

Die Evolution der Gastropoden aus biologischer und paläontologischer Sicht.

von Klaus Bandel

Die Evolution der Schnecken begann vermutlich schon während des Kambriums, läßt sich aber, ähnlich wie bei den Muscheln, erst seit dem früheren Ordovizium - vor etwa 500 Millionen Jahren - mit zahlreichen Fossilien sicher belegen. Aus dem Kambrium kennt man zwar zahlreiche Fossilreste, die den Mollusken zuzuordnen sind, jedoch sind sie von so einfacher napf- bis mützchenförmiger Gestalt, daß sie auch den ursprünglichen Formen der anderen Klassen der Mollusken zugeordnet werden könnten. Die meist bilateralsymmetrischen, oben zugespitzten und nur schwach eingerollten Schalen der kambrischen Mollusken geben nicht darüber Auskunft, ob der Körper in ihrem Inneren ebenfalls bilateralsymmetrisch organisiert war, wie bei den Cephalopoden, Bivalviern, Rostroconchiern, Monoplacophoren und Scaphopoden, oder ob der Eingeweidessack gegen den Kopf/Fuß um etwa 180° verdreht wurde, wie es bei den Gastropoden der Fall ist. Da schon im Kambrium eine Entwicklung von sich planspiralig einrollenden Formen mit geschlitztem Schalenrand zu den im Paläozoikum weit verbreiteten Bellerophonitiden erkennbar ist, und die ganze Gruppe während der unteren Trias wieder völlig erlischt, bleibt noch unklar, ob es sich bei ihnen um Schnecken handelte, oder eher eine den bilateralsymmetrischen Monoplacophoren näher gelegene Verwandtschaft anzunehmen ist. Die Schalenstruktur der Bellerophonitiden ist die Kreuzlamelle, die bei vielen Schnecken auftritt, nicht aber bei den heutigen Monoplacophoren. Doch sind die beiden molluskentypischen Schalenstrukturen der Kreuzlamelle und der Perlmutter schon bei den Vorfahren der heutigen Klassen vertreten gewesen und demnach heute breit gestreut. Auch die frühontogenetische Schale gleicht nicht jener der Gastropoda, sondern ist streng bilateral-asymmetrisch.

Seit dem Ordovizium sind verschiedene Schneckengruppen anzutreffen und teilweise über die Zeit hinweg bis zu den noch lebenden Arten zu verfolgen. Allerdings lassen sich viele der dort auftretenden Arten noch nicht klar einer systematischen Einheit zuordnen, da ihre Schalen nur unvollständig erhalten, bzw. noch nicht hinreichend erforscht sind.

Die heutigen Schnecken lassen sich in vier Unterklassen unterteilen, wenn Weichkörper und Schalengestalt gleichwertig in die Klassifikation miteinbezogen werden. Eine solche taxonomische Einteilung macht dann Sinn, wenn die reichen fossilen Befunde mit den rezenten Daten verbunden werden sollen. Den Ausschlag für die systematische Einordnung bilden natürlich die rezenten Vertreter, über die viel mehr Information aus Anatomie, Ontogenese, Ökologie und Verhalten zu

gewinnen ist, als bei den Fossilien möglich wäre. Die Fossilien ermöglichen hingegen, die aus dem Rezenten gewonnenen Bezüge in die Vergangenheit zurückzuverfolgen, welche bei den Schnecken immerhin den Zeitraum von 500 Millionen Jahren umfaßt. Demnach gibt es die Archaeogastropoda, die Neritimorpha, die Caenogastropoda und die Heterostropha. Alle diese Gruppen sind anatomisch deutlich voneinander trennbar und durch den Gang der Ontogenese voneinander geschieden. Die Bildung der frühen Schale kann als ausschlaggebender Faktor bei der Einstufung im Hinblick auf Interpretation der Fossilien genutzt werden. Fossile Schnecken müssen demnach so gut erhalten sein, daß die ersten Schalenwindungen erfassbar sind, wenn sie in das System eingefügt werden sollen, da das Adultgehäuse selten alleine ausreicht. An einer solchen Erhaltung hapert es bisher noch bei den reichen Faunen aus Ordovizium, Silur und Devon. Das macht die Suche nach besonders gut erhaltenen fossilen Faunen nötig, die es nur an ganz wenigen Orten auf der Erde gibt. Aus dem Karbon ist die Fauna in den Appalachen der USA und von New South Wales in Australien reich an guten Fossilien, in der Trias haben die St. Cassian Schichten der Dolomiten in den Alpen bisher mehrere hundert Arten mit wohlerhaltener Schale geliefert, im Jura sind eine Reihe von Fundstellen in Europa wichtig, in der Kreide ist besonders die Fauna aus Mississippi und Tennessee in den USA sehr ergiebig und aus dem Tertiär liegen reiche Faunen aller Erdregionen vor.

Den Archaeogastropoden gemeinsam ist eine Ontogenese, in deren Verlauf niemals eine planktotrophe Larve auftritt und somit auf die Embryonalschale direkt die Adultschale folgt (Abb. 1). Als weitere Eigenheit wird die vom Embryo ursprünglich gebildete bilateralsymmetrische Schale anfangs nicht verkalkt und vor dem Übergang zum Bodenleben zumeist durch den Weichkörper aktiv verformt und verkalkt erst danach. Die Torsion des Weichkörpers erfolgt beim mit Schale versehenen Embryo. Dieser kann sich während dieses Zeitpunktes als Embryo im Inneren einer Eikapsel oder frei schwimmend als Larve im Plankton befinden (Abb. 2). Bei der durch Wachstum erzeugten Verdrehung des Eingeweidesackes um etwa 180° wandert die Anlage des Fusses passiv auf die ventrale Schalseite, es hat sich zudem ein Operculum ausgebildet. Anschließend wird die Schale zwischen den beiden innen ansitzenden Schalenmuskeln und dem von außen drückenden Fuß in die trochospirale Gestalt gezwungen. Dabei bilden sich zwei Falten heraus und aus dem bilateral symmetrischen, oben offenen, eiförmigen Schälchen wird eine rechts, manchmal auch linksgewundene Schale (Abb. 3).

Bei der Verkalkung durchsetzen die Kristalle des Aragonit die organische Embryonalschale und können sich sogar bis nach außen durchprägen (Abb. 4). Die Verformung und Verkalkung der Schale erfolgt bei frei schwimmenden Formen kurz vor dem Übergang zum Bodenleben.

Bei den Neritimorpha tritt zur Embryonalschale noch die von der planktotrophen Larve gebildete Schale hinzu, ehe mit der Abscheidung der Adultschale begonnen wird. Bei allen Gastropoden mit der Potenz zur Bildung einer freischwimmenden Veligerlarve kann aber die Ausformung der Larvenschale unterbleiben, wenn den sich entwickelnden Embryonen ein Ersatz zur planktonischen Nahrung geboten wird. Dieser Ersatz ist sehr unterschiedlicher Natur und kann aus zusätzlicher Dotterflüssigkeit oder Dotterplättchen bestehen, die in der Eikapsel enthalten sind. Es können auch andere, sich nicht entwickelnde Eier innerhalb einer Kapsel (Nähreier) gefressen werden, und schließlich können geschlüpfte Embryonen auch in einer Bruthöhle weiterernährt werden, in der die Mutter Nahrungspartikel bereitstellt. Die Embryonalschale wird im Falle der nichtplanktonischen Ernährung zu einem meist über eine Windung hinausgehenden, oft mehrere Windungen oder besonders geblähtem Anfangs-Gehäuse ausgebaut. Sie läßt sich leicht von den Embryonalschalen der Archaeogastropoden unterscheiden.

Die planktotrophe und die dotterreiche (lecitotrophe) Entwicklung sind bei den meisten marinen Verwandtschaftskreisen der Gastropoden innerhalb nahe verwandter Einheiten nebeneinander verwirklicht und oft auch innerhalb der Arten einer Gattung anzutreffen (Abb. 5, 6). Bei Süßwasser- und Landschnecken ist hingegen nur die lecitotrophe Entwicklung ausgebildet.

Bei Neritimorpha erfolgt die erste Schalenabscheidung bereits am tordierten Embryo, es entsteht aber eine eiförmige Embryonalschale mit Ähnlichkeiten zu jener der Archaeogastropoden (Abb. 7). Schon früh löst sich der Mantel vom Schalenrand, so daß von einer apikalen flachen Schalenkalotte abgesehen, auf der restlichen Embryonalschale Anwachsstreifen entwickelt sind. Die Larvialschale, vom planktonfressenden Veliger nach dem Schlüpfen aus der Eikapsel ausgebildet, wird der Embryonalschale in engen Windungen angelegt (Abb. 8). Hierbei wird bei den schon im Devon deutlich hervortretenden Neritopsiden, von denen nur zwei Arten bis heute überlebt haben, eine konvolut aufgewundene Larvialschale entwickelt. Bei den seit der Trias zunehmend wichtigeren Neritiden werden alle Innenwände der Schale aufgelöst. Ein kurzer, einheitlicher Körper füllt die oft mehrere Windungen umfassende Larvialschale aus. Bei den terrestrischen Vertretern der Neritimorphen wie *Hydrocena* ist auch bei dotterreicher Entwicklung die typische eiförmige Gestalt der Embryonalschale erhalten (Abb. 9). Die paläozoischen Platycceraten, die bereits seit dem Ordovizium an Crinozoen parasitierten, besitzen eine neritimorphe Larvialschale (Abb. 10). Ihre eigenständige Geschichte trennt sich von jener der übrigen, meist pflanzliche Nahrung von Hartsubstraten abschabenden Neritopsiden und Neritiden schon im Ordovizium. Neritimorpha haben sich demnach seit dem Ordovizium als völlig eigenständige Gruppe der Gastropoden entwickelt.

Die Caenogastropoda können entweder ein planktotrophes Larvenstadium aus-

bilden, oder bei anderer Ernährung den Bau der Larvalschale unterlassen. Im Gegensatz zu den Neritimorpha wird die Embryonalschale mit welchem die planktotrophe Larve schlüpft, zumeist noch fast vollständig mit dem Mantelgewebe verbunden ausgeschieden. Erst kurz vor dem Schlüpfen lösen sich Mantel und Schale voneinander und damit beginnt die Anwachsstreifung. Die Embryonalschale weist somit keine Anwachsstreifen auf, kann aber in vielfältiger und taxonomisch auswertbarer Weise ornamentiert sein (Abb. 11). Auf die etwa eine Windung umfassende Embryonalschale folgt mit meist drastischem Skulpturwechsel die mehr oder weniger hoch gewundene Larvalschale im gleichen Windungssinn (Abb. 12). Innerhalb der verschiedenen Gruppen der Caenogastropoda lassen sich unterschiedliche Larvalschalengestalten feststellen und von den heutigen Formen ausgehend in die Vergangenheit verfolgen.

Die Ctenoglossa etwa zeichnen sich durch hohe, meist 4-6 Windungen umfassende, oft mit kräftigem Ornament versehene Larvalschalen aus, die häufig am Mündungsrand einen kräftigen Vorsprung aufweisen (Abb. 13). Hier lassen sich die modernen Triphoroideen und Janthinoideen auf die paläozoischen und mesozoischen Zygopleuroideen beziehen. Die bisher ältesten gesicherten Arten dieser Gruppen lebten im Unterkarbon, doch im Devon sind ganz ähnliche Fossilien anzutreffen, deren frühe Windungen aber noch unbekannt sind.

Die Cerithiimorpha mit kurzer, meist wenige Windungen umfassender, mehr oder weniger kräftig ornamentierter Larvalschale (Abb. 14) sind durch das Mesozoikum hindurch in einer ganzen Reihe von Gruppen verfolgbar, lassen sich allerdings bisher noch nicht mit paläozoischen Fossilien in Verbindung bringen (Abb. 15). Dagegen läßt sich bisher ganz gut belegen, daß während der Jurazeit sich aus ihren Reihen die Littorinomorpha entwickeln mit heute so charakteristischen Einheiten wie die alle Felsküsten besiedelnden Littorinoideen (Abb. 16), die auch ins Süßwasser vorgedrungenen Risssoideen und die Landschnecken um die Gattung *Pomatias*.

Die Verwandtschaft der modernen und mesozoischen Stromboiden läßt sich mit jener der triassischen Loxonematoideen über die Larvalschalengestalt in Verbindung setzen (Abb. 17). Wenn sich das auch für paläozoische Vertreter bestätigten ließe, dann wäre hier eine Verbindung zu fossilen Formen um die Gattung *Loxonema* gefunden, deren früheste Vertreter im Ordovizium lebten. Aus diesem Verwandtschaftskreis heraus können sich sowohl die Neomesogastropoda wie auch die Neogastropoda gebildet haben. Unter der Bezeichnung Neomesogastropoda werden die Vertreter der Calyptraeideen (Abb. 18), Naticoideen (Abb. 19), Cypraeideen (Abb. 20), Tonnoideen (Abb. 22) und Scaphoconchina (Echinospira-Gruppe) (Abb. 23) verstanden, die sich an Hand ihrer charakteristischen Larvenschalen gut bis in die mittlere Kreide verfolgen lassen, aber nicht weiter in die Vergangenheit zurückreichen. Ihnen gemeinsam ist die große Larvalschale. Sie wird bei Cypraeideen vom Weichkörper umhüllt, bei den Tonnoideen über einen

Manteltentakel (Abb. 21) nachträglich mit Schalenmaterial überkleidet und bei den Scaphoconchina von einer Gallertehülle umgeben (Abb. 23).

Bei Neogastropoden wird die Larvalschale von anfänglichen Formen in der Kreide einfach, während des Tertiärs in den sich ausgliedernden systematischen Einheiten zunehmend charakteristisch orientiert (Abb. 24). Damit kann der Gang der Differenzierung dieser formenreichen modernen, räuberischen Meeresschnecken während des Tertiärs gut zurückverfolgt werden.

Die Heterostropha als vierte Unterklasse der Gastropoden weisen in der Regel eine Embryonal- und Larvalschale auf, deren Windungssinn dem der Adultschale entgegengesetzt ist (Abb. 25). Der Wechsel von der meist linksgewundenen frühontogenetischen Schale in die dann rechtsgewundene Adultschale findet bei Arten mit planktotropher Larve während des Baues der Larvalschale statt (Abb. 26). Die Embryonalschale entsteht ebenso wie jene der Caenogastropoda. Sie ist zum größten Teil an das Schalen-abscheidende Mantelgewebe angeheftet und weist somit erst kurz vor dem Schlüpfzeitpunkt Anwachsstreifen auf. Die Larvalschale ist von Anwachsstreifen oder Falten abgesehen meist glatt. Der Richtungswechsel kann bei verschiedenen systematischen Einheiten zu unterschiedlichen Zeiten des Schalenbaus erfolgen.

Es zeigte sich in den letzten Jahren bei zunehmender Kenntnis der Anatomie der Vertreter dieser Schneckengruppe, daß die Pulmonaten und Opisthobranchier mit den Allogastropoda in einen stammesgeschichtlichen Zusammenhang gebracht werden können (Abb. 27). Letztere stehen in vielen Merkmalen den Caenogastropoda noch nahe. Die drei Ordnungen der Heterostropha haben sich jedoch schon während des Paläozoikums auseinander entwickelt. Die Allogastropode *Donaldina* aus dem Unterkarbon von New South Wales, sowie eine ähnliche Art aus der Obertrias der Dolomiten sind von der modernen *Murchisonella* aus dem Riffmilieu des Indo-Pazifik (Abb. 28) nicht zu trennen. Auch moderne Vertreter der Gattung *Mathilda* (Abb. 29,30) wie verschiedener Gattungsgruppen innerhalb der Architectonioideen lassen sich schon in der Trias erkennen (Abb. 31). Letztere haben wahrscheinlich Beziehungen zu einigen Arten der paläozoischen polyphyletischen Euomphaloideen. Allerdings ist momentan noch zu wenig über die frühontogenetische Schale der paläozoischen bis in das Ordovizium zurückreichenden Arten bekannt.

Die Cephalaspidoidea unter den Opisthobranchiern lassen sich hinsichtlich der frühontogenetischen Schale nicht von den Allogastropoda unterscheiden (Abb. 32). Mit dem Beginn des Tertiärs wird bei Opisthobranchiern die Schale in unterschiedlichen Einheiten reduziert, bis schließlich nur noch der Embryo, bzw. die Larve eine Schale hat. Bei den seit dem Alttertiär sich entwickelnden Pteropoden baut das erwachsene Tier die Schale der Larve weiter. Einige Nudibranchier

schlüpfen mit so geräumiger Embryonalschale, daß die Larve in sie hineinwachsen kann. In den diversen sich während des Tertiärs herausdifferenzierenden Nacktschneckengruppen wird die Schale ganz allgemein während der Metamorphose zum kriechenden Jungtier abgeworfen.

Die Pulmonaten sind ebenfalls in drei uneinheitliche Gruppierungen aufzutrennen, die sich mit Hilfe der Schalenbildung voneinander trennen lassen. Die Archaeopulmonaten sind vornehmlich im Übergangsbereich Land Meer beheimatet und haben eine normale heterostrophe Schale (Abb. 33) wie bei Allogastropoda und Opisthobranchia, deren Richtungswechsel nur bei Formen mit lecitotropher Entwicklung schwer erkennbar wird. Ihre fossilen Vertreter haben sich bisher sicher in den Jura hinein verfolgen lassen, doch gibt es bereits im Karbon mögliche ältere Vorfahren. Die Basommatophora sind dem Süßwasser verbunden und haben ihre Schalenontogenese diesem Milieu vollständig angepaßt. Es wird keine freischwimmende Larve mehr ausgebildet. Bei ihnen ist der embryonale und larvale Schalenanteil der marinen Vorfahren auf ein winziges Anfangskäppchen beschränkt. Der Embryo wird bei seiner Eiklaraufnahme im Wachstum durch die Schale nicht eingeschränkt. Erst "nachlarval" wird die Schale dann in der Art der späteren Adultschale vom Embryo ausgeschieden, so daß zwischen der Schale des Embryos und jener des geschlüpften Tieres oft kein oder nur wenig Unterschied vorhanden ist (Abb. 34). Basommatophora sind erstmals in der Purbeck Fazies des oberen Jura Westeuropas nachgewiesen (Abb. 35). Bisher ist ihre Geschichte nicht weiter in ältere Schichten verfolgbar, jedoch sind die Basommatophora im Jura bereits deutlich morphologisch von den Archaeopulmonata getrennt.

Weniger klar ist die Geschichte der Stylommatophora zurückverfolgbar. Bei diesen dem Landleben verhafteten Lungenschnecken, erfolgt die Bildung der Embryonalschale weitgehend unter Mantelbedeckung (Abb. 35), da sich der Mantel über der Schale schließt, diese damit festhält und sich erst kurz vor dem Schlüpfen öffnet und unter die Schale zurückzieht. Die Embryonalschalen sind glatt und damit von den mit meist kräftigen Anwachsstreifen versehenen Basommatophoren unterschieden. Fossilien sind bisher nur bis in die obere Kreide hinein eindeutig den Stylommatophora zuzuordnen.

Gastropoden sind also mit Hilfe der Schalengestalt zumeist systematisch erfaßbar. Heute vorhandenen und anatomisch abgegrenzte Verwandtschaftskreise können durch die Zeit hindurch in die ferne Vergangenheit des Altpaläozoikums verfolgt werden. Aus der Kenntnis der Anatomie und Genetik der Schnecken abgeleitete Evolutionsmodelle lassen sich durch die paläontologischen Befunde überprüfen, verbessern und untermauern, oder verwerfen. Damit repräsentieren die Schnecken eine der Organismengruppen, deren biologische Erforschung durch paläontologische Daten wesentlich verbessert werden kann.

Abbildungen:

- 1: Die Archaeogastropoden (Trochoidea)- Embryonalschale von etwa 0,15 mm Breite ist von der Adultschale gut abgesetzt.
- 2: Der metamorphosebereite Embryo einer Trochoidee von etwa 0,2 mm Durchmesser ist noch in der Eikapsel.
- 3: Die Verfaltung der Embryonalschale einer karibischen Archaeogastropode schafft ein eigentümliches Muster.
- 4: Bei der Verkalkung der Embryonalschale kann sich ein Muster nach außen durchprägen wie bei *Calliostoma*. (etwa 0,2 mm breit).
- 5: Die etwa 0,8 mm hohe Larvalschale einer Muricide (Neogastropoda) aus dem Roten Meer ist in charakteristischer Weise gemustert.
- 6: Bei der abgebildeten karibischen Muricide verlassen die Jungen das Gelege kriechend und in diesem Falle ist keine Larvalschale entwickelt, sondern auf die Embryonalschale folgt direkt die Adultschale.
- 7: Die 0,25 mm große Embryonalschale von *Nerita* (Neritomorpha) vor dem Schlüpfen als Veligerlarve.
- 8: Die voll ausgewachsene, 0,7 mm große Larvalschale einer Neritide aus dem Roten Meer ist konvolut aufgewunden.
- 9: Die terrestrische *Hydrocena* schlüpft mit für die Unterklasse Neritomorpha typischer 0,4 mm großer Embryonalschale als kriechendes Jungtier.
- 10: Die systematische Zuordnung der Platyceraten wie dieser 2,5 mm großen Art aus der Trias wird durch die neritomorphe Larvalschale belegt.
- 11: Embryonalschalen der Caenogastropoda wie bei einer Neogastropode aus dem Roten Meer sind oft in charakteristischer Weise skulptiert (0,15 mm breit).
- 12: Das Muster der Larvalschale unterscheidet sich von dem der Embryonalschale. Gleiche Schale wie in Abb. 11, etwa 1 mm hoch.
- 13: Eine Ctenoglosse aus dem Dan (ältestes Tertiär) Dänemarks mit der für die Gruppe charakteristischen, hochgewundener, 0,6 mm hoher Larvalschale, die von der Adultschale gut abgesetzt ist.
- 14: Die triassische Vorfahrenschaft der modernen Cerithiimorpha und Littori-

nomorpha zeigen die kräftig berippte, kurze (0,5 mm hoch) Larvenschale in der St. Cassian- Fauna der Dolomiten.

- 15: Eine Cerithiimorphe aus dem Eozän Frankreichs (Gan) mit berippter Larvalschale (0,4 mm hoch), die zwischen mesozoischen und modernen Formen vermittelt.
- 16: Die kräftig skulptierte, 0,3 mm hohe Larvalschale von *Nodilittorina* aus dem Roten Meer weist einen kräftigen Vorsprung der Mündungslippe auf.
- 17: *Polygyrina* ist eine Loxonematide der Trias und vermittelt zwischen paläozoischen und mesozoischen Schnecken mit ihrer etwa 1 mm großen Larvalschale.
- 18: Die Napfschnecken der Calyptraeoiden wie *Sabia* aus dem Indopazifik haben große (0,8mm) Larvalschalen.
- 19: Räuberische Naticiden besitzen der Adultschale sehr ähnliche Larvalschale, wie diese 1,2 mm große aus dem Plankton des Roten Meeres.
- 20: Kaurischnecken zeigen von der Adultschale sehr abweichend skulptierte und geformte Larvalschalen, wie diese 1,2 mm große Larvalschale aus dem Roten Meer.
- 21: Tonnoideenlarven besitzen einen Mantelrüssel, wie bei der Larve aus dem Roten Meer sichtbar ist.
- 22: Der Mantelrüssel der Tonnoideen umkleidet das 4 mm große Larvenschälchen von außen.
- 23: Bei *Trivia* aus der Gruppe der Scaphoconchina ist die eigentliche Schale von einer Gallertehülle umkleidet. Echinospiral larve aus dem Roten Meer.
- 24: Neogastropode (Turride) mit deutlich unterschiedlicher Skulptur in Embryonal-Larval- und Adultschale. (0,6 mm hoch).
- 25: Schlanker, moderner Vertreter der Heterostropha (Allogastropode) aus Indonesien mit linksgewundener Larvalschale auf der rechtsgewundenen Adultschale. Schale etwa 1 mm hoch.
- 26: Die triassische Tofanellide aus den St. Cassian- Schichten weist den Wechsel von der Links- in die Rechtswindung in der 0,25 mm großen Larvalschale auf.
- 27: Eine schlanke (1 mm hoch) Allogastropode aus der Trias ist möglicherweise der Vorfahr der heterostrophen Nerineen aus Jura und Kreide.

- 28: *Murchisonella* aus der tropischen Lagune des Barriereriffes Australiens gleicht im Detail karbonischen und triassischen Schnecken. Schale etwa 1 mm lang.
- 29: Bei *Mathilda* aus der Trias der Dolomiten ist die linksgewundene, etwa 0,3 mm große Larvalschale schräg auf die rechtsgewundene Adultschale aufgesetzt.
- 30: Die moderne *Mathilda* aus dem Eozän von Frankreich gleicht weitgehend ihren triassischen Vorfahren. Breite der schräg aufgesetzten Larvalschale beträgt etwa 0,3 mm.
- 31: Bei den Architectoniciden ist die linke Larvalschale um die gleiche Achse gewunden wie die rechte Adultschale. Das triassischen Schälchen mißt 0,4 mm in der Breite.
- 32: *Acteonina* (5,5 mm hoch) aus der Trias der Dolomiten könnte mit den rezenten Archaeopulmonaten wie den Cephalaspideen aber auch den kretazischen Actaeonellen verwandt sein, die alle eine linksgewundene Larvalschale haben.
- 33: *Melampoides* aus dem oberen Jura Spaniens weist alle Merkmale der modernen Ellobiiden auf, inklusive der etwa 0,2 mm breiten, linken Larvalschale.
- 34: Die unterkretazische Planorbide aus dem Purbeck von England zeigt die gleiche Embryonalschalenskulptur wie die moderne *Gyraulus*. Die erste Windung mißt 0,2 mm.
- 35: Schon im obersten Jura sind stylommatophore Landschnecken mit einem relativ großen und glatten Protoconch versehen. *Cherusiola* aus dem Juragebirge hat eine 1,2 mm große Schale.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Klaus Bandel

Geologisch-Paläonthologisches Institut und Museum

Bundesstraße 55

2000 Hamburg 13

Manuskripteingang: Mai 92

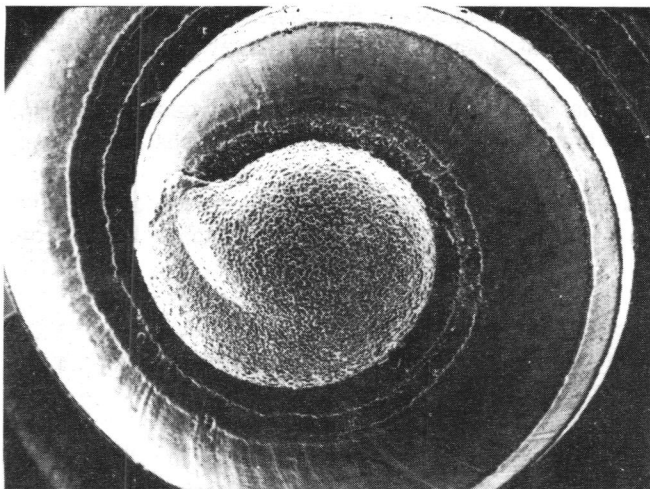


Abb. 1:
Die
Archaeogastropoden (Trochoidea)-
Embryonal-
schale von
etwa 0,15
mm Breite ist
von der
Adultschale
gut abgesetzt.

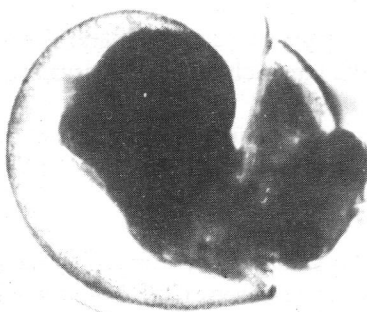


Abb. 2:
Der metamor-
phosebereite
Embryo einer
Trochoidee
von etwa 0,2
mm
Durchmesser
ist noch in der
Eikapsel.

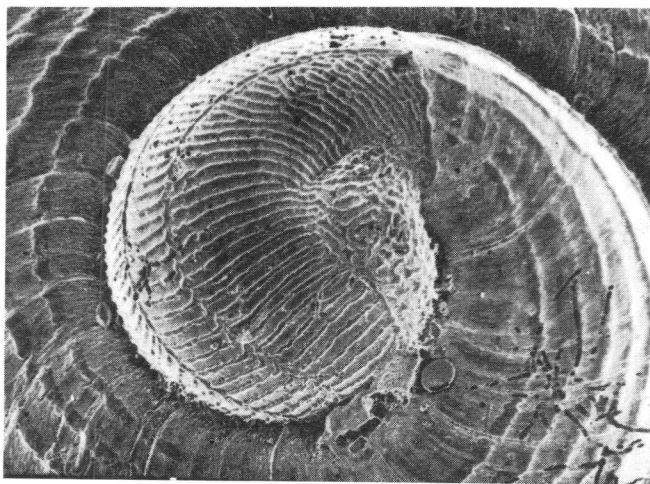


Abb.3:
Die Verfä-
ltung der
Embry-
onalschale
einer karibi-
schen Archae-
ogastropode
schafft ein
eigentümli-
ches Muster.

Abb. 4:
Bei der
Verkalkung der
Embryonalschale
kann sich ein
Muster nach
außen
durchprägen
wie bei
Calliostoma.
(etwa 0,2 mm
breit).

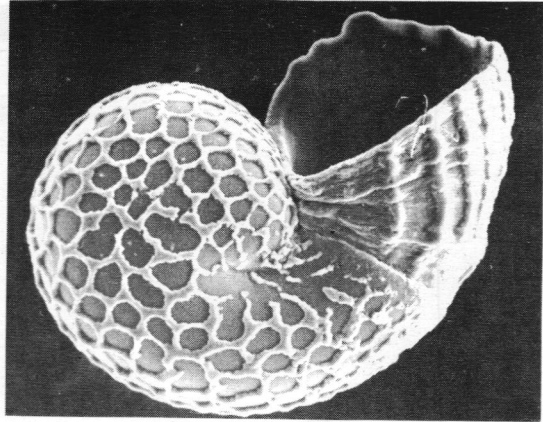


Abb5:
Die etwa 0,8
mm hohe
Larvalschale
einer Muricide
(Neogastropoda)
aus dem Roten
Meer ist in
charakteristi-
scher Weise
gemustert.

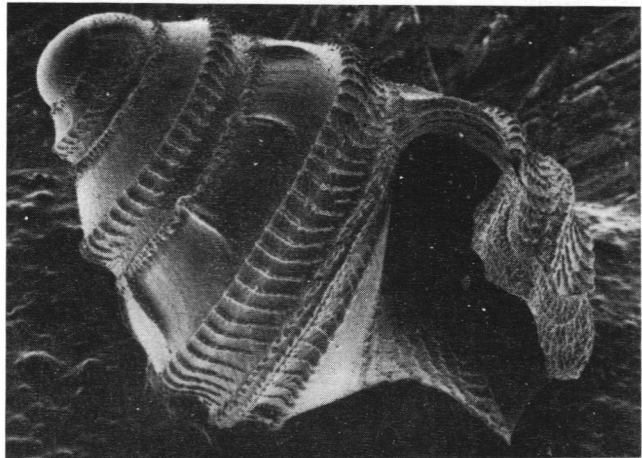
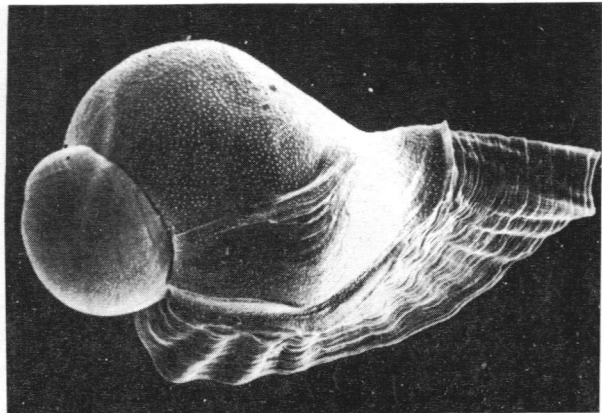


Abb 6:
Bei der abgebil-
deten karibi-
schen Muricide
verlassen die
Jungen das
Gelege krie-
chend und in
diesem Falle ist
keine Larval-
schale entwik-
kelt.



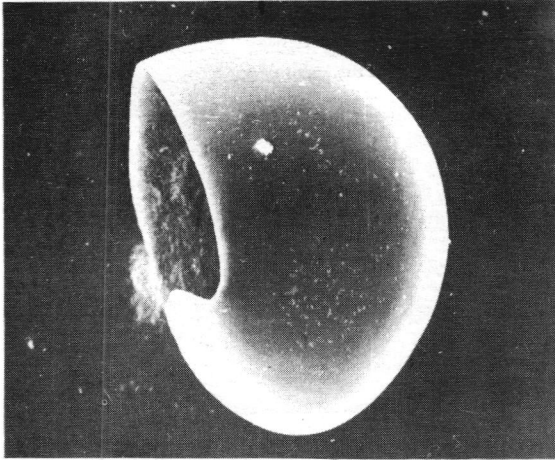


Abb. 7:
Die 0,25 mm
große
Embryonalschale
von Nerita
(Neritomorpha)
vor dem
Schlüpfen als
Veligerlarve.

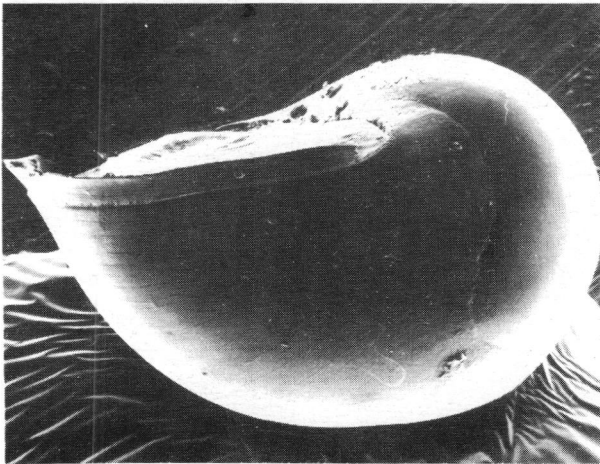


Abb. 8:
Die voll
ausgewach-
sene, 0,7 mm
große Larval-
schale einer
Neritide aus
dem Roten
Meer ist
konvolut
aufgewunden.

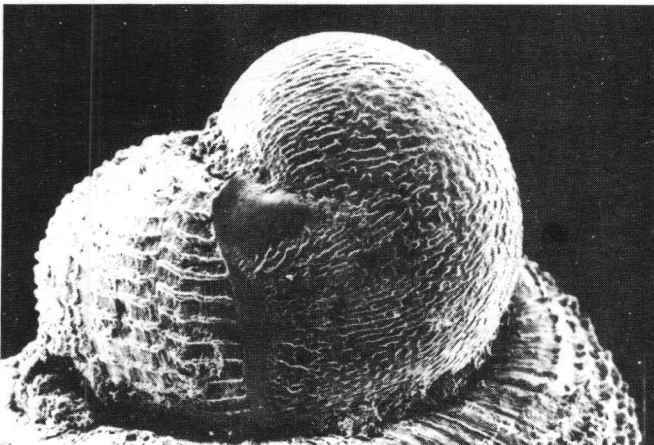


Abb. 9:
Die terrestri-
sche Hydro-
cena schlüpft
mit für die
Unterklasse
Neritomorpha
typischer 0,4
mm großer
Embryonalschale
als kriechen-
des Jungtier.

Abb. 10:
Die systematische Zuordnung der Platyceraten wie dieser 2,5 mm großen Art aus der Trias wird durch die neritomorphe Larvalschale belegt.

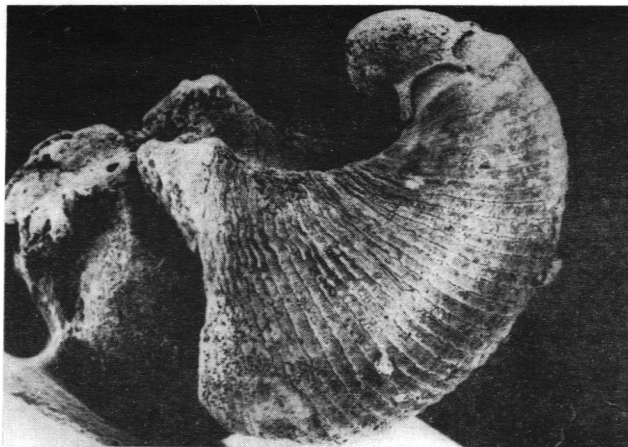


Abb. 11:
Embryonalschalen der Caenogastropoda wie bei einer Neogastropode aus dem Roten Meer sind oft in charakteristischer Weise skulptiert (0,15 mm breit).

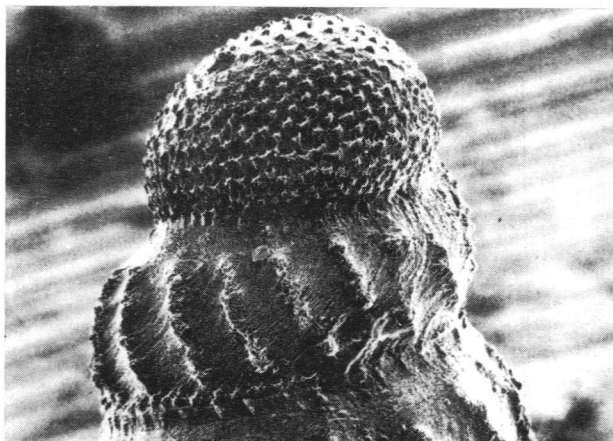
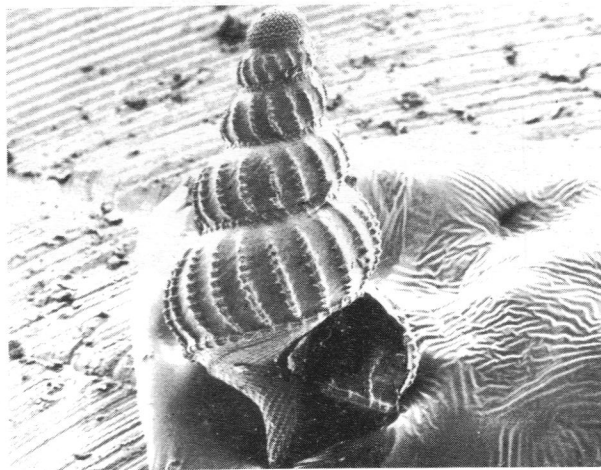


Abb. 12:
Das Muster der Larvalschale unterscheidet sich von dem der Embryonalschale. Gleiche Schale wie in Abb. 11, etwa 1 mm hoch.



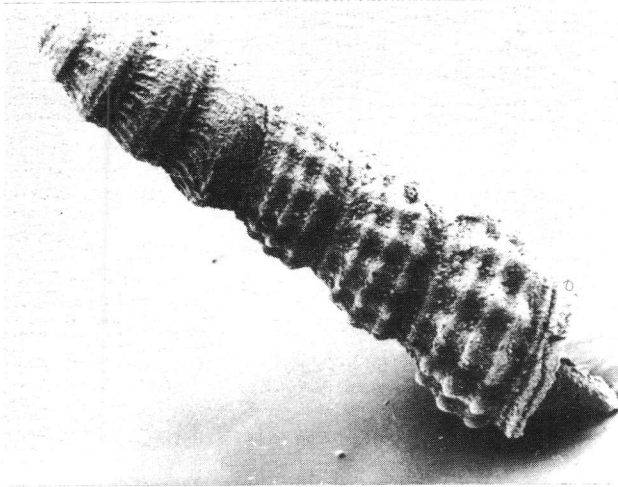


Abb. 13:
Eine
Ctenoglosse
aus dem Dan
(ältestes
Tertiär)
Dänemarks
mit der für
die Gruppe
charakteristi-
schen, hoch-
gewundener,
0,6 mm hoher
Larvalschale,
die von der
Adultschale
gut abgesetzt
ist.



Abb. 14:
Die triassische
Vorfahrenschaft
der modernen
Cerithiimorpha
und Littori-
nomorpha
zeigen die
kräftig
berippte,
kurze (0,5
mm hoch)
Larvenschale
in der St.
Cassian-
Fauna der
Dolomiten.

Abb. 15:
Eine Cerithii-
morphe aus
dem Eozän
Frankreichs
(Gan) mit
berippter
Larvalschale
(0,4 mm hoch),
die zwischen
mesozoischen
und modernen
Formen
vermittelt.

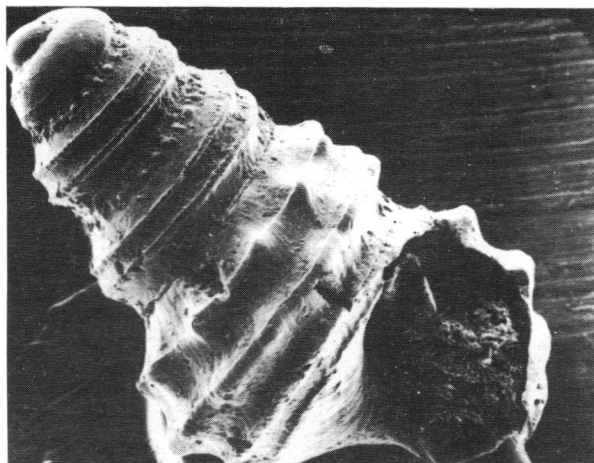


Abb 16:
Die kräftig
skulptierte, 0,3
mm hohe
Larvalschale
von
Nodilittorina
aus
dem Roten
Meer weist
einen kräftigen
Vorsprung der
Mündungslippe
auf.

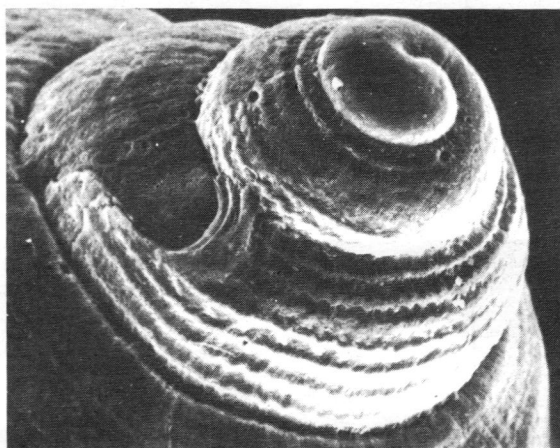
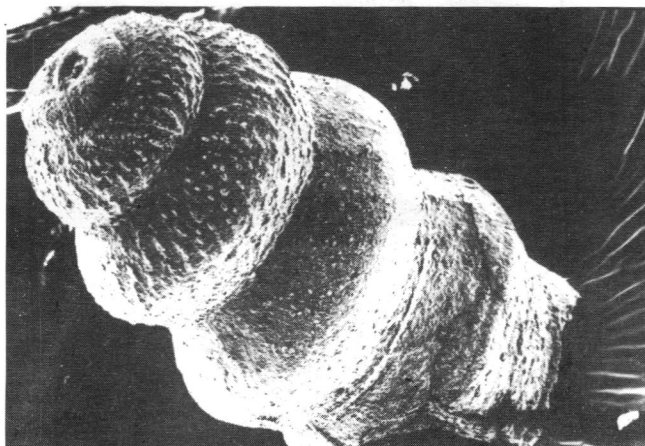


Abb 17:
Polygyrina ist
eine Loxonema-
tide der Trias
und vermittelt
zwischen
paläozoischen
und mesozoi-
schen Schnecken
mit etwa 1 mm
großen
Larvalschale.



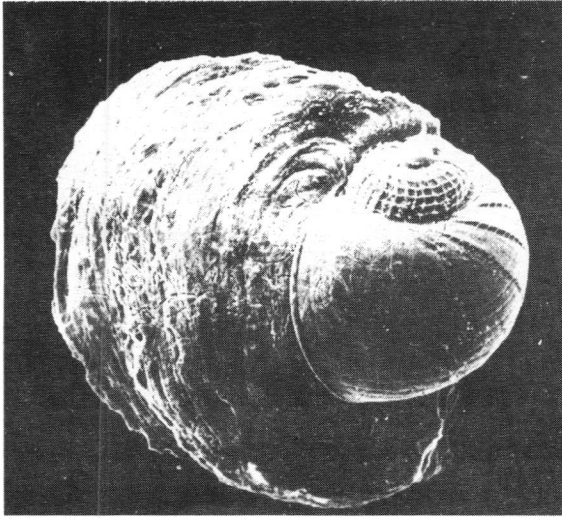


Abb 18:
Die Napf-
schnecken der
Calyptraeiden
wie Sabia aus
dem Indo-
pazifik
haben große
(0,8mm)
Larvalschalen.

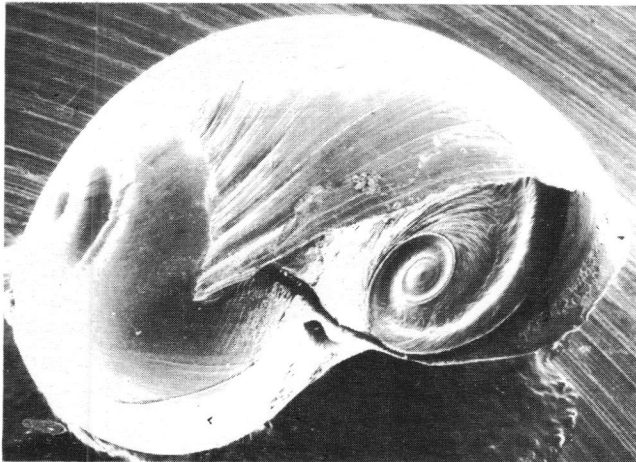


Abb. 19:
Räuberische
Naticiden
besitzen der
Adultschale
sehr ähnliche
Larvalschale,
wie diese 1,2
mm große aus
dem Plankton
des Roten
Meeres.

Abb. 20:
Kaurischnecken
zeigen von der
Adultschale
sehr abwei-
chend skulp-
tierte und
geformte
Larvalschalen,
wie diese 1,2
mm große
Larvalschale
aus dem Roten
Meer.

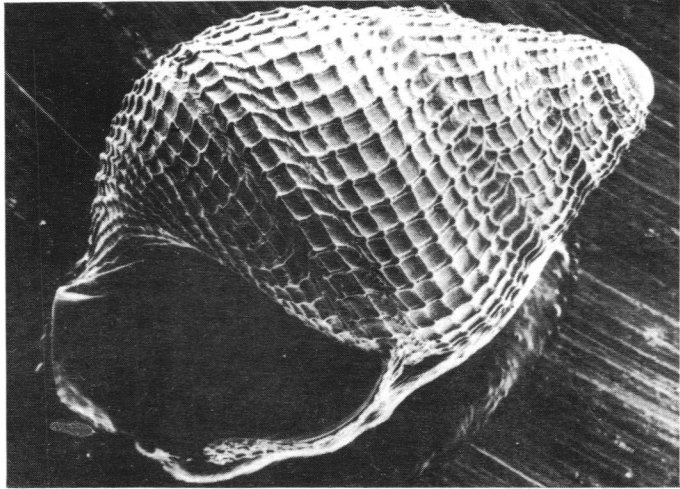


Abb. 21:
Tonnoideenlar-
ven besitzen
einen Mantel-
rüssel, wie bei
der Larve aus
dem Roten
Meer sichtbar
ist.

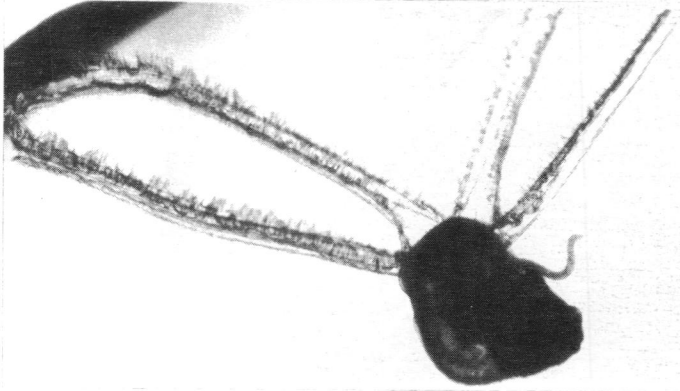
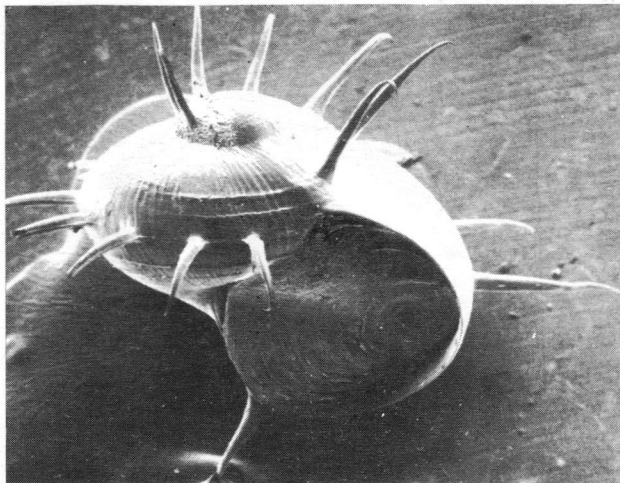


Abb. 22:
Der Mantel-
rüssel der
Tonnoideen
umkleidet das 4
mm große
Larvenschälchen
von außen.



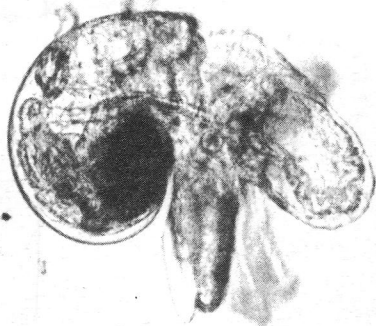


Abb. 23:
Bei Trivia aus
der Gruppe
der
Scaphoconchina
ist die eigent-
liche Schale
von einer
Gallertehülle
umkleidet.
Echinospiralärve
aus dem Roten
Meer.

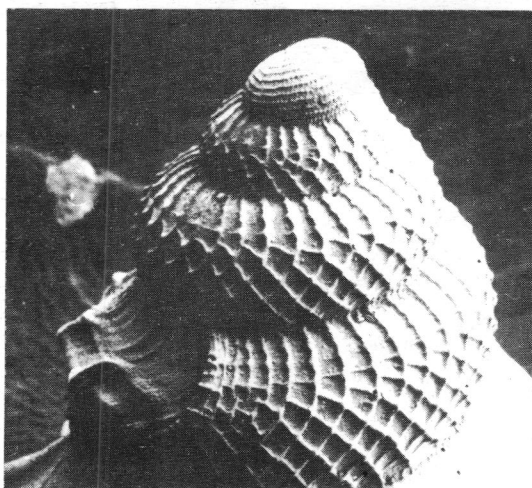


Abb. 24:
Neogastropode
(Turridae) mit
deutlich
unterschiedli-
cher Skulptur
in Embryonal-
Larval- und
Adultschale.
(0,6 mm
hoch).

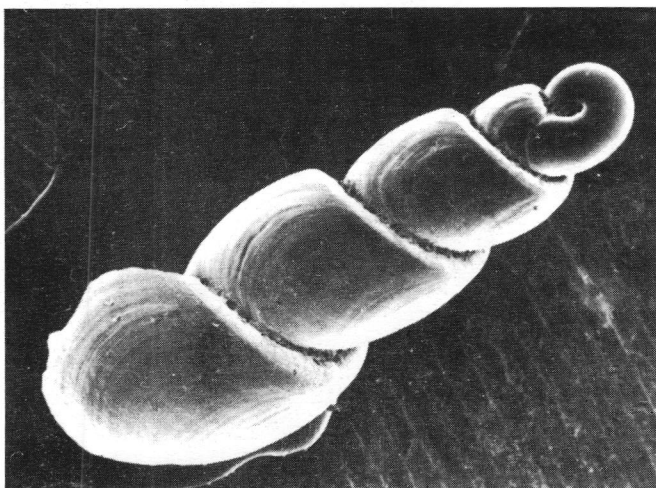


Abb. 25:
Schlanker,
moderner
Vertreter der
Heterostropho
(Allogastro-
pode) aus
Indonesien
mit linksge-
wundener
Larvalschale
auf der
~~rechts~~gewundenen
Adultschale.
Etwa 1 mm.

Abb. 26:

Die triassische Tofanellide aus den St. Cassian-Schichten weist den Wechsel von der Links- in die Rechtswindung in der 0,25 mm großen Larvalschale auf.

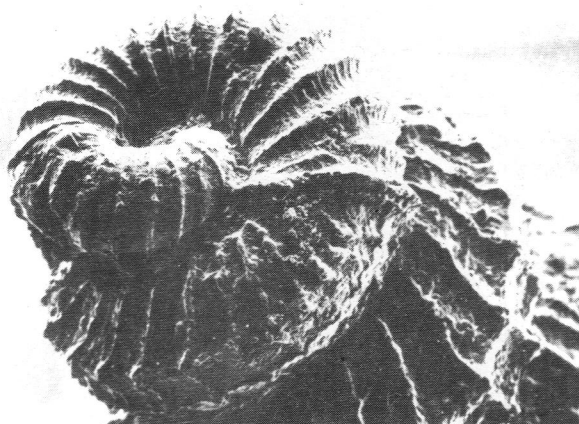


Abb. 27:

Eine schlanke (1 mm hoch) Allogastropode aus der Trias ist möglicherweise der Vorfahr der heterostrophen Nerineen aus Jura und Kreide.

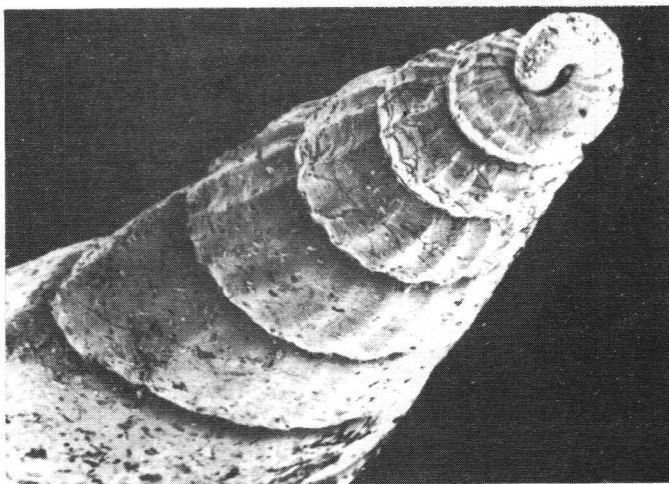
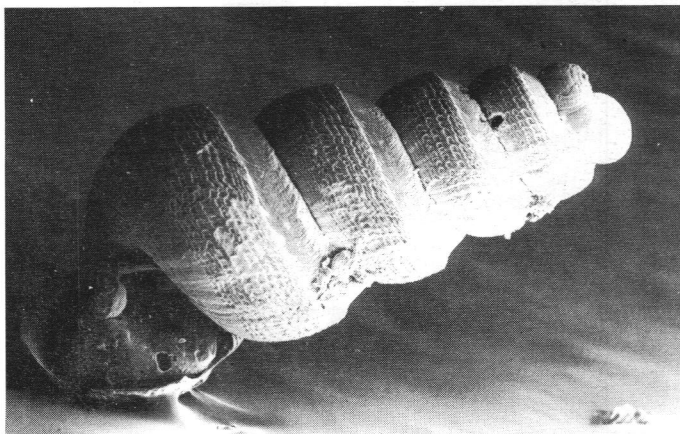


Abb. 28:

Murchisonella aus der tropischen Lagune des Barriereriffes Australiens gleicht im Detail karbonischen und triassischen Schnecken. Schale etwa 1 mm lang.



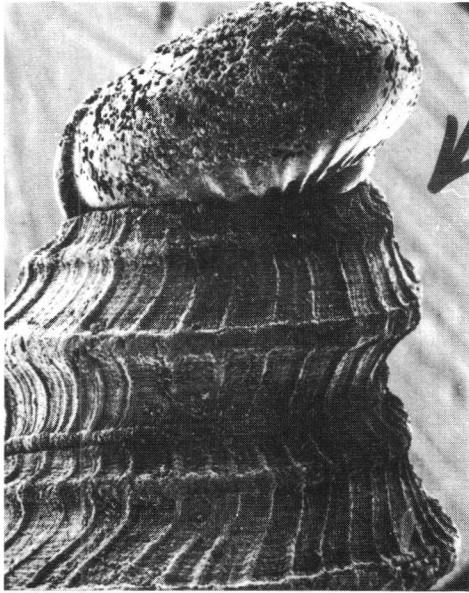


Abb. 29:
Bei Mathilda
aus der Trias
der Dolomiten
ist die
linksgewundene,
etwa 0,3 mm
große Larval-
schale schräg
auf die
rechtsgewundene
Adultschale
aufgesetzt.

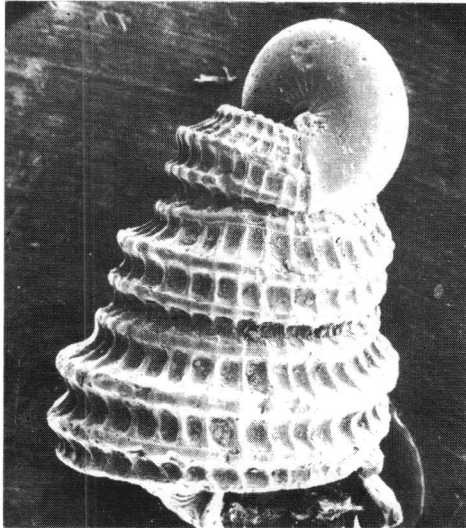


Abb. 30:
Die moderne
Mathilda aus
dem Eozän
von Frank-
reich gleicht
weitgehend
ihren
triassischen
Vorfahren.
Breite der
schräg
aufgesetzten
Larvalschale
beträgt etwa
0,3 mm.

Abb.31:
Bei den Archi-
tectoniciden ist
die linke
Larvalschale
um die gleiche
Achse gewun-
den wie die
rechte Adult-
schale. Das
triassischen
Schälchen
mißt 0,4 mm in
der Breite.

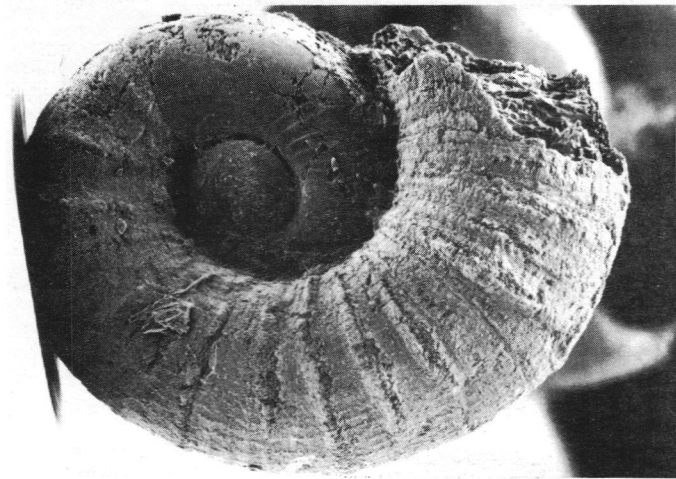
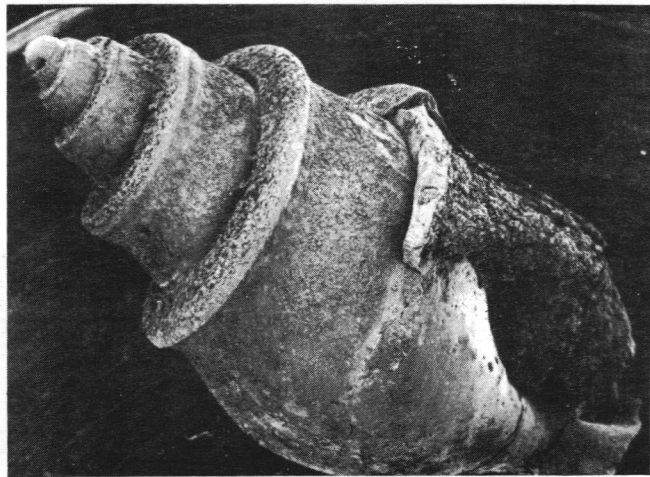


Abb. 32:
Acteonina (5,5
mm hoch) aus
der Trias der
Dolomiten
könnte mit den
rezenten
Archaeopul-
monaten wie
den Cephal-
aspideen aber
auch den
kretazischen
Actaeonellen
verwandt sein,
die alle eine
linksgewundene
Larvalschale
haben.



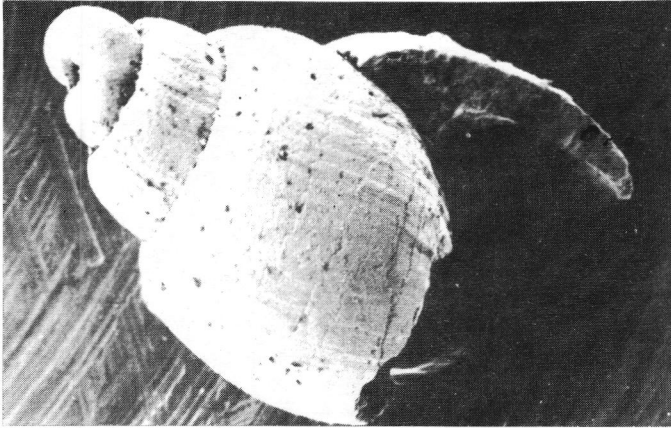


Abb. 33:
Melampoides
aus dem
oberen Jura
Spaniens
weist alle
Merkmale der
modernen
Ellobiiden auf,
inklusive der
etwa 0,2 mm
breiten, linken
Larvialschale.

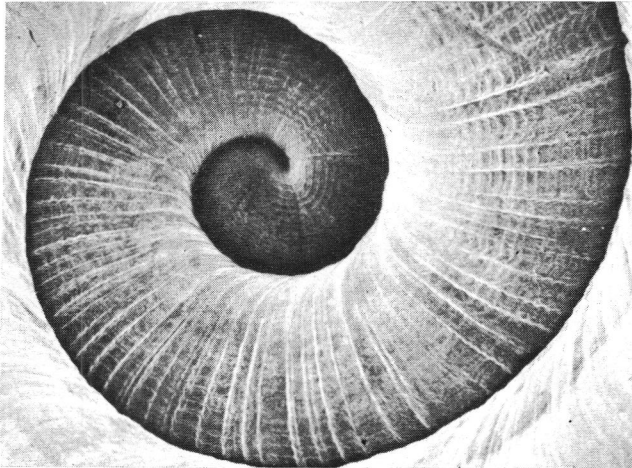


Abb. 34:
Die unter-
kretazische
Planorbide aus
dem Purbeck
von England
zeigt die
gleiche
Embry-
onalschalen-
skulptur wie
die moderne
Gyraulus. Die
1. Windung
mißt 0,2 mm.

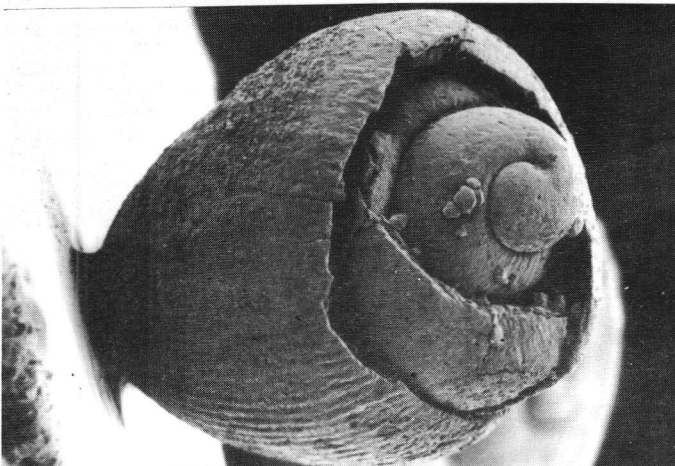


Abb. 35:
Schon im
obersten Jura
sind stylom-
atophore
Landschnecken
mit einem
relativ großen
und glatten
Protoconch
versehen.