü. NN; Koordinaten: 3577449 (R), 5394614 (H); 8 Horizont-Proben aus 0,9–3,7 m u. G.;
- Gf: Vorderer Grot, Feld Unger, 563,82 m ü. NN; Koordinaten: 3577358 (R), 5394586 (H); 7 Horizont-Proben aus 0,4–4,2 m u. G.;
- Gg: Vorderer Grot, Feld Vogel, 574,79 m ü. NN; Koordinaten: 3577276 (R), 5394551 (H); 5 Horizont-Proben aus 1,5–3,9 m u. G.

Je Horizont-Probe wurde mindestens 1 kg Sediment entnommen. Das Probenmaterial (Belegexemplare mit den Nummern SMNS 62995-63033, ausgelesene Fossilien sowie Sedimentreste) wird im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart, aufbewahrt.

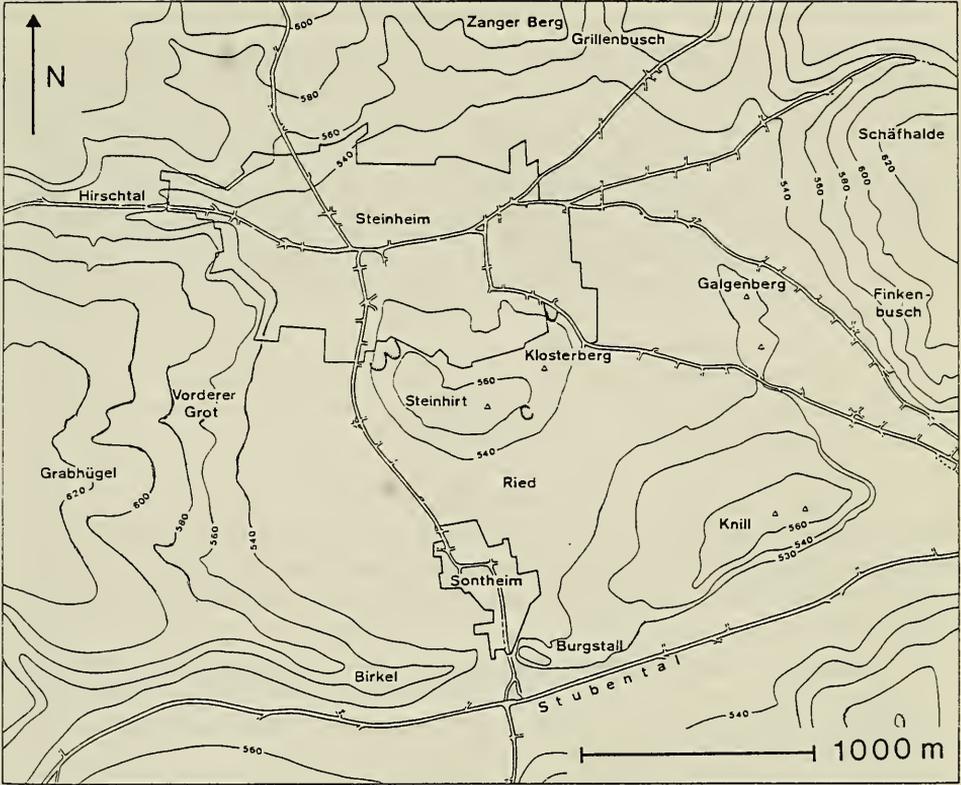


Abb. 1. Geographische Karte des Steinheimer Beckens (modifiziert nach MENSINK 1984).

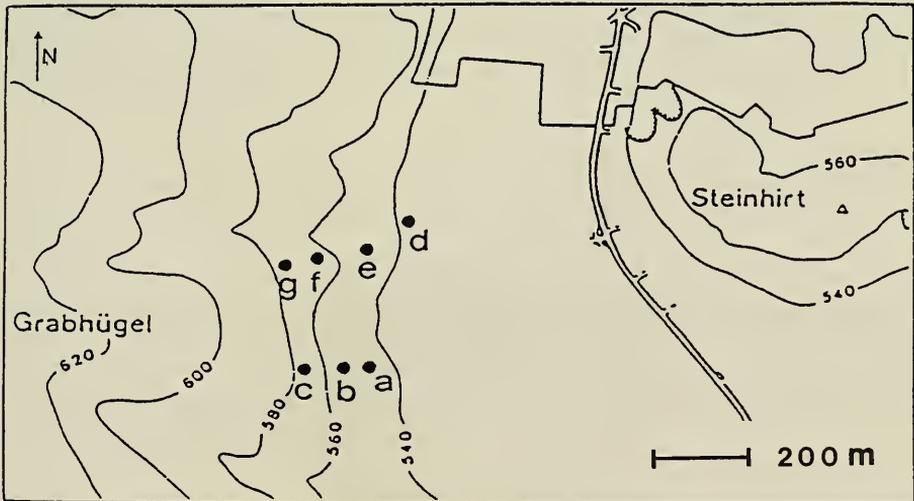


Abb. 2. Lage der Schurfe (Ausschnitt aus Abb. 1) (modifiziert nach FINGER 1996).

2.2. Methoden

Die Aufbereitung der Sedimentproben erfolgte im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart. Das Material wurde zunächst getrocknet und anschließend mit Wasser durch Netze verschiedener Maschenweiten (0,2 mm, 0,5 mm, 2 mm) geschlämmt. Für die Bearbeitung der Gastropoden diente vornehmlich die mittlere Fraktion. Mit Ausnahme der Horizont-Proben Ge 1 bis 6 sowie Gf 1 und 2, aus denen die Gyraulen aufgrund des massenhaften Auftretens nur qualitativ selektiert wurden, fand eine quantitative Auslese der Fossilien – insbesondere der Gastropoden, Ostracoden, Vertebraten-Reste und Characeen-Oogonien – mittels des Binokulars statt.

Aus den einzelnen Horizont-Proben wurden, soweit vorhanden, jeweils mehrere Gyraulenschalen separiert. Kriterien dafür waren morphologisches Erscheinungsbild (Normaltyp, d. h. dominierende Schalenform, sowie hiervon abweichende Exemplare) und Erhaltungszustand. Um anhaftende Sedimentreste zu entfernen, wurden die Schalen 1–2 Tage in Alkohol gelegt und anschließend im Ultraschallbad so gut wie möglich gereinigt. Die Untersuchung der Gehäuse erfolgte mit dem REM; zur photographischen Dokumentation diente ein Schwarzweiß-Negativfilm.

Auf der Basis des Photomaterials wurde die Vermessung der Schalen sowie die Aufnahme der Skulpturelemente vorgenommen. Die berücksichtigten Parameter waren (Abb. 3):

- Durchmesser des Gehäuses bei n Umgängen, wobei als Windungsnullpunkt die Mitte des Apex' festgelegt wurde,
- Anzahl der Windungen bis zum Einsetzen von Anwachsstreifen,
- Anzahl der Windungen bis zum Ende der Spiralstreifung,
- Durchmesser der ersten Windung,
- Breite (B) des Schalenanfangsteils (schraffierter Bereich),
- Anzahl der Spiralstreifen im Schalenanfangsteil, im Bereich von 0,5–0,75 Windungen und am Ende der Streifung.

Anzumerken ist, daß nicht bei jeder Schale alle angeführten Merkmale erfaßt wurden bzw. erfaßt werden konnten. Dies ist darauf zurückzuführen, daß zum einen nicht alle 311 der mit dem REM untersuchten Gehäuse photographisch dokumen-

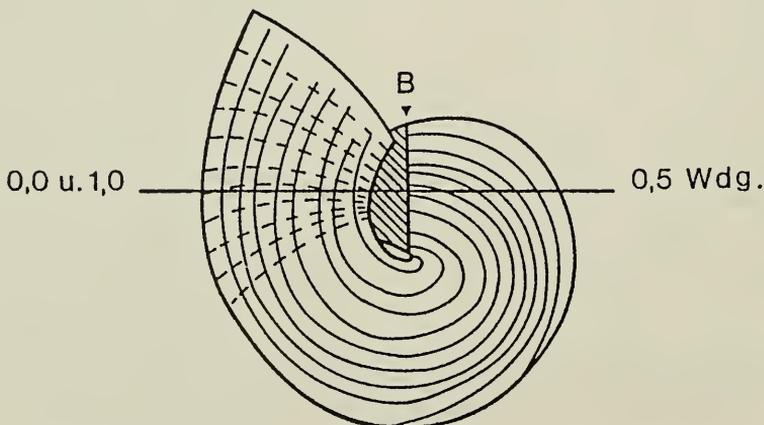


Abb. 3. Merkmale der Gyraulen-Gehäuse (modifiziert nach RIEDEL 1990).

tiert wurden, und zum anderen nicht alle Schalen so gut erhalten waren, daß sämtliche Kennzeichen sichtbar waren. Der Stichprobenumfang, der den Auswertungen der einzelnen Merkmale zugrunde liegt, wird bei der jeweiligen Dokumentation angegeben.

Die systematische Einstufung der Gastropoden basiert auf den Arbeiten von SANDBERGER (1870–75), MILLER (1900), JOOSS (1902, 1912, 1918), GOTTSCHICK (1911, 1919, 1919/20, 1920 a–d), 1921, 1922), GOTTSCHICK & WENZ (1916 a–c, 1919, 1921), WENZ (1922 b, 1938–44) und ZILCH (1959–60). Zur ökologischen Beurteilung dienten LOŽEK (1963) sowie KERNEY et al. (1983).

Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe von LINDER & BERCHTOLD (1979), SACHS (1984) und BORTZ et al. (1990).

3. Ergebnisse

3.1. Erhaltungszustand

Die Gyraulen-Schalen zeigen in der Regel eine glänzend weiße Färbung. Vereinzelt treten innerhalb desselben Horizonts auch weiße und gelblich-braune bis braun-schwarze Individuen nebeneinander auf (besonders in den Horizont-Proben Gc 3, Gc 4 und den Proben des Schurfs Gg). Im Gegensatz dazu sind die Gehäuse der Horizont-Proben Ge 1 bis 8 durchsichtig; oftmals können bei ihnen im Innenbereich ausgebildete Karbonat-Kristalle erkannt werden.

Die Schalen sind zumeist gut erhalten, haben allerdings häufig an- oder abgebrochene Mündungen. Ein Teil der Gyraulen, vor allem in der Horizont-Probe Ga 7, weist auf der Schalenoberfläche kreisrunde Löcher auf (Tafel 1, Bild A). Neben solchermaßen beschädigten Schalen finden sich in vielen Proben auch Individuen mit fast vollständig korrodierten Oberflächen, so daß Feinskulpturen nicht mehr überliefert sind (Tafel 1, Bild B).

Abweichend von der Mehrzahl der Proben stellt sich der Erhaltungszustand der Gehäuse in den Schurfen Gb und Gg: Gastropoden aus Gb liegen zu etwa 90% als durchscheinende, solche aus Gg dagegen (in vergleichbarem Umfang) als opake Steinkerne vor (Tafel 1, Bild C, D). Die aragonitischen Schalen erfuhren eine diagenetische Änderung durch Um- und Sammelkristallisation; ihre ursprüngliche Kreuzlamellenstruktur wurde dabei durch prismatisch angeordnete Aragonit-Kristalle ersetzt. Allein die Form gibt in solchen Fällen Hinweise auf die taxonomische Zugehörigkeit.

Im Gegensatz zu *G. kleini* liegen die übrigen Gastropodenschalen oft nur bruchstückhaft vor. Neben einer großen Menge an Apizes, die sich allerdings in der Regel aufgrund charakteristischer Merkmale systematisch zuordnen lassen, sind in den Proben auch Schalenreste enthalten, die nur eingeschränkte Rückschlüsse auf ihre taxonomische Zugehörigkeit erlauben. Eine Erfassung von Individuenzahlen war in diesen Fällen nicht möglich.

3.2. Gastropoden-Gruppen

Untergliedert in Gastropoden-Gruppen gibt Tab. 1 eine Übersicht über die in den einzelnen Horizont-Proben enthaltenen Individuenzahlen sowie deren relative Häufigkeiten. Während für die Gruppen „andere Wassergastropoden“, „Land-

Tab. 1. Individuenzahlen und relative Häufigkeiten der Gastropoden-Hauptgruppen.

Probe	<i>Gyraulus kleini</i>		andere Wasser- gastropoden		Land- gastropoden		unbestimm- bare Reste		Summe
	n	%	n	%	n	%	n	%	n
Ga 1	—	—	—	—	3	100	—	—	3
Ga 2	—	—	—	—	—	—	1	100	1
Ga 3	—	—	—	—	1	100	—	—	1
Ga 4	1	14	5	72	1	14	—	—	7
Ga 5	80	14	31	6	411	74	30	6	552
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	25 000 *	98	65	< 1	284	1	62	< 1	25 411 *
Gb 1	90	60	47	31	4	2	10	7	151
Gb 2	25	12	70	35	2	1	106	52	203
Gb 3	18	50	3	8	13	36	2	6	36
Gb 4	16	42	11	29	9	24	2	5	38
Gb 5	50	43	47	40	16	14	3	3	116
Gb 6	602	61	233	24	129	13	23	2	987
Gb 7	6	26	12	52	2	9	3	13	23
Gb 8	—	—	3	38	2	24	3	38	8
Gb 9	2	20	1	10	6	60	1	10	10
Gb 10	1	7	—	—	10	71	3	22	14
Gc 1	195	71	2	1	66	24	10	4	273
Gc 2	308	79	7	2	63	16	13	3	391
Gc 3	4000 *	67	129	2	1641	28	173	3	5943 *
Gc 4	4000 *	65	105	2	1818	29	228	4	6151 *
Gd 1	9	60	—	—	4	27	2	13	15
Gd 2	298	98	—	—	4	1	2	1	304
Gd 3	328	98	4	1	1	< 1	2	1	335
Gd 4	523	47	10	1	497	44	92	8	1122
Ge 1	12 000 *	94	152	1	569	5	15	< 1	12 736 *
Ge 2	10 000 *	96	135	1	341	3	10	< 1	10 486 *
Ge 3	5000 *	92	31	< 1	410	8	16	< 1	5457 *
Ge 4	1000 *	30	17	1	2200	66	98	3	3315 *
Ge 5	13 000 *	80	1734	10	1467	9	129	1	16 330 *
Ge 6	40 000 *	99	31	< 1	63	< 1	5	< 1	40 099 *
Ge 7	194	44	141	32	79	18	25	6	439
Ge 8	6500 *	69	2804	30	49	1	6	< 1	9359 *
Gf 1	5000 *	60	562	7	2649	31	170	2	8381 *
Gf 2	3000 *	27	363	3	7375	68	189	2	10 927 *
Gf 3	4650	94	133	3	155	3	14	< 1	4952
Gf 4	4000 *	61	224	3	2181	34	115	2	6520 *
Gf 5	3000 *	40	295	4	3968	53	255	3	7518 *
Gf 6	5500 *	88	112	2	567	9	51	1	6230 *
Gf 7	336	36	44	5	521	55	40	4	941
Gg 1	209	71	5	2	79	27	—	—	293
Gg 2	228	52	11	3	193	44	4	1	436
Gg 3	333	49	11	2	320	48	10	1	674
Gg 4	280	37	12	2	449	60	10	1	751
Gg 5	60	23	1	< 1	195	74	8	3	264
Summe	149 842 *		7603		28 817		1941		188 203 *
Ø %		80		4		15		1	

*: Schätzwerte (vgl. Text)

gastropoden“ sowie „unbestimmbare Reste“ absolute Schalenzahlen gemäß den taxonomischen Bestimmungen aufgeführt sind, enthält die Gruppe „*Gyraulus kleini*“ aufgrund des z. T. massenhaften Auftretens für einige Horizont-Proben Schätzwerte, die volumetrisch gewonnen wurden. In der Gruppe „unbestimmbare Reste“ sind diejenigen Bruchstücke bzw. Apizes zusammengefaßt, die wegen ihrer geringen Größe und/oder ihres schlechten Erhaltungszustands keiner Familie sicher zugeordnet werden konnten. Protoconch-Durchmesser sowie Habitus lassen jedoch die Vermutung zu, daß es sich bei dieser Gruppe fast ausschließlich um Überreste verschiedener Landgastropoden handelt.

Aus der Tabelle wird deutlich, daß im Durchschnitt *G. kleini* mit 80% der weitest-größte Anteil an allen Schalen zukommt. Andere Wasserschnecken sind mit 4% enthalten, Landgastropoden mit 15%. Etwa 1% der Gehäuse konnte keiner der Großgruppen zugeordnet werden.

Zwischen den einzelnen Horizont-Proben treten allerdings z. T. erhebliche Unterschiede auf. Diese beziehen sich sowohl auf die absoluten Individuenzahlen als auch auf die relativen Anteile:

G. kleini dominiert in der Mehrzahl der Horizonte. Daneben finden sich aber auch Proben, in denen dieser Art nur eine verhältnismäßig geringere Bedeutung zukommt (z. B. Ga 5 mit 14%, Ge 4 mit 30%, Gf 2 mit 27% aller Schalen).

Andere Wasserschnecken sind meist von eher untergeordneter Häufigkeit, nehmen allerdings in einigen Proben auch vergleichsweise hohe Anteile ein (z. B. alle Horizont-Proben des Schurfs Gb, Ge 5 mit 10%, Ge 7 mit 32%, Ge 8 mit 30% aller Schalen).

Gegenläufig zu *G. kleini* verhalten sich die relativen Anteile der Landgastropoden-Gehäuse. Diese dominieren z. B. in Ga 5 (mit 74%), Ge 4 (mit 66%) und Gf 2 (mit 68% aller Schalen). In den Proben Gd 4, Gf 5, Gf 7, Gg 4 und Gg 5 sind sie ebenfalls in vergleichsweise hohen Mengen enthalten.

Detaillierte Betrachtungen zu den Artenspektren werden in den Kap. 3.4. und 3.5. vorgenommen.

3.3. *Gyraulus kleini*

Morphologische Beschreibung

Die Gehäuse von *G. kleini* sind wie folgt charakterisiert (Tafel 1 bis 4):

Es handelt sich um kleine, planspiral aufgewundene Schalen. Bedingt durch die fraktionierte Siebung des Materials hat die überwiegende Mehrzahl einen Durchmesser von weniger als 2 mm, größere Exemplare entstammen der größeren Fraktion.

Maximal sind 4 Umgänge vorhanden. Diese haben im Querschnitt rundliche Form, nehmen relativ rasch an Breite zu und zeigen dabei eher evolute Erscheinung. Die Sutura ist deutlich und tief ausgebildet.

Apikal- und Umbilikalseite sind zumeist gleich tief eingesenkt (Tafel 2, Bild A–F), nur wenige Individuen zeigen eine tendenzielle Verflachung im Bereich der Oberseite. Der Übergang zwischen Ober- und Unterseite verläuft kontinuierlich (Tafel 3).

Feine Anwachslineien auf dem Teleoconch stellen das einzige Skulpturelement (Tafel 2). Diese sind oftmals so undeutlich ausgebildet, daß das Gehäuse fast glatt erscheint.

Die Schalen sind relativ dünnwandig; die Gehäusedicke nimmt zum äußeren Mundsäum hin ab (Tafel 3).

Die Mündung ist von rundlicher Form. Normalerweise liegt der Mündungsbe- reich in derselben Ebene wie die restliche Schale (Tafel 3, Bild A–C), einige Exem- plare lassen jedoch eine Biegung nach oben oder aber nach unten erkennen (Tafel 3, Bild D–F).

Der Protoconch weist deutliche Spiralstreifung auf (Tafel 4). Die Streifen, die in Zickzack-Linien verlaufen, setzen sich aus kettenförmig aneinandergereihten Knöt- chen zusammen. Die Abstände einzelner Streifen voneinander variieren leicht: Während meist etwa gleich große Zwischenräume auftreten, liegen einige Streifen paarweise auch relativ eng nebeneinander (Tafel 4, Bild D).

Sehr vereinzelt – insgesamt 3 Individuen – fanden sich unter den aussortierten Gehäusen auch skalaride Formen (Tafel 1, Bild E–F).

Teleoconch

Durchmesser und Windungsanzahl von Gyraulen unterschiedlicher Wachstums- stadien wurden an 116 Schalen ermittelt. Danach beläuft sich der Durchmesser der ersten Windung auf 0,2 mm. Im Zuge des Wachstums zeigt *G. kleini* bei Erreichen der 2. Windung einen Durchmesser von 0,9 mm (Zuwachs um 0,35 mm/0,5 Win- dungen), bei 2,5 Windungen beträgt dieser 1,3 mm und bei 3 Windungen 1,7 mm (Zuwachs um jeweils 0,4 mm/0,5 Windungen), bei 3,5 Windungen 2,5 mm und bei knapp 4 Windungen ist die Schale durchschnittlich 3,3 mm breit (Zuwachs um je- weils 0,8 mm/0,5 Windungen). Der Durchmesser der größten Schale liegt bei 4,2 mm.

Abgrenzung von Proto- und Teleoconch

Das Ende der Embryonal-Phase dokumentiert sich auf Gastropoden-Schalen zu- meist durch Einsetzen einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Anwachs- streifung bei gleichzeitigem Auslaufen embryonaler Skulpturelemente. Da bei den bearbeiteten Gyraulen ein derartiger Skulpturwechsel häufig nicht an gleicher Posi- tion auf der Schale zu beobachten ist, wurden in der Untersuchung beide Parameter erfaßt, um eine metrische Abgrenzung zwischen Proto- und Teleoconch vornehmen zu können.

Die Vermessung von 199 Schalen ergab, daß erste Anwachsstreifen im Durch- schnitt ab 0,94 Windungen (Spanne: 0,4–1,2 Windungen) auftreten; die Standardab- weichung beläuft sich auf $\pm 0,20$ Windungen. Die Verteilung der Meßwerte geht aus Abb. 4 hervor; der erfaßte Parameter ist nicht normalverteilt.

Untersuchungen von 196 Schalen bezüglich der embryonalen Spiralstreifung zeigten, daß diese im Mittel 1,14 Windungen (Spanne: 0,9–2,0 Windungen) umfaßt; die Standardabweichung liegt bei $\pm 0,18$ Windungen. Die Verteilung der Meßwerte geht aus Abb. 5 hervor; auch hier liegt keine Normalverteilung vor.

Ein Vergleich der beiden Merkmale ergibt, daß Anwachsstreifung im Durch- schnitt 0,2 Windungen vor Auslaufen embryonaler Skulpturelemente einsetzt. Das Datenmaterial läßt somit keine eindeutige Aussage über den windungsbezogenen Schlüpfzeitpunkt zu. Allerdings bestehen Unterschiede in der sicheren Erfassung dieser Kennzeichen: Während das Ende jeglicher Spiralelemente auf der Schalen- oberfläche exakt festgestellt werden kann, ist die Bestimmung des Beginns erster

Häufigkeit
(%)

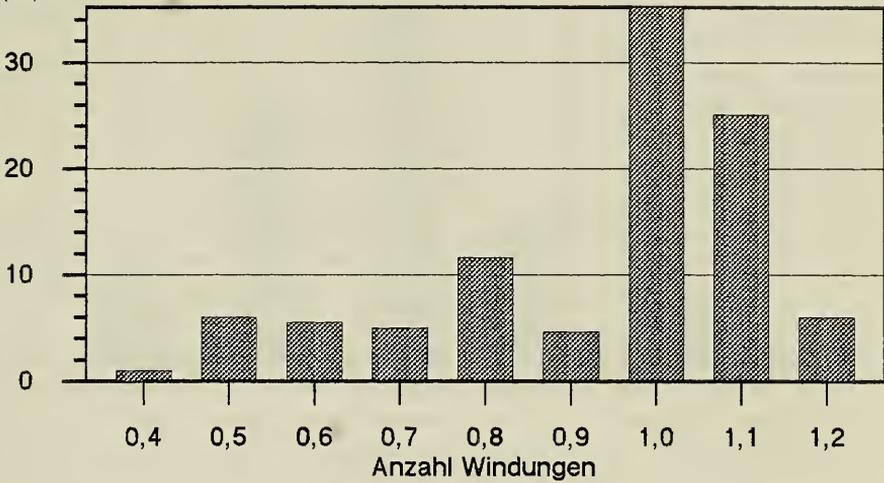


Abb. 4. Einsetzen der Anwachsstreifung auf Gehäusen von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

Häufigkeit
(%)

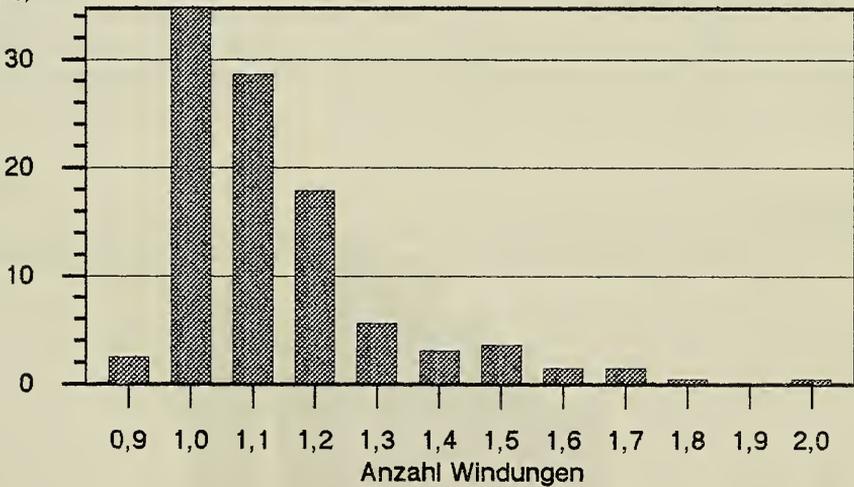


Abb. 5. Auslaufen embryonaler Spiralstreifen auf Gehäusen von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

Anwachszone in einigen Fällen eher problematisch, da auch Schalenkrümmungen ähnlichen Habitus zeigen können. Deshalb wird im Rahmen dieser Arbeit definiert, daß das Ende der Spiralstreifung den Abschluß der embryonalen Lebensphase anzeigt; der Protoconch von *G. kleini* umfaßt demnach 1,14 Windungen.

Protoconch

Der Schalen-Durchmesser der ersten Windung, welcher gemäß obiger Arbeitsdefinition in etwa dem Durchmesser des Protoconchs entspricht, wurde an 101 Gehäusen erfaßt. Der Mittelwert berechnet sich auf $234,1\mu\text{m}$ (Spanne: $170\text{--}325\mu\text{m}$), die Standardabweichung liegt bei $\pm 31,3\mu\text{m}$. Abb. 6 gibt die Verteilung der Meßwerte, die in 8 Größenklassen eingestuft wurden, wieder; es kann eine Normalverteilung angenommen werden ($\chi^2_{\text{ber.}} = 8,29$; $\chi^2_{6;0,05} = 12,59$).

Die Vermessung der Breite des Schalenanfangsteils von 88 Gyraulen ergab einen Durchschnittswert von $80,8\mu\text{m}$ (Spanne: $60\text{--}110\mu\text{m}$) bei einer Standardabweichung von $\pm 11,0\mu\text{m}$. Abb. 7 gibt die Verteilung der Meßwerte, die in 6 Größenklassen eingestuft wurden, wieder; es kann auch hierbei eine Normalverteilung angenommen werden ($\chi^2_{\text{ber.}} = 6,85$, $\chi^2_{4;0,05} = 9,49$).

Auszählungen der embryonalen Skulpturelemente erfolgten an drei Bereichen des Protoconchs (Tab. 2). Die Ergebnisse zeigen, daß der Mittelwert des zweiten Meßbereichs höher liegt als der der jeweils benachbarten Schalenzonen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß einerseits bei Schalenbeginn nicht immer alle Streifen deutlich ausgeprägt sind, andererseits nicht alle Spiralelemente gleichmäßig bis zum Ende durchhalten. Die zwischen 0,5 und 0,75 Windungen ausgezählte Anzahl von durchschnittlich 8,4 Streifen ist daher als charakteristisch anzusehen. Eine Verteilung der Meßwerte geht aus Abb. 8 hervor; der χ^2 -Test läßt eine Normalverteilung annehmen ($\chi^2_{\text{ber.}} = 7,60$; $\chi^2_{5;0,05} = 11,07$).

Die Berechnung einer Einfachen Varianzanalyse ergab für F einen Wert von 1,25, der Tabellenwert beträgt 1,56 (23; 220; 0,05). Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0,05$ muß man annehmen, daß keiner der Horizonte Gyraulen-Schalen mit signifikant vom Gesamtmittelwert abweichenden Anzahlen an Spiralstreifen enthält.

Häufigkeit
(%)

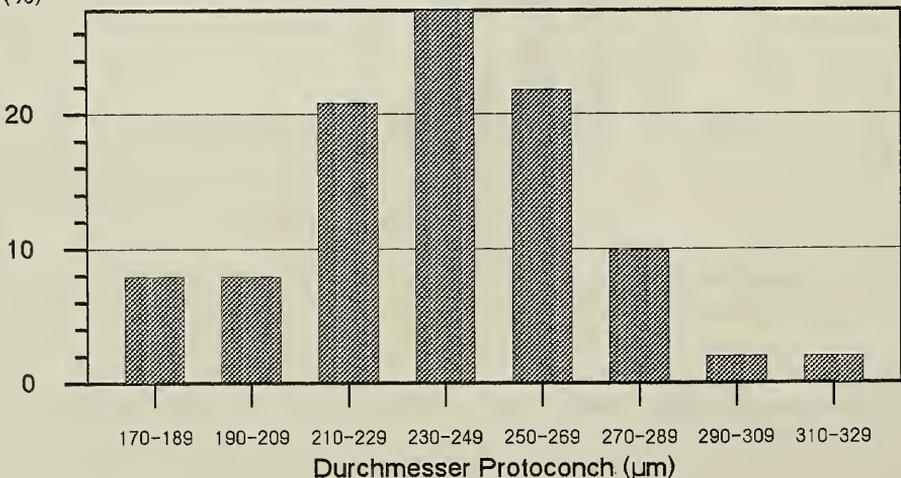
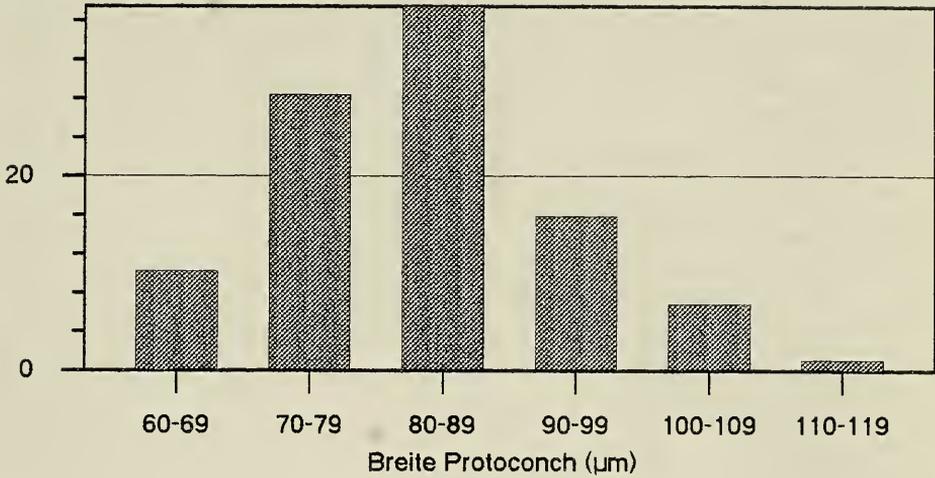
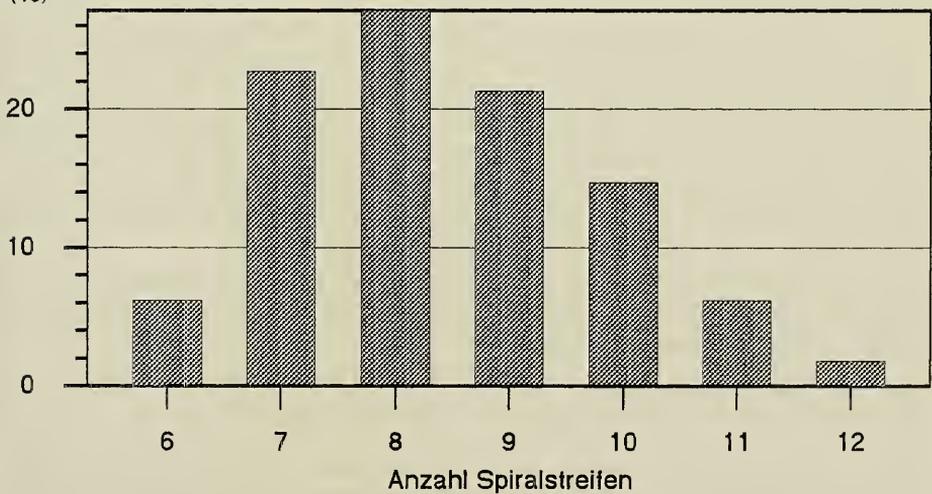


Abb. 6. Durchmesser des Protoconchs von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

Häufigkeit
(%)Abb. 7. Breite des Protoconchs von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).Tab. 2. Anzahl der embryonalen Spiralstreifen an drei Meßbereichen des Protoconchs von *G. kleini*.

	Anzahl Spiralstreifen bei		
	Schalenbeginn	0,5–0,75 Windungen	Streifenende
Mittelwert	7,96	8,41	8,19
Spanne	5–12	6–12	4–12
Standardabweichung	$\pm 1,25$	$\pm 1,40$	$\pm 1,38$
Anzahl Meßwerte	167	225	168

Häufigkeit
(%)Abb. 8. Anzahl embryonaler Spiralstreifen (Meßbereich 0,5–0,75 Windungen) auf Gehäusen von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

3.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich

Neben *G. kleini* wurden in den Proben die nachstehend aufgelisteten Wassergastropoden gefunden:

- Fam. Acroloxidae:
Acroloxus sp.
- Fam. Ancyliidae:
Ancylus deperditus DESMAREST 1814
- Fam. Bithyniidae:
Bithynia sp. (fraglich, da nur durch Operkula vertreten)
- Fam. Hydrobiidae:
Hydrobia subventrosa GOTTSCHICK 1921
Pseudamnicola pseudoglobulus (D'ORBIGNY 1852)
- Fam. Lymnaeidae:
Lymnaea armaniacensis NOULET 1846
Lymnaea dilatata NOULET 1845
- Fam. Micromelaniidae:
Caspia steinheimensis GOTTSCHICK 1921
- Fam. Physidae:
Aplexa sp.
- Fam. Planorbidae:
Gyrorbis hilgendorfi (O. FRAAS 1868)
Gyrorbis septemgyratiformis (GOTTSCHICK 1911)
Hippeutis fasciata GOTTSCHICK 1920
Planorbarius cornus (BROGNIART 1810)
Segmentina larteti (NOULET 1854).

Von den in der Literatur (vgl. Kap. 2.2.) für die *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens angeführten 16 limnischen Gastropoden wurden im bearbeiteten Material 14 Taxa sicher nachgewiesen. Bei *Bithynia* sp. ist die Bestimmung aufgrund der ungenügenden Überlieferung fraglich; eine Planorbide, *Hippeutis subfontanus*, war in den Proben nicht enthalten.

Artenspektren

Die in den einzelnen Horizont-Proben ermittelten Artenspektren gehen aus Tab. 3 hervor. In den Ablagerungen treten – neben *G. kleini* – insbesondere *Pseudamnicola pseudoglobulus* mit 68% sowie *Lymnaea dilatata* mit 21% der Schalen auf; die beiden Arten nehmen folglich 89% der übrigen Wasserschnecken ein, während sich die verbleibenden 12 Taxa auf 11% der übrigen Wassergastropoden verteilen.

Die Aufstellung läßt jedoch z. T. bemerkenswerte Unterschiede zwischen den Schurfen erkennen (der Schurf Gd bleibt hierbei aufgrund sehr geringer Individuenzahlen unberücksichtigt):

Pseudamnicola pseudoglobulus (Tafel 5, Bild D–E) stellt die dominante Art in Ga (tlw.), Gb sowie Ge (tlw.) und ist ferner im Schurf Gc relativ regelmäßig vertreten. Dagegen ist die Art selten in Gf und Gg.

Lymnaeiden (Tafel 5, Bild A–C) weisen die höchsten Anteile in Ga (tlw.), Gc, Ge (tlw.), Gf und Gg auf. Im Schurf Gb wurden sie nicht gefunden.

Planorbidae: Abgesehen von *Planorbarius* (Tafel 7, Bild D–F), der in allen Schurfen mit Ausnahme von Gb auftritt, sowie von *Segmentina* (Tafel 7, Bild A–C), die in einigen Horizont-Proben von Ge, Gf und Gg enthalten ist, sind die übrigen Planorbiden, *Gyrorbis hilgendorfi* (Tafel 6, Bild A–C), *Gyrorbis septemgyratiformis* (Tafel 6, Bild D–F) und *Hippeutis fasciata* (Tafel 6, Bild G–I), auf den Schurf Gf be-

Tab. 3. Limnische Gastropoden: Individuenzahlen und Häufigkeiten in den Horizont-Proben.

Probe	<i>Acroloxus</i>		<i>Ancylus</i>		<i>Bithynia</i>		<i>Hydrobia</i>		<i>Pseudamni-</i>		<i>Lymnaea</i>			
	sp. n	%	deperd. n	%	sp. n	%	subventr. n	%	cola n	pseud. %	arman. n	%	<i>dilatata</i> n	%
Ga 1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 4	—	—	—	—	—	—	—	—	5	100	—	—	—	—
Ga 5	—	—	—	—	—	—	—	—	18	58	—	—	13	42
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	—	—	—	—	—	—	—	—	10	15	1	1	53	82
Gb 1	—	—	—	—	—	—	—	—	47	100	—	—	—	—
Gb 2	—	—	—	—	—	—	—	—	70	100	—	—	—	—
Gb 3	—	—	—	—	—	—	—	—	3	100	—	—	—	—
Gb 4	—	—	—	—	—	—	—	—	11	100	—	—	—	—
Gb 5	—	—	—	—	—	—	—	—	47	100	—	—	—	—
Gb 6	—	—	—	—	—	—	—	—	233	100	—	—	—	—
Gb 7	—	—	—	—	—	—	—	—	12	100	—	—	—	—
Gb 8	—	—	—	—	—	—	—	—	3	100	—	—	—	—
Gb 9	—	—	—	—	—	—	—	—	1	100	—	—	—	—
Gb 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	100
Gc 2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	14	—	—	6	86
Gc 3	—	—	—	—	—	—	7	5	17	13	5	4	99	77
Gc 4	—	—	—	—	—	—	1	1	11	10	3	3	89	85
Gd 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 3	—	—	—	—	—	—	—	—	2	50	—	—	2	50
Gd 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	80
Ge 1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	11	7	133	88
Ge 2	—	—	—	—	—	—	1	1	6	5	3	2	108	80
Ge 3	—	—	—	—	—	—	—	—	14	45	—	—	17	55
Ge 4	—	—	—	—	—	—	4	24	7	41	—	—	6	35
Ge 5	—	—	—	—	—	—	59	3	1629	94	1	< 1	45	3
Ge 6	—	—	—	—	—	—	1	3	5	16	—	—	23	74
Ge 7	—	—	—	—	—	—	—	—	140	99	—	—	1	1
Ge 8	—	—	—	—	1	< 1	—	—	2785	99	—	—	18	1
Gf 1	—	—	2	< 1	315	56	—	—	81	14	9	2	140	25
Gf 2	1	< 1	1	< 1	19	5	1	< 1	—	—	15	4	214	59
Gf 3	—	—	—	—	—	—	20	15	—	—	2	1	106	80
Gf 4	—	—	2	1	17	8	25	11	1	< 1	8	3	156	70
Gf 5	—	—	—	—	27	9	40	14	—	—	17	6	196	66
Gf 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	102	91
Gf 7	—	—	—	—	4	9	—	—	—	—	—	—	36	82
Gg 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	80
Gg 2	—	—	—	—	1	9	2	18	—	—	—	—	6	55
Gg 3	—	—	—	—	—	—	—	—	1	9	—	—	5	46
Gg 4	—	—	—	—	1	8	—	—	—	—	—	—	9	76
Gg 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	100
Summe	1	—	5	—	385	—	161	—	5162	—	77	—	1598	—
Ø %	—	< 1	—	< 1	—	5	—	2	—	68	—	1	—	21

Tab. 3. (Fortsetzung.)

Probe	<i>Caspia steinh.</i>		<i>Aplexa sp.</i>		<i>Gyrorbis hülgend.</i>		<i>Gyrorbis septemg.</i>		<i>Hippeutis fasciata</i>		<i>Segmen- tina larteti</i>		<i>Planor- barius cornus</i>	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
Gb 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Gc 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Gd 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	20
Ge 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	3	2	—
Ge 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	5	10	7	—
Ge 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	7
Ge 7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 1	—	—	—	—	3	1	6	1	2	< 1	—	—	4	1
Gf 2	—	—	—	—	36	10	49	13	7	2	10	3	10	3
Gf 3	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Gf 4	4	2	—	—	2	1	—	—	6	3	1	< 1	2	1
Gf 5	2	1	—	—	3	1	1	< 1	9	3	—	—	—	—
Gf 6	—	—	1	1	5	4	—	—	—	—	—	—	2	2
Gf 7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	9
Gg 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	20
Gg 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	18
Gg 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	9	4	36	—
Gg 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8	1	8	—
Gg 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	9	—	1	—	49	—	56	—	24	—	23	—	52	—
Ø %	< 1	—	< 1	—	1	—	1	—	< 1	—	< 1	—	1	—

schränkt. Mit Ausnahme der Horizont-Probe Gf 2, in welcher die seltenen Planorbiden 31% der limnischen Gastropoden (ohne *Gyraulus kleini!*) umfassen, sind sie jedoch auch innerhalb dieser Proben-Serie nur sehr vereinzelt vertreten.

Die übrigen seltenen Arten konzentrieren sich ebenfalls im Schurf Gf. *Acroloxus* (1 Gehäuserest, ohne Abb.), *Ancylus* (5 Gehäuse, Tafel 5, Bild H), *Caspia* (9 Gehäuse, Tafel 5, Bild I) und *Aplexa* (1 Gehäuserest, ohne Abb.) sind ausschließlich in den hierzu gehörenden Horizont-Proben enthalten, *Hydrobia* (Tafel 5, Bild F) sowie *Bitbynia* (Tafel 5, Bild G) dagegen finden sich außerdem in den Schurfen Gc, Ge und Gg.

Artenzahlen und Diversität

Um zu überprüfen, ob zwischen einzelnen Horizont-Proben und/oder Schurfen statistisch absichtbare Unterschiede in den Artenzahlen bestehen, die eventuell eine Aussage über stratigraphische Abfolgen bzw. eine Korrelation der Schurfe miteinander ermöglichen würden, wurden zunächst die innerhalb der Stichproben gefundenen Werte (unter Einbeziehung von *G. kleini!*) ermittelt (Tab. 4).

Tab. 4. Limnische Gastropoden: Artenzahlen (schurf-bezogen).

Schurf	Artenzahl (alle Horizont-Proben)	Artenzahl (Durchschnitt pro Horizont-Probe)
Ga	5	1,4
Gb	2	1,8
Gc	6	4,3
Gd	4	2,0
Ge	8	4,6
Gf	15	8,4
Gg	7	4,0

Eine Analyse der Daten im H-Test von KRUSKAL und WALLIS ergab, daß sich mindestens einer der Schurfe von den anderen signifikant unterscheidet ($H_{\text{ber.}} = 29,36$; $\chi^2_{6;0,01} = 22,46$). Einzelwertvergleiche der Artenzahlen belegten zwischen den Schurfen Ga und Gf sowie Gb und Gf signifikante Abweichungen im Spektrum der limnischen Gastropoden (bei $P = 5\%$; $|R_{G_a} - R_{G_f}| = 28,35 > 24,91$; $|R_{G_b} - R_{G_f}| = 27,21 > 22,96$); die übrigen Werte zeigten keine signifikanten Differenzen.

Durch die Ermittlung von Diversitäts- und Evenness-Indizes wurde untersucht, ob einzelne Horizont-Proben ökologisch – und damit u. U. auch stratigraphisch – vergleichbar sind. Der Beurteilung zugrunde liegen der Diversitäts-Index H_S nach SHANNON-WIENER (SHANNON & WEAVER 1963) sowie der Evenness-Index E nach HEIP (1974) und HEIP & ENGELS (1974), welcher Aufschluß über die Dominanzverhältnisse gibt. Tendenziell liegen im Schurf Gf die höchsten, im Schurf Gb dagegen die niedrigsten Diversitäten vor, generell jedoch zeigt H_S – mit Werten meist $< 0,4$ – eher geringe Artenmannigfaltigkeit an. Letzteres ist bedingt durch hohe Unterschiede in den relativen Häufigkeiten, was sich auch in den sehr niedrigen, überwiegend nahe Null betragenden Werten der Evenness-Indizes widerspiegelt (vgl. FINGER 1996; vgl. hierzu auch SANDERS 1968). Eine Aussage über stratigraphische Gleichwertigkeit einzelner Schurfe bzw. Horizonte ist nicht möglich.

3.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich

Folgende Auflistung gibt einen Überblick über die in den Proben nachgewiesenen terrestrischen Taxa:

- Fam. Carychiidae:
Carychium suevicum BÖTTGER 1877
Carychium spp.
- Fam. Chondrinidae:
Gastrocopta acuminata (v. KLEIN 1846)
Gastrocopta nouletiana (DUPUY 1850)
Gastrocopta suevica (SANDBERGER 1874)
Granaria schuebleri (v. KLEIN 1846)
- Fam. Clausiliidae:
Pseudidyla sp. (fragliche Bruchstücke)
 Clausilien-Apizes
- Fam. Cochlicopidae:
Azeka tridentiformis GOTTSCHICK 1911
Cochlicopa subrimata (REUSS 1852)
- Fam. Endodontidae:
Discus costatus (GOTTSCHICK 1911)
Punctum propygmaceum parvulum GOTTSCHICK 1920
- Fam. Ferussaciidae:
Ceciloides aciculella (v. KLEIN 1853)
- Fam. Helicidae:
Cepaea sp. (Bruchstücke)
Dinarica sp. (Bruchstücke)
Leucochroopsis kleini (v. KLEIN 1846)
Klikia coarctata (v. KLEIN 1853)
- Fam. Limacidae:
Limax sp.
- Fam. Milacidae:
Milax sp.
- Fam. Pupillidae:
Pupilla iratiana (DUPUY 1850)
Pupilla steinheimensis (MILLER 1900)
Pupilla submuscorum GOTTSCHICK & WENZ 1919
- Fam. Succineidae:
Succinea minima v. KLEIN 1853
- Fam. Valloniidae:
Vallonia lepida REUSS 1852
Vallonia subcyclophorella GOTTSCHICK 1911
Strobilops joossi (GOTTSCHICK 1911)
- Fam. Vertiginidae:
Isthmia lentilii (MILLER 1900)
Vertigo angulifera BÖTTGER 1884
Vertigo callosa (REUSS 1849)
Vertigo protracta suevica GOTTSCHICK & WENZ 1919
- Fam. Vitrinidae:
Vitrina sp.
- Fam. Zonitidae:
Aegopinella subnitens (v. KLEIN 1853)
(Archaeo)zonites sp. (Bruchstücke).

Von den in der Literatur (vgl. Kap. 2.2.) angeführten 43 terrestrischen Gastropoden, die bislang in den *kleini*-Schichten nachgewiesen wurden, konnten 30 Taxa bestätigt werden. Nicht in den Proben enthalten waren Acmeidae, Arionidae, *Tryplichia suturalis* (falls nicht nur als Apizes vorhanden), *Helicodonta involuta*, *Oleaci-*

nidae, *Lauria gottschicki*, *Pupilla perlabiata*, Subulinidae, *Vallonia subpulchella*, *Aegopinella circumscisa*, *Janulus gottschicki* und *Vitrea procrystallina*. Dagegen trat *Pupilla steinheimensis*, die bislang nur in stratigraphisch höher liegenden Ablagerungen enthalten war, in einigen Horizont-Proben des Untersuchungsmaterials auf.

Allgemeine Beschreibungen der genannten Mollusken sind der Literatur zu entnehmen; erwähnt werden im folgenden nur Beobachtungen, die von früheren abweichen bzw. diese ergänzen:

Gastrocopta nouletiana: Zusätzlich zu der für Steinheimer Formen beschriebenen Bezahnung (2 Parietal-, 1 Columellar-, 1 Basal-, 3 bis 2 Palataalfalten; Tafel 8, Bild A, B) treten – vornehmlich im Schurf Gf – auch Gehäuse auf, die einen gespaltenen bzw. deutlich zweigeteilten Basalzahn führen (ohne Abb.). Ferner existieren Schalen mit 4 Palataalfalten (Tafel 8, Bild C).

Gastrocopta suevica: Auch bei dieser Art differiert die Bezahnung stärker als bislang beschrieben: Neben dem Normaltyp (2 Parietal-, 1 Columellar-, 1 Basal-, 3 bis 2 Palataalfalten; Tafel 8, Bild D, E) finden sich in den Horizont-Proben Gf 2 und Gf 4 vereinzelt auch Individuen mit 4 Palataalfalten (Tafel 8, Bild F).

Carychium spp.: Die enthaltenen Carychien sind überwiegend eindeutig *C. suevicum* zuzuordnen (Tafel 10, Bild B–C). Neben dieser Gruppe treten jedoch auch Gehäuse mit entweder wesentlich bauchigerer oder aber schlankerer Ausbildung auf (Tafel 10, Bild A). Ohne morphometrische Datenreihen kann nicht entschieden werden, ob die vom Normaltyp abweichenden Schalen ebenfalls zu *C. suevicum* zählen und damit eine recht hohe Variationsbreite der Formen innerhalb dieser Art belegen, oder ob verschiedene Carychien-Arten vorliegen. Letzteres scheint allerdings auf die schmalere Form zuzutreffen, da diese ferner wesentlich schwächere Berippung aufweist.

Artenspektren

Vergleichbar den Artenspektren der limnischen Gastropoden sind in den Horizont-Proben ebenso unterschiedliche Zusammensetzungen der Landschnecken-Fauna feststellbar (Tab. 5). Bedingt durch den z.T. deutlich schlechteren Erhaltungszustand konnten jedoch nicht alle Gehäuse eindeutig systematisch zugeordnet werden, so daß Apizes, die zu den Familien Chondrinidae, Pupillidae und Vertiginidae gehören, in einer Gruppe zusammengefaßt wurden. Ausgenommen hiervon sind Bruchstücke von *Granaria schuebleri* (Tafel 8, Bild H–I) und *Pupilla steinheimensis* (Tafel 12, Bild C), die aufgrund charakteristischer Merkmale sicher einzuordnen waren. In die Tabelle ist darüber hinaus die Gruppe „unbestimmbare Reste“ (vgl. Tab. 1) aufgenommen, bei der es sich sehr wahrscheinlich um Bruchstücke von Landgastropoden handelt.

Bezogen auf die einzelnen Taxa ist festzuhalten:

Chondrinidae: Chondriniden (Tafel 8) weisen mit 33% den höchsten Anteil an den enthaltenen Landschnecken auf; sie sind in fast allen Proben vertreten. Als dominante Art ist *Granaria schuebleri* mit 29% der bestimmbar terrestrischen Gastropoden hervorzuheben.

Vertiginidae: Vertiginiden (Tafel 9) sind seltener in den Proben nachweisbar (5% der bestimmbar terrestrischen Gastropoden); die häufigste Art ist *Vertigo angulifera*.

Chondrinidae, Pupillidae, Vertiginidae: Unter Einbeziehung der systematisch

Tab. 5. Terrestrische Gastropoden: Individuenzahlen und Häufigkeiten in den Horizont-Proben.

Probe	<i>Gastroc. acumin.</i>		<i>Gastroc. noulet.</i>		<i>Gastroc. suevica</i>		<i>Granaria schuebleri</i>		<i>Pupilla iratiana</i>		<i>Pupilla steinh.</i>		<i>Pupilla subm.</i>		<i>Isthmia lentilii</i>	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	1	—	—	—	—	—	2	67	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 3	—	—	—	—	—	—	1	100	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 4	—	—	—	—	—	—	1	100	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 5	—	—	13	4	8	2	50	11	—	—	—	—	—	—	1	< 1
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	—	—	2	1	12	3	150	43	—	1	< 1	—	—	—	—	—
Gb 1	—	—	—	—	—	—	3	21	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 2	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 3	—	—	—	—	—	—	11	74	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 4	—	—	—	—	—	—	9	82	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 5	—	—	—	—	—	—	16	84	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 6	—	—	—	—	—	—	122	80	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 7	—	—	—	—	—	—	1	20	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 8	—	—	—	—	—	—	2	40	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 9	—	—	—	—	—	—	4	57	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 10	—	—	—	—	—	—	10	77	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 1	—	—	—	—	1	1	46	61	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 2	—	—	1	1	1	1	35	47	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 3	—	—	24	1	70	4	868	48	—	18	1	—	—	—	10	1
Gc 4	1	< 1	23	1	65	3	1090	53	—	—	—	—	—	—	11	1
Gd 1	—	—	—	—	—	—	3	50	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 2	—	—	—	—	—	—	3	50	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 3	—	—	—	—	—	—	1	33	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 4	—	—	—	—	—	—	480	81	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 1	—	—	1	< 1	7	1	95	16	—	—	—	—	—	—	7	1
Ge 2	—	—	—	—	3	1	27	7	—	—	—	—	—	—	8	2
Ge 3	—	—	—	—	—	—	374	88	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 4	—	—	—	—	—	—	1994	87	—	—	—	—	—	—	1	< 1
Ge 5	—	—	—	—	5	< 1	1301	82	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 6	—	—	1	1	1	1	42	62	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 7	—	—	1	1	—	—	63	60	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 8	—	—	—	—	—	—	27	49	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 1	3	< 1	37	1	20	1	190	7	—	—	—	6	< 1	—	—	—
Gf 2	54	1	530	7	96	1	29	< 1	2	< 1	—	18	< 1	—	—	—
Gf 3	—	—	2	1	—	—	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 4	5	< 1	45	2	13	1	115	5	—	—	—	—	—	—	1	< 1
Gf 5	6	< 1	235	6	44	1	275	7	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 6	—	—	3	< 1	3	< 1	37	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 7	—	—	—	—	1	< 1	359	64	—	—	—	—	—	—	—	—
Gg 1	—	—	—	—	—	—	29	37	—	—	—	—	—	—	—	—
Gg 2	—	—	—	—	—	—	104	53	—	—	—	—	—	—	—	—
Gg 3	—	—	—	—	—	—	139	42	—	—	—	—	—	—	—	—
Gg 4	—	—	—	—	—	—	235	51	—	—	—	—	—	—	—	—
Gg 5	—	—	—	—	—	—	134	66	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	69	—	918	—	350	—	8484	—	2	—	19	—	24	—	39	—
%*	—	< 1	—	3	—	1	—	29	< 1	< 1	—	< 1	—	< 1	—	< 1

*: % der bestimmaren Taxa

Tab. 5. (Fortsetzung 1)

Probe	<i>Vertigo angulif.</i>		<i>Vertigo callosa</i>		<i>Vertigo protr.</i>		Chondr., Pupill., Vertigin.		Clausi- liidae		<i>Azeka trident.</i>		<i>Cochli- copa s.</i>		<i>Cary- chium spp.</i>	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	—	—	—	—	—	—	1	33	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 5	6	1	1	<1	—	—	214	49	—	—	—	—	—	—	55	12
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	2	1	2	1	1	<1	68	20	1	<1	—	—	—	—	15	4
Gb 1	—	—	—	—	—	—	1	7	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 2	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 3	—	—	—	—	—	—	2	13	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 6	—	—	—	—	—	—	7	5	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 7	—	—	—	—	—	—	1	20	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 1	1	1	—	—	—	—	12	16	x	—	—	—	—	—	2	3
Gc 2	1	1	—	—	—	—	19	25	—	—	—	—	—	—	2	3
Gc 3	6	<1	7	<1	2	<1	503	28	x	—	—	—	—	—	35	2
Gc 4	6	<1	11	1	2	<1	442	22	x	—	—	—	—	—	73	4
Gd 1	—	—	—	—	—	—	x	—	—	—	—	—	—	—	1	17
Gd 2	—	—	—	—	—	—	1	17	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 4	—	—	—	—	—	—	6	1	—	—	—	—	—	—	10	2
Ge 1	11	2	1	<1	—	—	247	42	16	3	—	—	—	—	160	27
Ge 2	4	1	1	<1	—	—	147	42	4	1	2	1	—	—	119	34
Ge 3	—	—	—	—	—	—	19	4	—	—	—	—	—	—	11	3
Ge 4	9	<1	—	—	—	—	93	4	1	<1	—	—	—	—	57	2
Ge 5	3	<1	—	—	—	—	45	3	—	—	—	—	—	—	75	5
Ge 6	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	15	22
Ge 7	—	—	1	1	—	—	6	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 1	99	4	31	1	11	<1	990	35	3	<1	130	5	1	<1	591	21
Gf 2	753	10	119	2	33	<1	1190	16	2	<1	178	2	1	<1	3331	44
Gf 3	2	1	1	1	—	—	33	20	1	1	39	23	—	—	31	18
Gf 4	38	2	5	<1	—	—	767	33	1	<1	519	23	—	—	324	14
Gf 5	134	3	16	<1	5	<1	1398	33	1	<1	664	16	—	—	645	15
Gf 6	2	<1	2	<1	—	—	90	15	14	2	145	23	—	—	51	8
Gf 7	—	—	—	—	—	—	17	3	13	2	52	9	—	—	17	3
Gg 1	—	—	—	—	—	—	17	21	—	—	4	5	—	—	2	3
Gg 2	—	—	—	—	—	—	34	17	2	1	2	1	—	—	17	9
Gg 3	—	—	—	—	—	—	72	22	1	<1	2	1	—	—	22	7
Gg 4	—	—	—	—	—	—	130	28	2	<1	—	—	—	—	48	10
Gg 5	—	—	—	—	—	—	53	26	1	<1	1	<1	—	—	1	<1
Summe	1077		198		54		6628		63		1738		2		5710	
%*		4		1		<1		23		<1		6		<1		20

*: % der bestimmaren Taxa; x: Bruchstücke

Tab. 5. (Fortsetzung 2)

Probe	<i>Discus costatus</i>		<i>Punctum propyg.</i>		<i>Cecilio-ides ac.</i>		<i>Cepaea</i> sp.		<i>Dinarica</i> sp.		<i>Leuco-chroopsis k. coarct.</i>		<i>Klikia</i>		Heli- cidae
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
Ga 1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 3	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 5	16	4	—	—	—	—	—	—	6	1	1	< 1	—	—	—
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	3	1	—	—	10	3	—	—	3	1	—	—	—	—	—
Gb 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 2	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 9	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	x
Gc 1	—	—	—	—	—	—	1	1	2	3	—	—	—	—	—
Gc 2	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—
Gc 3	20	1	—	—	—	—	1	< 1	14	1	3	< 1	—	—	—
Gc 4	10	< 1	2	< 1	—	—	3	< 1	11	1	1	< 1	—	—	—
Gd 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	x
Ge 1	2	< 1	—	—	—	—	—	—	8	1	—	—	—	—	—
Ge 2	3	1	—	—	—	—	1	< 1	1	< 1	—	—	—	—	—
Ge 3	4	1	—	—	—	—	—	—	2	< 1	—	—	—	—	—
Ge 4	41	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	x
Ge 5	20	1	—	—	—	—	1	< 1	2	< 1	2	< 1	—	—	—
Ge 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	x
Ge 7	6	6	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 8	—	—	—	—	16	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gf 1	187	7	4	< 1	1	< 1	3	< 1	13	< 1	12	< 1	4	< 1	—
Gf 2	435	6	10	< 1	—	—	3	< 1	5	< 1	12	< 1	8	< 1	—
Gf 3	9	5	1	1	3	2	—	—	—	—	2	1	—	—	—
Gf 4	92	4	1	< 1	—	—	6	< 1	15	1	16	1	1	< 1	—
Gf 5	287	7	2	< 1	1	< 1	6	< 1	14	< 1	15	< 1	3	< 1	—
Gf 6	91	15	—	—	31	5	2	< 1	8	1	16	3	4	1	—
Gf 7	20	14	—	—	6	1	6	1	14	2	1	< 1	—	—	—
Gg 1	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—
Gg 2	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	3	—	—	—
Gg 3	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	6	—	—	—
Gg 4	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	2	—	—	—
Gg 5	x	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	—	—	—
Summe	1246	—	20	—	70	—	35	—	118	—	117	—	20	—	x
%*	—	4	—	< 1	—	< 1	—	< 1	—	< 1	—	< 1	—	< 1	—

*: % der bestimmaren Taxa; x: Bruchstücke

Tab. 5. (Fortsetzung 3)

Probe	<i>Limax</i> sp.		<i>Milax</i> sp.		Limac., Milacid.		<i>Succinea</i> <i>minima</i>		<i>Vallonia</i> <i>lepida</i>		<i>Vallonia</i> <i>subcyclo.</i>		<i>Strobilops</i> <i>joossii</i>	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 5	5	1	7	2	—	—	—	—	x	—	—	—	23	5
Ga 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ga 7	4	1	2	1	5	1	1	<1	x	—	—	—	2	1
Gb 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 9	—	—	2	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gb 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gc 2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Gc 3	17	1	17	1	14	1	—	—	x	—	—	—	12	1
Gc 4	19	1	23	1	13	1	1	<1	x	—	—	—	5	<1
Gd 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gd 4	—	—	—	—	1	<1	—	—	—	—	—	—	—	—
Ge 1	2	<1	—	—	—	—	6	1	1	<1	—	—	—	—
Ge 2	2	1	1	<1	—	—	5	1	2	1	—	—	—	—
Ge 3	—	—	—	—	—	—	—	—	x	—	—	—	—	—
Ge 4	—	—	1	<1	—	—	2	<1	x	—	—	—	—	—
Ge 5	3	<1	3	<1	—	—	3	<1	1	<1	1	<1	—	—
Ge 6	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—
Ge 7	—	—	—	—	—	—	—	—	x	—	—	—	—	—
Ge 8	—	—	—	—	—	—	6	11	—	—	—	—	—	—
Gf 1	7	<1	5	<1	3	<1	23	1	132	5	122	4	1	<1
Gf 2	2	<1	4	<1	1	<1	25	<1	454	6	35	<1	28	<1
Gf 3	—	—	—	—	—	—	—	—	12	7	9	5	—	—
Gf 4	1	<1	2	<1	2	<1	21	1	166	7	12	1	—	—
Gf 5	1	<1	4	<1	1	<1	17	<1	138	3	9	<1	—	—
Gf 6	1	<1	2	<1	3	<1	4	1	1	<1	53	9	1	<1
Gf 7	3	1	2	<1	1	<1	2	<1	2	<1	3	1	—	—
Gg 1	7	9	11	14	4	5	—	—	3	3	—	—	x	—
Gg 2	7	3	9	5	10	5	—	—	3	1	—	—	—	—
Gg 3	8	2	22	7	14	4	—	—	21	6	—	—	x	—
Gg 4	3	1	8	2	5	1	—	—	11	2	—	—	x	—
Gg 5	—	—	1	<1	—	—	—	—	1	<1	—	—	—	—
Summe	93		126		77		118		948		244		73	
%*		<1		<1		<1		<1		3		1		<1

*: % der bestimmaren Taxa; x: Bruchstücke

Tab. 5. (Fortsetzung 4)

Probe	<i>Vitrina</i> sp.		<i>Aegopinella</i> s.		Zonitidae		unbest. Reste	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	—		—		—		—	
Ga 2	—		—		—		1	100
Ga 3	—		—		—		—	
Ga 4	—		—		—		—	
Ga 5	4	1	—		—		30	7
Ga 6	—		—		—		—	
Ga 7	—		—		—		62	18
Gb 1	—		—		—		10	72
Gb 2	—		—		—		106	98
Gb 3	—		—		—		2	13
Gb 4	—		—		—		2	18
Gb 5	—		—		—		3	16
Gb 6	—		—		—		23	15
Gb 7	—		—		—		3	60
Gb 8	—		—		—		3	60
Gb 9	—		—		—		1	14
Gb 10	—		—		—		3	23
Gc 1	1	1	—		—		10	13
Gc 2	—		—		—		13	17
Gc 3	—		—		—		173	9
Gc 4	—		—		6	< 1	228	11
Gd 1	—		—		—		2	33
Gd 2	—		—		—		2	33
Gd 3	—		—		—		2	67
Gd 4	—		—		—		92	16
Ge 1	1	< 1	—		4	1	15	3
Ge 2	6	2	—		5	1	10	3
Ge 3	—		—		—		16	4
Ge 4	—		—		1	< 1	98	4
Ge 5	1	< 1	—		1	< 1	129	8
Ge 6	—		—		—		5	8
Ge 7	—		—		—		25	24
Ge 8	—		—		—		6	11
Gf 1	5	< 1	14	< 1	—		170	6
Gf 2	5	< 1	10	< 1	1	< 1	189	2
Gf 3	1	1	2	1	1	1	14	8
Gf 4	6	< 1	5	< 1	2	< 1	115	5
Gf 5	14	< 1	33	1	—		255	6
Gf 6	—		3	< 1	—		51	8
Gf 7	1	< 1	—		1	< 1	40	7
Gg 1	—		—		—		—	
Gg 2	—		—		—		4	2
Gg 3	—		—		—		10	3
Gg 4	—		—		—		10	2
Gg 5	—		—		—		8	4
Summe	45		67		22		1941	
%*		< 1		< 1		< 1		—

*: % der bestimmaren Taxa

nicht genauer bestimmbar. Apizes stellen die 3 Familien zusammen einen Anteil von 62% aller terrestrischen Schnecken.

Cochlicopidae: Während *Cochlicopa subrimata* nur äußerst selten vorkommt (2 Schalen im Schurf Gf, Tafel 12, Bild F), ist *Azeka tridentiformis* (Tafel 12, Bild E) mit 6% der bestimmbar terrestrischen Gehäuse relativ häufig. Allerdings findet sich diese Art nur im Schurf Gf in größeren Mengen, während keine Schalen in Ga, Gb, Gc und Gd sowie nur sehr wenige Individuen in Ge und Gg enthalten sind.

Carychiidae: Carychien (Tafel 10, Bild A–C) haben einen Anteil von 20% an den systematisch ansprechbaren Landgastropoden. Mit Ausnahme der generell fossilarmen Schurfe Ga, Gb und Gd sind sie regelmäßig im Untersuchungsmaterial enthalten. Bemerkenswert große Häufigkeiten entfallen auf die Horizont-Proben Ge 1, Ge 2 und Gf 2.

Die übrigen Familien sind von untergeordneter Bedeutung. Ihre jeweiligen Anteile an den bestimmbar Gehäusen der Landgastropoden betragen: Clausiliidae < 1% (Tafel 12, Bild G), Endodontidae 4% (Tafel 10, Bild D–I), Ferussaciidae < 1% (Tafel 12, Bild I), Helicidae 1% (ohne Abb.), Limacidae und Milacidae 1% (Tafel 11, Bild C, F), Pupillidae < 1% (Tafel 12, Bild A–D), Succineidae < 1% (Tafel 12, Bild H), Valloniidae 4% (Tafel 11, Bild A–B, D–E, G–H), Vitrinidae < 1% (Tafel 11, Bild I) und Zonitidae < 1% (ohne Abb.). Auffallenderweise konzentrieren sich die selteneren Gruppen wiederum, den Wasserschnecken vergleichbar, auf den Schurf Gf.

Zusammengefaßt liegen bei den terrestrischen Gastropoden folgende Dominanzverhältnisse vor: Die häufigsten Taxa sind *Granaria schuebleri* (29%), *Carychium* spp. (20%), *Azeka tridentiformis* (6%), *Vertigo angulifera* und *Discus costatus* (je 4%), *Gastrocopta nouletiana* und *Vallonia lepida* (je 3%), während die übrigen 24 Arten gemeinsam einen Anteil von 7% der systematisch zuordenbaren Schalen ausmachen.

Artenzahlen

Analog der Gruppe der Wasserschnecken wurde auch für die terrestrischen Gastropoden untersucht, ob zwischen den Schurfen statistisch absicherbare Unterschiede in der Artenzahl bestehen. Auch hier werden zunächst die innerhalb der Schurfe gefundenen Mittelwerte dargestellt (Tab. 6). Der Gruppe „Chondrinidae, Pupillidae, Vertiginidae“ wurde in dieser Berechnung die Artenzahl „1“ zugewiesen, wenn innerhalb der Proben keine Schalen enthalten waren, die eine sichere Einstu-

Tab. 6. Terrestrische Gastropoden: Artenzahlen (schurf-bezogen).

Schurf	Artenzahlen (alle Horizont-Proben)	Artenzahlen (Durchschnitt pro Horizont-Probe)
Ga	20	5,4
Gb	≥ 5	1,9
Gc	23	13,5
Gd	≥ 5	2,8
Ge	21	9,9
Gf	30	22,4
Gg	≥ 11	10,0

≥: vgl. Text

fung in eine zu den genannten Familien zählende Spezies zuließen (in der Tabelle mit „≥“ aufgeführt). Waren hingegen Schalen nachweisbar, die artlich eingeordnet werden konnten, so blieb die genannte Großgruppe unberücksichtigt. Bemerkenswerterweise treten die höchsten Artenzahlen erneut im Schurf Gf auf.

Eine Analyse der Daten im H-Test von KRUSKAL und WALLIS ergab, daß sich mindestens einer der Schurfe von den anderen signifikant unterscheidet ($H_{\text{ber.}} = 30,66$; $\chi^2_{6,0,01} = 22,46$). Einzelwertvergleiche der Artenzahlen belegten zwischen den Schurfen Ga und Gf, Gb und Gf sowie Gd und Gf signifikante Abweichungen (bei $P = 5\%$: $|R_{\text{Ga}} - R_{\text{Gf}}| = 26,22 > 24,91$; $|R_{\text{Gb}} - R_{\text{Gf}}| = 30,33 > 22,97$; $|R_{\text{Gd}} - R_{\text{Gf}}| = 29,21 > 27,55$); die übrigen Werte zeigten keine statistisch absicherbaren Differenzen.

(Anmerkung: Wegen der auch bei den Landgastropoden bestehenden hohen Unterschiede der relativen Häufigkeiten wurden keine Berechnungen der Diversitäts- und Evenness-Indizes durchgeführt.)

4. Diskussion

4.1. Erhaltungszustand

Die Mehrzahl der Gehäuse von *G. kleini* ist gut erhalten, zeigt jedoch oft an- oder abgebrochene Mündungen, vermutlich als Folge postmortalen Transports durch Wellenschlag im Uferbereich. Bei den die Schalenoberfläche durchbrechenden runden Löchern kann es sich um Bohrspuren (von Chironomiden?) handeln.

Im Gegensatz zu den Gyraulen liegen die übrigen Gastropoden oftmals nur in Bruchstücken vor. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß diese Gehäuse entweder aufgrund geringerer Schalenstärke leichter zerbrochen oder aber im Zuge längerer Transportwege vom Umland in den Krater-See relativ hohe mechanische Beanspruchung erfuhr.

Korrodierte Oberflächen sowie Steinkernerhaltung sind durch diagenetische Prozesse verursacht: Einflüsse meteorischer Wässer haben offenbar in Teilbereichen der Ablagerungen zu An- bzw. Auflösung der aragonitischen Schalen geführt.

4.2. Gastropoden-Gruppen

Neben *G. kleini* enthält das Untersuchungsmaterial diverse andere limnische sowie terrestrische Gastropoden. Die anteiligen Häufigkeiten dieser Großgruppen variieren in den einzelnen Horizonten. Als mögliche Ursachen kommen in Betracht:

Beprobte Horizonte können, z. B. verursacht durch Seespiegel-Schwankungen während des Ablagerungszeitraums, limnische und terrestrische Sedimente beinhalten und damit auch Gastropoden verschiedener Lebensbereiche. Relativ hohe Anteile einzelner Arten sind möglicherweise bedingt durch eng nebeneinander liegende, differierende ökologische Nischen im Bereich der unmittelbaren Uferzone des ehemaligen Sees. Ein Beispiel hierfür könnte *Carychium*, ein Bewohner von Feuchtgebieten, sein. Diese Gattung ist zwar in fast allen Proben vertreten, vergleichsweise hohe Anteile jedoch beinhalten einige Horizonte der Schurfe Ge und Gf.

An terrestrischen Gastropoden individuenreiche Proben spiegeln u. U. aber auch episodische Starkregen-Ereignisse wider, durch die eine höhere Anzahl an Gehäusen

in den See eingespült und hier zusammen mit den Wasserschnecken sedimentiert wurde.

Die relativ hohen Artenzahlen – sowohl an limnischen als auch an terrestrischen Gastropoden – im Schurf Gf lassen die Vermutung zu, daß nicht nur äußerst günstige Erhaltungsbedingungen für diesen Befund verantwortlich sind, sondern daß hierin ebenfalls die Umweltverhältnisse abgebildet werden. Möglicherweise war das Klima zu Zeiten der Ablagerung der in dieser Probenreihe erfaßten Sedimente vergleichsweise niederschlagsreicher. Dies kann einerseits direkt am Ufer durch die Ausdehnung von Feuchtzonen für Sumpfbewohner günstigere Lebensbedingungen geschaffen haben, andererseits können während regenreicherer Perioden mehr Gehäuse aus dem Umland in das Wasser eingespült worden sein. Im See selbst hat vielleicht eine bessere Durchlüftung dazu beigetragen, daß vergleichsweise viele Wassergastropoden-Arten siedeln konnten.

4.3. *Gyraulus kleini*

Teloconch

Die Teloconch-Merkmale der untersuchten Gyraulen entsprechen denjenigen, die HILGENDORF (1867) für *Planorbis multiformis aequeumbilicatus* sowie GOTTSCHICK (1919/20, 1920 d, 1925) und GOTTSCHICK & WENZ (1916 c) für die Varietät *Gyraulus multiformis kleini* aufgeführt haben. Es wurden in den Proben weder Individuen gefunden, die den beiden anderen, von letztgenannten Autoren beschriebenen Varietäten *G. m. applanatus* und *G. m. dealbatus*, welche nach ihren Untersuchungen in den ältesten Schichten nebeneinander auftreten sollen, zuzurechnen sind, noch solche, die Übergangsformen zu dem sich stratigraphisch anschließenden *G. steinheimensis* darstellen.

Ursache für diese Beobachtung kann sein, daß das bearbeitete Material ausschließlich den jüngeren Horizonten der *kleini*-Schicht entstammt und somit Vorgänger- bzw. abgeleitete Formen nicht mehr von der Beprobung erfaßt wurden. Indiz hierfür ist, daß im Zuge der Schurfarbeiten die Untergrenze der lakustrinen Sedimente – und damit die Obergrenze der Primären Beckenbreccie – nicht erreicht wurde (vgl. FINGER 1996). Allerdings umfassen die beprobten Horizonte bis zu 4 m Mächtigkeit, während frühere Arbeiten die am Beckenrand lagernden *kleini*-Schichten mit nur rd. 1,5 m angeben (MERGELSBERG 1980). Zumindest für Teilbereiche des Steinheimer Beckens ist damit nachgewiesen, daß die älteren limnischen Ablagerungen eine größere Mächtigkeit haben als bislang angenommen.

Protoconch

Aufgrund der REM-Untersuchungen weisen die Protoconche von *G. kleini* folgende Merkmale auf: Anwachsstreifung setzt im Durchschnitt bei 0,94 Windungen ein; embryonale Spiraltreifung reicht im Mittel bis zu 1,14 Windungen. Bei Erreichen der 1. Windung beträgt der Gehäuse-Durchmesser rd. 235 µm, die Breite des Schalenanfangsteils beläuft sich auf rd. 80 µm. Einzige Skulpturelemente der Embryonalschale sind longitudinal angeordnete Streifen, welche aus kettenförmig aneinander gereihten, in Zickzack-Linie verlaufenden Knötchen zusammengesetzt sind. Im Durchschnitt finden sich 8,4 Leisten auf den Gehäusen. Nach den horizontengebundenen Auswertungen der Streifenanzahlen bestehen zwischen den ein-

zelen Proben keine statistisch signifikanten Unterschiede. Entwicklungstendenzen, die eine Zunahme der Streifenanzahlen widerspiegeln würden, sind dem Untersuchungsmaterial nicht zu entnehmen (vgl. für die in stratigraphisch höheren Horizonten auf *G. kleini* folgenden Planorbiden GORTNER 1992).

Evolute Stellung

Bei den analysierten Gyraulen-Schalen handelt es sich nach Teleoconch- und Protoconch-Ausbildung ausschließlich um eine Art, *Gyraulus kleini* GOTTSCHICK & WENZ 1916. Der Morphotyp entspricht den von HILGENDORF (1867), GOTTSCHICK (1919/20, 1920d, 1925) und GOTTSCHICK & WENZ (1916c) angenommenen Gründerarten; der Protoconch zeigt ausnahmslos Merkmale, die NÜTZEL & BANDEL (1993) für die *G. crescens*-Gruppe ermittelten, der auch *G. kleini* zugeordnet wurde. Die Ergebnisse lassen die Vermutung zu, daß es sich bei *G. kleini* um die Gründerart der Steinheimer Gyraulen-Stammbäume handelt. Allerdings sollten weitere Untersuchungen der Gastropoden der Übergangszone *kleini-steinheimensis* durchgeführt werden, um diese Annahme zu untermauern.

4.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich

G. kleini, *Pseudamnicola pseudoglobulus* und *Lymnaea dilatata* stellen zusammen 99% aller limnischen Gastropoden. Bemerkenswerterweise handelt es sich um dieselben Spezies, die gemäß der Literatur nach dem Ende der *kleini*-Zeit – und dem damit verbundenen Aussterben der übrigen Arten – den Steinheimer See besiedelten. Dies ist als weiterer Hinweis darauf zu werten, daß die beprobten Horizonte eher den stratigraphisch höheren Lagen der *kleini*-Schicht entstammen.

Unterschiedlich häufiges Vorkommen einzelner Arten kann jedoch auch bedingt sein durch ein verschieden gutes Erhaltungspotential: Dünne, leicht zerbrechliche Schalen, wie z. B. die von *Acroloxus* und *Ancylus*, sind in geringerem Umfang überlieferbar als dickschaligere Gehäuse mit rundlicher Form, wie z. B. solche von *Pseudamnicola* und *Lymnaea*.

4.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich

Neben 24 Taxa, die in nur sehr geringen Mengen vorkommen, sind *Granaria schuebleri*, *Carychium suevicum*, *Azeka tridentiformis*, *Vertigo angulifera*, *Discus costatus*, *Gastrocopta nouletiana* und *Vallonia lepida* als häufigere Spezies anzusprechen. Zieht man rezente Lebensräume zum Vergleich heran, so können diese Gastropoden in zwei Gruppen, die in ihren Feuchtigkeitsansprüchen differieren, unterteilt werden (vgl. LOŽEK 1963; KERNEY et al. 1983): Als Bewohner feuchterer Standorte sind *Carychium*, *Azeka* sowie *Vertigo* einzustufen, dagegen bevorzugt(en) *Granaria*, *Discus*, *Gastrocopta* und *Vallonia* eher trockenere Lebensräume. Übertragen auf die Steinheimer Verhältnisse kann vermutet werden, daß die Kraterhänge insbesondere von den genannten Chondriniden, daneben von *Discus* und *Vallonia*, besiedelt waren. Die höhere Feuchtigkeitsansprüche stellenden Gattungen *Carychium*, *Azeka* und *Vertigo* hingegen haben wahrscheinlich die Uferzone bewohnt, also einen Bereich, der – im Gegensatz zu der verkarsteten Alb-Hochfläche – günstige Lebensbedingungen bot.

5. Literatur

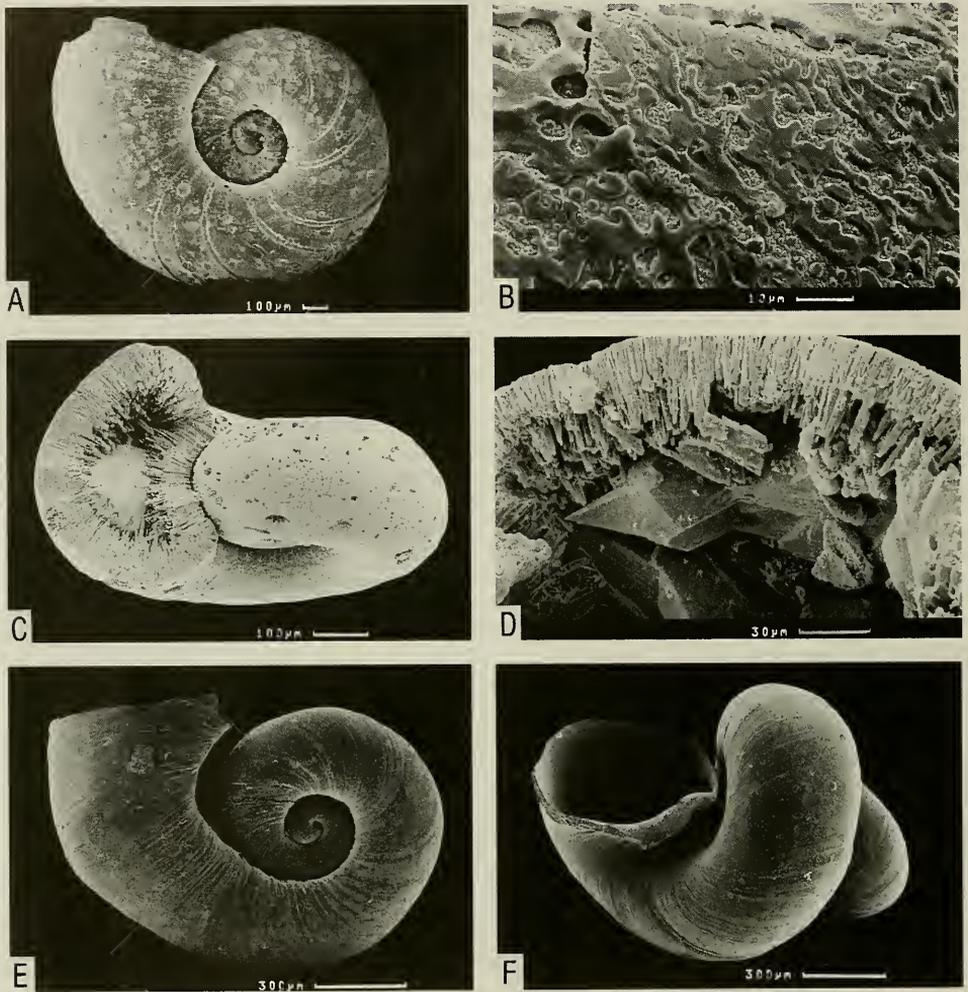
- BAHRIG, B., H. MENSINK & W. MERGELSBERG (1986): Das Steinheimer Becken (Süddeutschland). Erläuterungen zu einer geologischen Karte 1:10000. – Boch. geol. geotechn. Arb., 21: 1–31, 5 Abb., 1 Kt.; Bochum.
- BENTZ, A. (1923): Neues zum Problem des Steinheimer Beckens. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol., 4: 97–107; Stuttgart.
- (1925): Die Entstehung der „Bunten Breccie“, das Zentralproblem im Nördlinger Ries und Steinheimer Becken. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol., 1925, B: 97–104 und 141–145; Stuttgart.
- BORTZ, J., G. A. LIENERT & K. BOEHNKE (1990): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. 900 S., 47 Taf., 35 Abb., 247 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
- BRANCO, W. & E. FRAAS (1905): Das kryptovolcanische Becken von Steinheim. – Abh. Preuß. Acad. Wiss. Berlin, 1905: 1–64, 1 Taf.; Berlin.
- DARWIN, C. (1859): On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. 502 S.; London (J. Murray).
- DIETZ, R. S. (1959): Shatter cones in cryptoexplosion structures (meteorite impact?). – J. Geol., 67: 496–505, 8 Taf.; Chicago.
- ENGELHARDT, W. v., W. BERTSCH, D. STÖFFLER, P. GROSCHOFF & W. REIFF (1967): Anzeichen für den meteoritischen Ursprung des Beckens von Steinheim. – Naturwiss., 54: 198–199, 1 Abb.; Berlin.
- FINGER, I. (1996): Die miozäne Gastropoden-Fauna der *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens, unter besonderer Berücksichtigung von *Gyraulus kleini* (Gastropoda: Planorbidae). – Diplomarb. Univ. Hamburg, 110 S., 27 Abb., 17 Tab. – [Mskr.]
- FRAAS, E. (1900): Der geologische Aufbau des Steinheimer Beckens. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., 56: 47–59, 2 Abb.; Stuttgart.
- (1914): Erwidern auf W. Kranz, „Das Problem des Steinheimer Beckens“. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. 4: 113–115; Stuttgart.
- GENTNER, W., H. J. LIPPOLT & O. A. SCHAEFFER (1963): Argonbestimmungen an Kaliummineralien – XI Die Kalium-Argon-Alter der Gläser des Nördlinger Rieses und der böhmisch-mährischen Tektite. – Geochim. Cosmochim. Acta, 27: 191–200, 1 Abb., 4 Tab.; New York.
- GORTHNER, A. (1992): Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen. Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 190: 1–173, 10 Taf., 56 Abb., 27 Tab.; Stuttgart.
- GOTTSCHICK, F. (1911): Aus dem Tertiärbecken von Steinheim a. A. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., 67: 496–534, 1 Taf., 7 Abb., 1 Kt.; Stuttgart.
- (1919): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. 2. Fortsetzung. – Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges., 51: 119–127; Frankfurt a. M.
- (1919/20): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Jen. Z. Naturwiss., 56 (N. F. 49): 155–216, 3 Taf., 8 Abb.; Jena.
- (1920): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. 3.–6. Fortsetzung. – Arch. Molluskenkde., 52: 33–47, 49–66, 108–117, 163–177, 1 Taf.; Frankfurt a. M. – [1920 a–d]
- (1921): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. 7. Fortsetzung. – Arch. Molluskenkde., 53: 163–181; Frankfurt a. M.
- (1922): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. Nachtrag. – Arch. Molluskenkde., 54: 109, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1925): Noch einmal: Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol., B: 8–16 und 43–51; Stuttgart.
- GOTTSCHICK, F. & W. WENZ (1916): Die Sylvanaschichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna. – Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges., 48: 17–31, 55–74, 97–113, 1 Taf.; Frankfurt a. M. – [1916 a–c]

- & – (1919): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. I. Die Vertiginiden. – *Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges.*, **51**: 1–23, 1 Taf.; Frankfurt a. M.
- & – (1921): Ueber „Pupa aperta“ Sandberger. – *Arch. Molluskenkde.*, **53**: 212–213, 1 Abb.; Frankfurt a. M.
- GROSCHOPF, P. & W. REIFF (1966): Neue Untersuchungen im Steinheimer Becken. – *Fortschr. Mineral.*, **44**: 141–142; Stuttgart. – [1966 a]
- & – (1966): Ergebnisse neuerer Untersuchungen im Steinheimer Becken. – *Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ.*, **121**: 155–168, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1966 b]
- & – (1969): Das Steinheimer Becken. Ein Vergleich mit dem Ries. – *Geol. Bav.*, **61**: 400–412, 6 Abb.; München.
- & – (1970): Die zentrale Erhebung „Steinhirt-Klosterberg“ im Steinheimer Becken (Schwäbische Alb). – *Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F.* **52**: 169–174; Stuttgart.
- & – (1971): Vorläufige Ergebnisse der Forschungsbohrungen 1970 im Steinheimer Becken (Schwäbische Alb). – *Jh. geol. Landesamt Baden-Württ.*, **13**: 223–226; Freiburg i. Breisgau.
- HEIP, C. (1974): A new index measuring evenness. – *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **54**: 555–557, 2 Abb.; Cambridge.
- HEIP, C. & P. ENGELS (1974): Comparing species diversity and evenness indices. – *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **54**: 559–563, 1 Tab.; Cambridge.
- HILGENDORF, F. (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. – *Monatsber. k. Preuß. Akad. Wiss. Berlin*, **1866**: 474–504, 1 Taf.; Berlin.
- (1877): Neue Untersuchungen über *Planorbis multiformis*. – *Amtl. Ber. 50. Versamm. Dt. Naturforsch. u. Aerzte München*: 156–157; München.
- (1879): Zur Streitfrage des *Planorbis multiformis*. – *Kosmos*, **5**: 10–22, 2 Abb.; Leipzig.
- HYATT, A. (1880): Transformations of *Planorbis* at Steinheim, with remarks on the effects of gravity upon the forms of shells and animals. – *Proc. Amer. Assoc. Advancement Sci.*, **29**: 527–550, 1 Taf.; Boston.
- JANZ, H. (1997): Die Ostrakoden der *kleini*-Schichten des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, **B, 251**: 101 S., 13 Taf., 28 Abb., 41 Tab.; Stuttgart.
- JOOSS, C. (1902): Beiträge zur Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. – *Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ.*, **58**: 303–306, 2 Abb.; Stuttgart.
- (1912): Neue Landschnecken aus dem Obermiocän von Steinheim am Aalbuch in Württemberg. – *Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges.*, **44**: 30–45, 1 Taf.; Frankfurt a. M.
- (1918): Vorläufige Mitteilungen über tertiäre Land- und Süßwasser-Mollusken. – *Cbl. Mineral. Geol. Paläontol.*: 287–294; Stuttgart.
- KERNEY, M. P., R. A. D. CAMERON & J. H. JUNGBLUTH (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. 384 S., 12 Taf.; Hamburg & Berlin (P. Parey).
- KLÄHN, H. (1922): Das Steinheimer Becken. – *Z. Dt. geol. Ges.*, **74**: 26–161, 9 Abb.; Berlin.
- (1923): Paläontologische Methoden und ihre Anwendung auf die paläobiologischen Verhältnisse des Steinheimer Beckens. 127 S., 9 Abb.; Berlin (Borntraeger).
- KRANZ, W. (1914): Das Problem des Steinheimer Beckens. – *Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F.* **4**: 92–112, 1 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.
- (1937): Steinheimer Becken, Nördlinger Ries und „Meteorkrater“. – *Petermanns geograph. Mitt.*, **83**: 198–202, 2 Abb.; Gotha.
- KRANZ, W., K. C. BERZ & F. BERCKHEMER (1924): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim mit der Umgebung von Heidenheim, Steinheim a. A., Weissenstein, Eybach, Urspring-Lonsee, Dettingen-Heuchlingen, Gerstetten. 138 S., 18 Abb., 1 Kt.; Stuttgart (Kohlhammer).
- LINDER, A. & W. BERCHTOLD (1979): Elementare statistische Methoden. 248 S., 8 Taf., 33 Abb.; Basel, Boston & Stuttgart (Birkhäuser).
- LOŽEK, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. 374 S., 32 Taf., 91 Abb., 11 Tab., 1 Kt.; Prag (Verlag der Tschechoslow. Akad. Wiss.).
- MENSINK, H. (1967): Zur Entwicklungsgeschichte der tertiären Planorben aus dem Steinheimer Becken in Süddeutschland. – *Habil.-Schrift Univ. Bochum*, **66** S., 22 Abb. – [Mskr.]
- (unter Mitwirkung von B. BAHRIG und W. MERGELSBERG) (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). – *Palaeontographica*, **A, 183**: 1–63, 10 Taf., 29 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

- MERGELSBERG, W. (1980): Die Geologie der tertiären Sedimente im W-Teil des Steinheimer Beckens. – Diplomarb. Univ. Bochum, 73 S., 30 Abb., 2 Tab. – [Mskr.]
- MILLER, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., 56: 385–406, 1 Taf.; Stuttgart.
- NÜTZEL, A. & K. BANDEL (1993): Studies on the side-branch planorbids (Mollusca, Gastropoda) of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (Southern Germany). – Scripta Geol., Spec. Issue 2: 313–357, 9 Taf., 13 Abb.; Leiden.
- QUENSTEDT, F. A. (1866): Das Steinheimer Becken. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., 22: 116–127; Stuttgart.
- REIFF, W. (1977): The Steinheim Basin – an impact structure. – In: RODDY, D. J., R. P. PEPIN & R. B. MERRILL (Hrsg.): Impact and explosion cratering: 309–320, 9 Abb.; New York (Pergamon Press).
- (1988): Zur Gleichaltrigkeit der Einschlagkrater (Meteorkrater) Steinheimer Becken und Nördlinger Ries. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. 70: 383–397, 3 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- RIEDEL, F. (1990): Die Bedeutung der Embryonalschale für die systematische Einstufung rezenter und fossiler Süßwasserschnecken. – Diplomarb. Univ. Hamburg, 121 S., 180 Abb. – [Mskr.]
- ROHLEDER, H. P. T. (1933): Meteor-Krater (Arizona) – Salzpflanze (Transvaal) – Steinheimer Becken. – Z. Dt. geol. Ges., 85: 463–468; Berlin.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. 550 S., 59 Abb., 190 Tab.; 6. Auflage, Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
- SANDBERGER, F. (1870–75): Die Land- und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt. 1000 S., 36 Taf.; Wiesbaden (Kreidel).
- SANDERS, H. (1968): Marine benthic diversity: A comparative study. – The Amer. Naturalist, 102: 243–282, 18 Abb.; Chicago.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER (1963): The mathematical theory of communication. 125 S.; Urbana (Univ. Illinois Press).
- STUTZER, O. (1936): „Meteor Crater“ (Arizona) u. Nördlinger Ries. – Z. Dt. geol. Ges., 88: 510–523, 2 Taf., 2 Abb.; Berlin.
- WENZ, W. (1922): Die Entwicklungsgeschichte der Steinheimer Planorben und ihre Bedeutung für die Deszendenzlehre. – Natur u. Museum, 52: 135–158, 82 Abb.; Frankfurt a. M. – [1922 a]
- (1922): Eine neue Lauria aus dem Obermiocän von Steinheim am Albuch. – Arch. Molluskenkde., 54: 106–109, 1 Abb.; Frankfurt a. M. – [1922 b]
- (1938–44): Gastropoda. Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. – In: SCHINDEWOLF, O. H. (Hrsg.): Handbuch der Paläozoologie, 6, 1639 S., 4211 Abb.; Berlin (Borntraeger).
- ZILCH, A. (1959–60): Gastropoda von Wilhelm Wenz †. Teil 2: Euthyneura. – In: SCHINDEWOLF, O. H. (Hrsg.): Handbuch der Paläozoologie, 6, 825 S., 2515 Abb.; Berlin (Borntraeger).

Anschrift der Verfasserin:

Dipl.-Geol. Imme Finger, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Bundesstraße 55, D-20146 Hamburg.



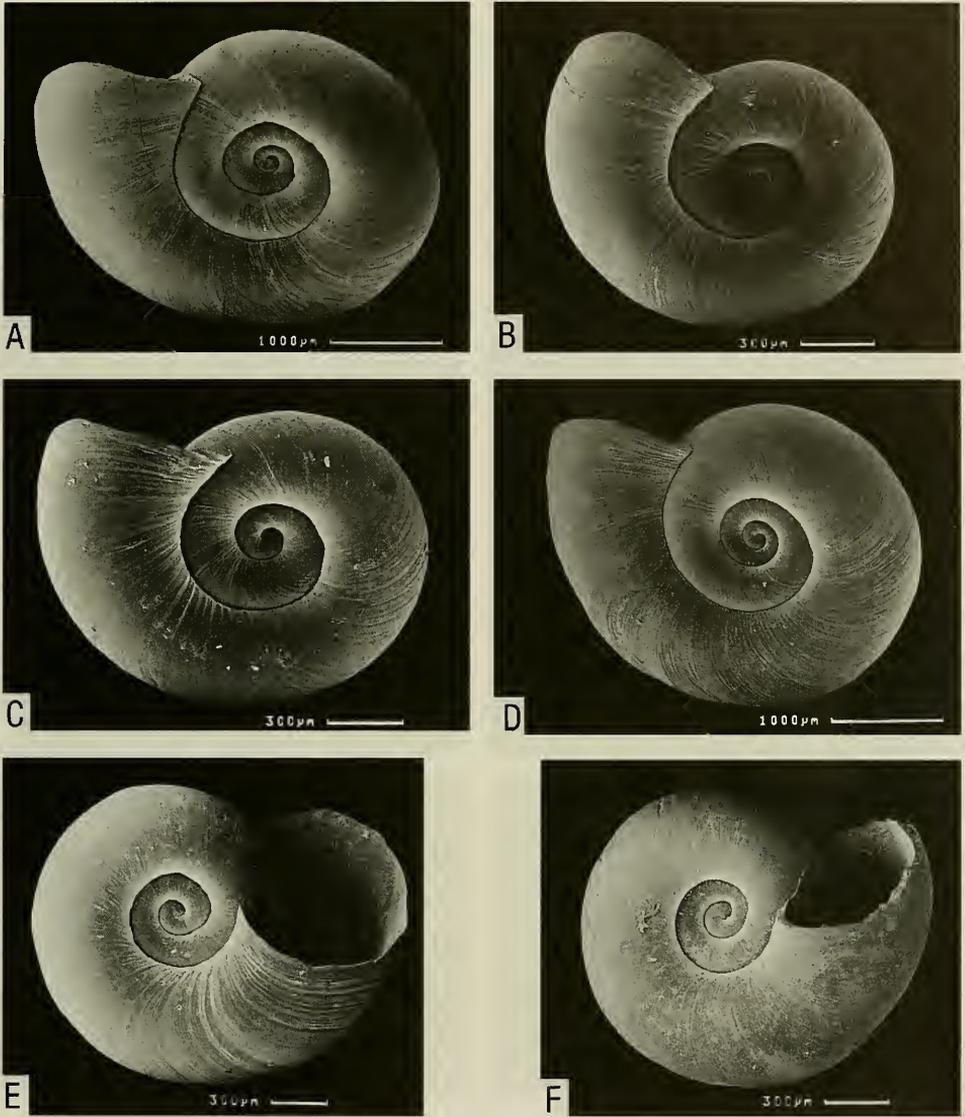
Tafel 1

Gyraulus kleini: Erhaltungszustand (Bild A–D)

- Bild A. Horizont-Probe Gd 2. – SMNS 62995/1.
- Bild B. Horizont-Probe Ge 4. – SMNS 62995/2.
- Bild C. Horizont-Probe Gb 1. – SMNS 62995/3.
- Bild D. Horizont-Probe Gb 3. – SMNS 62995/4.

Gyraulus kleini: skalaride Gehäuse (Bild E–F)

- Bild E. Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 62995/5.
- Bild F. Horizont-Probe Ge 3. – SMNS 62995/6.

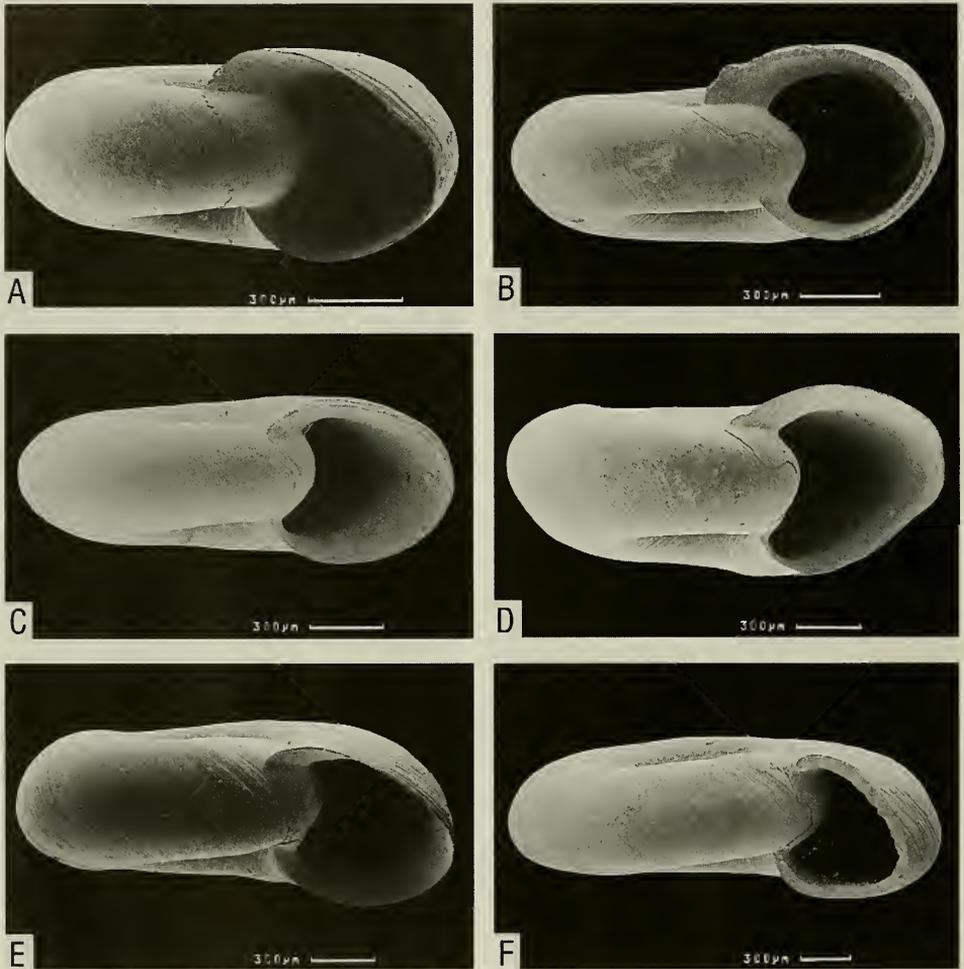


Tafel 2

Gyraulus kleini: Teleoconch

(Bild A–D: Apikalansicht, Bild E–F: Umbilikalansicht)

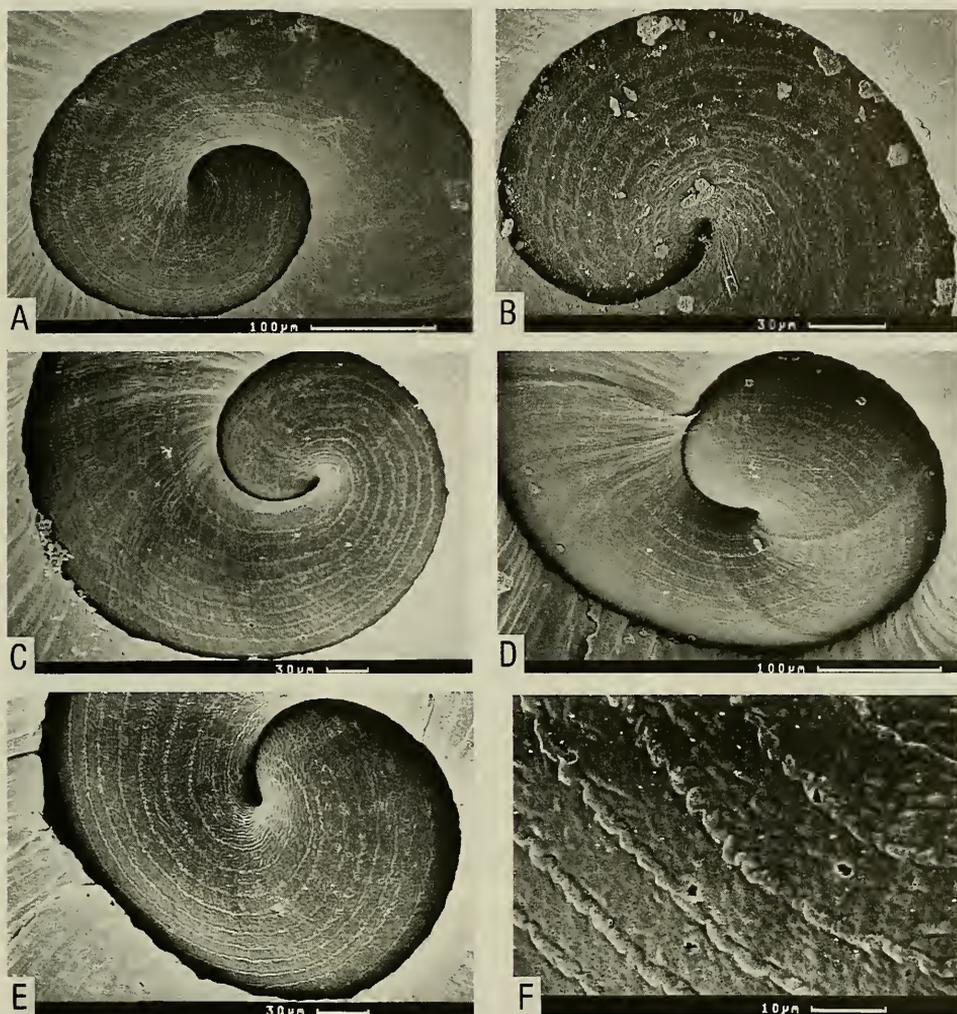
- Bild A. Horizont-Probe Ge 2. – SMNS 62995/7.
- Bild B. Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62995/8.
- Bild C. Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62995/9.
- Bild D. Horizont-Probe Ge 6. – SMNS 62995/10.
- Bild E. Horizont-Probe Gd 4. – SMNS 62995/11.
- Bild F. Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 62995/12.



Tafel 3

Gyraulus kleini: Teleoconch (Lateralansicht)

- Bild A. Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62995/13.
- Bild B. Horizont-Probe Ge 8. – SMNS 62995/14.
- Bild C. Horizont-Probe Ge 8. – SMNS 62995/15.
- Bild D. Horizont-Probe Gd 4. – SMNS 62995/11.
- Bild E. Horizont-Probe Ge 6. – SMNS 62995/16.
- Bild F. Horizont-Probe Ge 6. – SMNS 62995/17.



Tafel 4

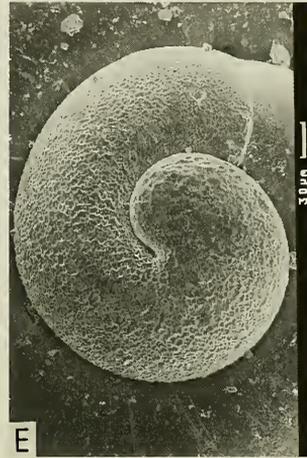
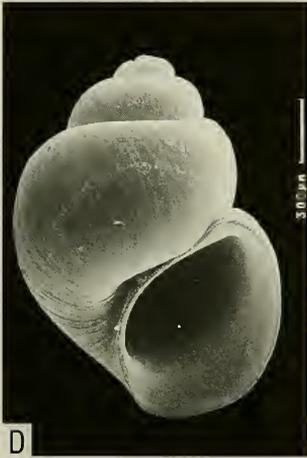
Gyraulus kleini: Protoconch

- Bild A. Horizont-Probe Ge 7. – SMNS 62995/18.
Bild B. Horizont-Probe Ge 7. – SMNS 62995/19.
Bild C. Horizont-Probe Gd 4. – SMNS 62995/20.
Bild D. Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 62995/21.
Bild E. Horizont-Probe Gf 4. – SMNS 62995/22.
Bild F. Horizont-Probe Gf 4, Detail aus Bild E. – SMNS 62995/22.

Tafel 5

Limnische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Lymnaeidae, Hydrobiidae, Bithyniidae, Ancyliidae, Micromelaniidae

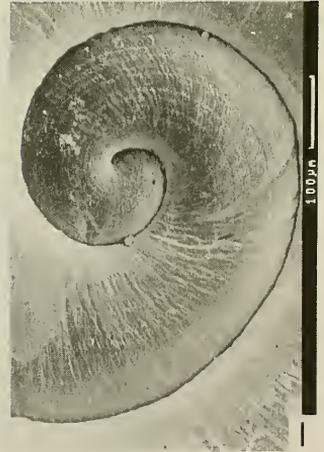
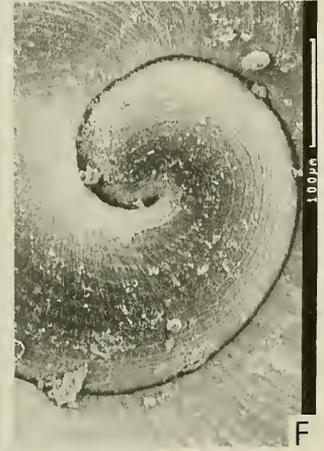
- Bild A–B. *Lymnaea dilatata*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 62996.
Bild C. *Lymnaea armaniacensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 62997.
Bild D–E. *Pseudamnicola pseudoglobulus*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Proben Ge 5 und Ge 7. – SMNS 62998/1–2.
Bild F. *Hydrobia subventrosa*, Teleoconch, Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62999.
Bild G. *Bithynia* sp., Operkulum, Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 63000.
Bild H. *Ancylus deperditus*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63001 (beim Lösen vom REM-Teller zerbrochen).
Bild I. *Caspia steinheimensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 3. – SMNS 63002.



Tafel 6

Limnische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Planorbidae

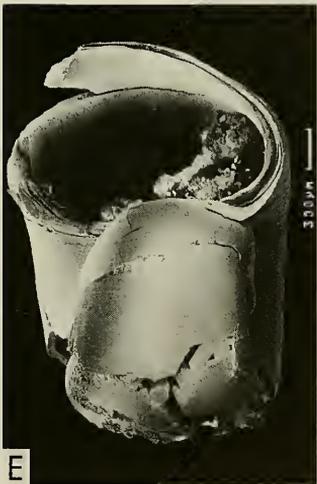
- Bild A–C. *Gyrorbis hilgendorfi*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63003.
- Bild D–F. *Gyrorbis septemgyratiformis*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63004/1–3.
- Bild G–I. *Hippentis fasciata*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63005.



Tafel 7

Limnische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Planorbidae

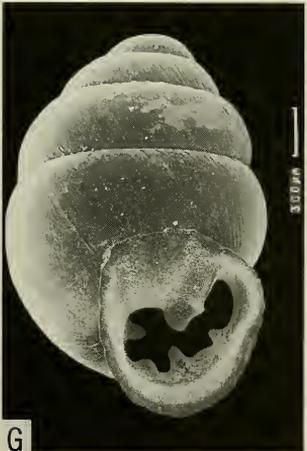
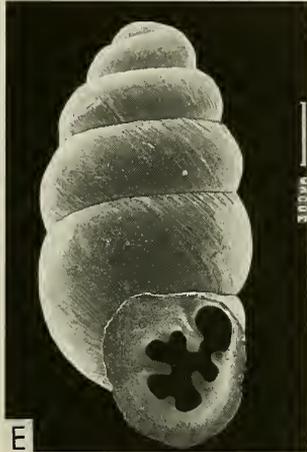
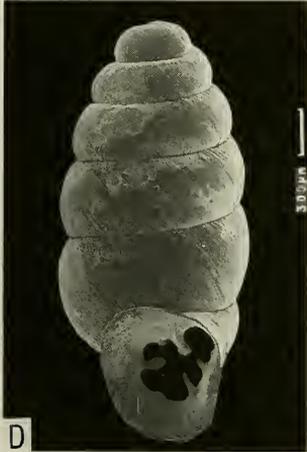
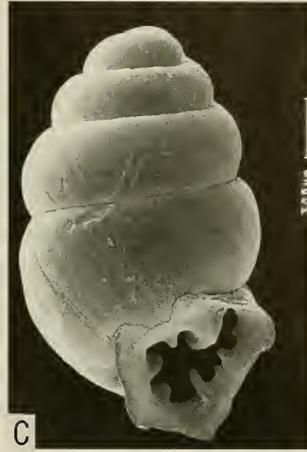
- Bild A–C. *Segmentina larteti*, Teleoconch (umbilikal, apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 2.
– SMNS 63006.
- Bild D–F. *Planorbarius cornus*, Teleo- (umbilikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe
Gf 2. – SMNS 63007.



Tafel 8

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Chondrinidae

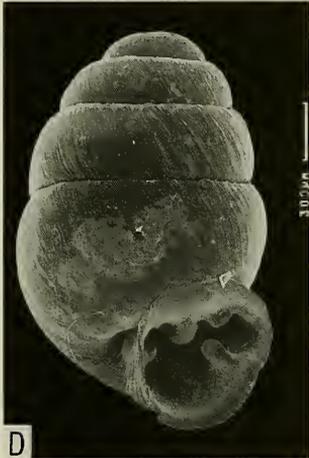
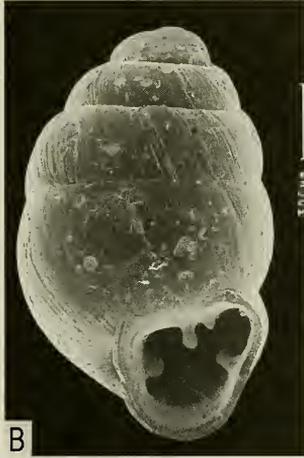
- Bild A–C. *Gastrocopta nouletiana*, Teleoconch und Mündung, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63008/1–3.
Bild D–F. *Gastrocopta suevica*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63009/1–3.
Bild G. *Gastrocopta acuminata*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63010.
Bild H–I. *Granaria schuebleri*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Proben Ga 7 und Ga 5. – SMNS 63011/1–2 (SMNS 63011/2 beim Lösen vom REM-Teller zerbrochen).



Tafel 9

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Vertiginidae

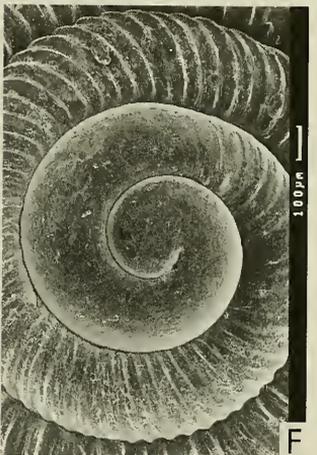
- Bild A–B. *Vertigo callosa*, Teleoconch, 6-zählige Formen, Horizont-Probe Gf 5. – SMNS 63012/1–2 (SMNS 63012/2 beim Lösen von REM-Teller zerbrochen).
- Bild C. *Vertigo callosa*, Teleoconch, 5-zählige Form, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/3.
- Bild D. *Vertigo callosa steinheimensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/4.
- Bild E. *Vertigo callosa diversidens*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/5.
- Bild F. *Vertigo callosa perarmata*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/6.
- Bild G. *Isthmia lentilii*, Teleoconch, Horizont-Probe Gc 4. – SMNS 63013.
- Bild H. *Vertigo angulifera*, Teleoconch, Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63014.
- Bild I. *Vertigo protracta*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 63015.



Tafel 10

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Carychiidae, Endodontidae

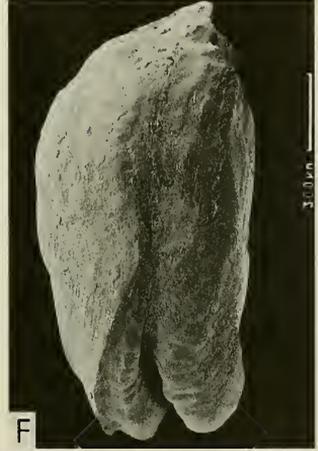
- Bild A. *Carychium* sp., Teleoconch, Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63016.
Bild B–C. *Carychium suevicum*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63017.
Bild D–F. *Discus costatus*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63018.
Bild G–I. *Punctum propygmaceum*, Teleo- (apikal, umbilikal) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63019.



Tafel 11

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Valloniidae, Limacidae, Milacidae, Vitrinidae

- Bild A–B. *Strobilops joossi*, Teleoconch (apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63020.
Bild C. *Limax* sp., Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63021.
Bild D–E. *Vallonia lepida*, Teleoconch (apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63022.
Bild F. *Milax* sp., Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63023.
Bild G–H. *Vallonia subcyclophorella*, Teleoconch (apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 63024.
Bild I. *Vitrina* sp., Protoconch, Horizont-Probe Ga 5. – SMNS 63025.



Tafel 12

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Pupillidae, Cochlicopidae, Clausiliidae, Succineidae, Ferussaciidae

- Bild A–B. *Pupilla iratiana*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63026.
Bild C. *Pupilla steinheimensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63027.
Bild D. *Pupilla submuscorum*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63028.
Bild E. *Azeka tridentiformis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63029.
Bild F. *Cochlicopa subrimata*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63030.
Bild G. Clausilien-Apex, Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 63031.
Bild H. *Succinea minima*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 5. – SMNS 63032 (beim Lösen vom REM-Teller zerbrochen).
Bild I. *Cecilioides aciculella*, Teleoconch, Horizont-Probe Ge 8. – SMNS 63033.

