

Anmerkungen zur Bestimmung fossiler Schnecken

Species oder Variatio? Betrachtungen zur miozänen Schneckenfauna

Von Dr. Michael Ammich, Leipheim

Nach dem Rückgang der Cephalopoden mit dem Ende der Kreidezeit setzte bei den Neogastropoden eine rasante Entwicklung ein. Die Zahl der Schneckenarten beläuft sich heute auf rund 105.000 Spezies, während sich die Kopffüßer mit nurmehr 730 Arten begnügen müssen. Auffallend ist, wie langsam sich die verschiedenen Schneckenarten innerhalb von hunderten Millionen Jahren herausgebildet haben. Der langsame Fortschritt in der Artenbildung macht die Gastropoden im Gegensatz zu den Ammoniten zu denkbar schlechten Leitfossilien. Allerdings trifft die Langlebigkeit der Schneckenarten nur für geologisch lange Zeit stabile Lebensräume zu (TICHY 1980).

In kurzlebigen Lebensräumen wie im obermiozänen Steinheimer Becken oder Rieskrater, wo sich innerhalb weniger hunderttausend Jahre große Seen mit stark schwankenden ökologischen Rahmenbedingungen herausgebildet hatten, darf demnach mit einer schnelleren Artenbildung gerechnet werden als in den stabileren Lagen der Oberen Süßwassermolasse zwischen Alpenvorland und Schwäbischer Alb. Umso mehr wundert die unübersichtliche Vielzahl der Schneckenarten, die von den Paläontologen für die Obere Süßwassermolasse des Schwäbischen Jura aufgestellt wurden. Allein QUENSTEDT zählt in seiner Petrefactenkunde an die 30 *Helix*-Arten auf.

Wie aber werden die Schneckenarten bestimmt? Nach TICHY (1980) sind es elf Charakteristika, die die Basis der Ontogenese, Phylogenese und der Stratigrafie darstellen:

- + Gehäuseform
- + Skulptur
- + Mündung
- + Ausbildung der Spindel
- + Embryonal- und Juvenilgehäuse
- + Schalenstruktur
- + Biochemie der Schale
- + Farbzeichnungen
- + Ausbildung der Radula
- + Vergleichende Anatomie und Biochemie der Weichteile an rezenten Gastropoden
- + Vergleichende Ethologie und Funktionsmorphologie.

Zu den Bestimmungsmerkmalen der rezenten Schneckenarten gehören also beispielsweise neben der Gehäuseform (turm-, spindel-, ei-, kugel- oder flachförmig) auch die Farben und Musterungen sowie die Windungsrichtung (links- oder rechtsgewunden) der Gehäuse, das Aussehen der Mündung und des Mundsaums sowie des Nabels. Weitere Merkmale sind das Vorhandensein oder Fehlen eines Gehäusekiels und die Form des Apex (Gehäusespitze). Die Unterscheidung von Schneckenarten anhand des Gehäuses ist jedoch problematisch, da viele Arten eine große Variabilität bei ihren Mustern aus Farben und Formen zeigen. Deshalb ist für die Bestimmung der rezenten Gattungen und Arten insbesondere der männliche Geschlechtsapparat, die Form der Spermatophoren sowie die Gestalt und Farbe des Operculums (Deckel zum Verschließen der Gehäusmündung) ausschlaggebend.



Abb. 1: *Cepaea sylvestrina* SCHLOTHEIM 1820. Größe der Schnecken: 20 mm, Lesefund Ries.

Ferner gilt es zu beachten, dass die Gehäuseformen der Schneckenarten durch ökologische Einflüsse stark abgewandelt werden können. Ebenso ist das Nahrungsangebot für die Größe und teilweise auch für die Färbung der Gehäuse ausschlaggebend, aber auch die Wassertemperatur. So lässt sich eine Abnahme der Gehäusegrößen der verschiedenen rezenten Schneckenarten in Richtung des Nordpols und Südpols nachweisen. Zuguterletzt können sich bei den getrenntgeschlechtlichen Gastropoden die Männchen und Weibchen in Größe und Form ihrer Gehäuse unterscheiden.

Nicht einmal die Skulptur ist bei den rezenten Schneckenarten ein verlässliches Bestim-

mungsmerkmal, da sie in der Jugend und im Alter der Tiere differieren kann. Dasselbe gilt auch für die Form der Mündung. Bei den rezenten Schnecken ist die Radula (Raspelorgan) ein wichtiges Bestimmungsmerkmal.

Welche Merkmale also bleiben dem Paläontologen für die Bestimmung der fossilen Schnecken, wenn er nicht das bekannte Spiel „Sag mir, aus welcher Schicht Dein Ammonit stammt, und ich sage Dir, zu welcher Art er gehört“ spielen will? Die Formen sind oft extrem variabel, Muster und Farben zu selten erhalten, um für die Taxonomie bedeutsam zu sein. Die Paläochemie der Schalen ist für TICHY (1980) aufgrund ihrer geringfügigen Abweichungen ebenfalls „nicht signifikant genug“ für eine artliche Unterscheidung. Radula und die Geschlechtsapparate der verschiedenen fossilen Schneckenarten sind nicht überliefert, Radulareste finden sich höchstens als isolierte Raspelzähnen in Koprolithen.



Abb. 2: *Gyraulus trochiformis* STAHL 1824, 4 mm, Steinheimer Becken.

Die Schwierigkeit, Spezies und Variation zu definieren, zeigt sich besonders bei den obermiozänen Schnecken im Steinheimer Becken. Dort schlug vor 14 Millionen Jahren das Teilstück eines großen Meteoriten ein, wodurch sich ein dreieinhalb Kilometer breiter Krater bildete. Innerhalb weniger hunderttausend Jahre füllte sich der Krater mit Süßwasser, bis er nach rund einer Million Jahre durch die Seeablagerungen verlandet war. Inmitten des Steinheimers Beckens ragt der Zentralhügel hervor, an dem eine Sandgrube angelegt wurde. In den Sanden fanden und finden sich noch heute Abermillionen von winzigen Schneckengehäusen, die sich in ihrer Form und Skulptur von den unteren Sedimenten zu den höheren hin von flachen zu hohen und wieder zurück zu flachen Gehäuseformen verwandeln. Franz HILGENDORF, ein

Schüler von Friedrich August QUENSTEDT, schuf anhand der verschiedenen Gehäuseformen seinen berühmten Schneckenstammbaum, mit dem er die Entwicklung der Varianten der Tellerschnecke *Gyraulus multiformis* nachvollzog. Angesichts der Evolutionstheorie, die zu HILGENDORFS Zeit heftig diskutiert wurde, entwickelte sich eine lebhaftige Debatte: Handelt es sich bei den verschiedenen Formen des Steinheimer *Gyraulus* um ökologisch bedingte Anpassungen oder um die Bildung von neuen Arten?



Abb. 3: *Gyraulus oxystoma* KLEIN 1847, 3 mm, Steinheimer Becken.

Heute ist sich die Wissenschaft nahezu einig, dass es sich im Steinheimer Becken bei der Entwicklung der trochiformen und planorbiden Formen von *Gyraulus* um einen Prozess der Artenbildung handelt. Dafür spricht vor allem, dass sich die Form und Skulptur der Schneckengehäuse von Schicht zu Schicht zwar ändert, jedoch zu den höheren Schichten hin nicht wieder die Ausgangsformen dieser Entwicklungsreihe auftreten (HEIZMANN 1995). An den Sedimenten des Kratersees lässt sich studieren, dass das Niveau des Wasserspiegels Schwankungen unterlag. Mit diesen Schwankungen gingen Veränderungen in der Ökologie und Geochemie des Sees einher, die bei *Gyraulus* zur Veränderung seiner Gehäuseformen führten. Hier lassen sich vor allem zwei Tendenzen feststellen: Das Anwachsen der Größe und die zunehmende Dicke der Gehäuseschale von den unteren zu den oberen Schichten.

Im Fall der Steinheimer *Gyraulus*-Schnecken, die in einem eng begrenzten Lebensraum und in Millionen von Individuen von Schicht zu Schicht verglichen werden können, steht der Paläontologe bei seiner Unterscheidung der Arten also auf einigermaßen sicherem Boden. Oder wie NÜTZEL & BANDEL (1993) schreiben: „We are aware of the fact that a mixture of the typological method and a biospecies concept basing on speciation events is problematical. In Steinheim, where numerous shells can be compared from bed to bed, it seems suitable to demonstrate the probable phylogenetic relations.“

Wie aber ist es um die fossilen Schnecken bestellt, von denen sich an den verschiedenen Fundorten in den verschiedenen Schichten jeweils nur wenige Individuen mit einer bestimmten Gehäuseform finden lassen, die darüberhinaus meist nicht mit ihrer Schale, geschweige denn mit ihrer Anatomie, sondern nur als Steinkern überliefert sind?

Beispiel *Cepaea*: Die rezente *Hainbänderschnecke* (*Cepaea nemoralis*) zeichnet sich durch ihre rötliche, bräunliche, gelbe oder weißliche Schale mit oder ohne braune Farbbänder aus, durch ihren dunkelbraunen Mundsaum, ihren im juvenilen Stadium engen und offenen und im adulten Stadium geschlossenen Nabel. Anhand anderer äußerer Merkmale lässt sich die *Hainbänderschnecke* nicht von der *Gartenbänderschnecke* (*Cepaea hortensis*) unterscheiden.

Beispiel *Helix*: In Deutschland kommen nur zwei rezente Arten der Gattung *Helix* vor – *Helix pomatia* (*Weinbergschnecke*) und weit aus seltener *Helix aspersa* (*Gefleckte Weinbergschnecke*). Die Vertreter der Gattung *Helix* haben einen engen Nabel, der teilweise von der zurückgebogenen Gehäusemündung verdeckt wird. Ginge es nach QUENSTEDT oder FRAAS, so hätte es im Obermiozän allein im Gebiet der heutigen Schwäbischen Alb rund 30 Arten von *Helix* gegeben. Selbst wenn die neuere Taxonomie, die mehrere der „alten“ *Helix*-Arten, darunter beispielsweise *Helix sylvestrina*, zu *Cepaea* stellt, berücksichtigt wird, bliebe immer noch eine große Artenfülle an *Helix* für die miozäne Schwabenalb bestehen.



Abb. 4: *Cepaea sylvestrina* SCHLOTHEIM 1820, 10 mm, Zwiefaltendorf/Lks. Biberach.



Abb. 5: *Cepaea sylvestrina* (unten) mit *Planorbarius corneus* LINNAEUS 1758, beide ca. 20 mm, Zwiefaltendorf.



Abb. 6: *Cepaea sylvestrina*, 15 mm, Burlafingen/Lks. Neu-Ulm.



Abb. 7: *Cepaea sylvestrina*, 18 mm, Hohenmemmingen/Lks. Heidenheim, mit perfekt erhaltener Mündung und Resten der Schale.

Die Formenvielfalt der Cepaeen spiegelt sich in der Formenvielfalt der Schlamm Schnecken-Gattung *Lymnaea* wieder. Auch bei diesem Genus kann die Gehäuseform durch die ökologischen Rahmenbedingungen stark variieren. So entwickeln die rezenten *Lymnaea* in Altwässern mit erdigem Schlamm und geringer Vegetation Gehäuse mit einem langen und

spitzen Gewinde. Bei dichterem Pflanzenbewuchs sind die Gehäuse kürzer und gedrungener und weisen eine oben eckig ausgebuchtete Mündung auf. Dagegen bilden sich in pflanzenarmen Pfützen Kümmerformen mit kleinen Gehäusen und wenig aufgeblasenem letzten Umgang aus.



Abb. 8: *Lymnaea dilatata* NOULET 1854, 29 mm, Zwiefaltendorf.

Die Schwierigkeit, fossile Schnecken allein nach ihrem Steinkern zu bestimmen, soll auch folgendes Beispiel verdeutlichen. In einer kleinen Sandgrube aus der Oberen Meeresmolasse bei Staufen/Lks. Dillingen finden sich in Massen Steinkerne und Negative der Gattung *Turritella*. Die Steinkerne erinnern ihrer Form nach an Korkenzieher. Wer die Schnecken nach dieser Form bestimmen wollte, würde in die Irre geführt. Erst die zugehörigen Negative, in denen zuweilen noch Reste des Steinkerns stecken, führen zur korrekten Gattung, nämlich *Turritella*. Nur an den Negativen lässt sich die Struktur der Schale annähernd erkennen. Es sei also einmal mehr mit Nachdruck davor gewarnt, fossile Schnecken ausschließlich anhand der Form ihrer Steinkerne bestimmen zu wollen.



Abb. 9: Steinkern einer *Turritella* sp., 30 mm, Staufen, Lks. Dillingen.



Abb. 10: Negativ einer *Turritella* sp. aus Staufen.

Sind die Schnecken dagegen mit ihrer Schale erhalten, so lassen sie sich zumindest annähernd einer Art zuordnen, wie das folgende Beispiel von *Turritella turris* zeigt:



Abb. 11: *Turritella turris* BASTEROT 1825, Handstück 16 cm, Ermingen nahe Ulm.



Abb. 12: *Turritella turris*, 24 mm, Ermingen.

Zwei weitere fossile Schnecken, bei welchen schon die sichere Zuordnung zu einer Gattung – *Helix* oder *Cepaea* – aufgrund fehlender Merkmale wie Schale, Mündung und Farbe kaum möglich ist:



Abb. 13: Schneckensteinkern, 20 mm, Untere Süßwassermolasse, Ermingen.



Abb. 14: Schneckensteinkern, 28 mm, Obere Süßwassermolasse, Hohenmemmingen.

Fazit: Um fossile Schnecken – abgesehen von wenigen eindeutigen Arten wie *Planorbarius corneus* – sicher einer Species zuordnen zu können, ist mehr als ein Steinkern erforderlich. Äußere Merkmale wie Größe und Form genügen allenfalls, um die Gastropoden näherungsweise einer Gattung zuzuweisen. Selbst bei erhaltener Schale oder noch vorhandenen primären Farbresten ist die artliche Zuordnung problematisch, wie viele rezente Schneckenarten beweisen, die ausschließlich anhand der Anatomie ihrer Weichkörper eindeutig bestimmt werden können. Bei geologisch langfristig stabilen Lebensräumen empfiehlt es sich, sehr ähnliche und typische Steinkernformen in einer eng begrenzten Schicht zu nur einer Art zusammenzufassen. Um es mit HÄGELE (1997) zu sagen: „Ein und dieselbe Schneckenart modifiziert ihr Gehäuse ja nach den Umweltbedingungen, unter denen sie lebt, was wir gut an heutigen Schnecken beobachten können. Außerdem ändert sich die äußere Form im Laufe der Zeit. Es ist dann bei fossilen Formen etwas willkürlich, wo man einen Schnitt zieht und verschiedene ‚Arten‘ abgliedert.“

Der „Name“ einer fossilen Schnecke bezeichnet also im Grunde keine Art, sondern eine bestimmte häufig wiederkehrende Form innerhalb einer Schicht. Im besten Fall beschreibt diese Form tatsächlich eine Art, im ungünstigen Fall beschreibt sie zwei oder drei Arten zugleich,

deren fossile Individuen sich zu Lebzeiten in einem bestimmten ontogenetischen Stadium befanden oder bestimmten ökologischen Rahmenbedingungen unterlagen.

Literatur

FISCHER, K. & WENZ, W. (1914): Die Landschneckenkalke des Mainzer Beckens und ihre Fauna, Sonderabdruck aus den Jahrbüchern des Nassauischen Vereins für Naturkunde, 67. Jahrgang, Wiesbaden.

FRAAS, Eberhard (1910): Der Petrefakten-sammler, Stuttgart.

GEYER, Otto F. & GWINNER, Manfred P. (1984): Die Schwäbische Alb und ihr Vorland, Sammlung geologischer Führer Bd. 65, Berlin – Stuttgart.

GOTTSCHICK, Franz & WENZ, Wilhelm August (1916): Die Sylvanaschichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna, in: Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft, 1916, Nr.3, S. 97 – 113.

HÄGELE, Gerhard (1997): Juraschnecken, Weinstadt.

HEIZMANN, Elmar P. J. (1995): Steinheim am Albuch – ein miozäner Meteorkrater, in: WEIDERT, Werner K. (Hrsg., 1995): Klassische Fundstellen der Paläontologie, Bd. 3, S. 217 – 228, Korb.

NÜTZEL, A. & BANDEL, K. (1993): Studies on the side-branch planorbids (Mollusca, Gastropoda) of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (southern Germany), in: Scripta Geologica, Special Issue 2, S. 313 – 357, Leiden.

QUENSTEDT, August Friedrich (1881 – 1884): Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. 4: Gasteropoden, Leipzig.

RASSER, Michael W. (2006): 140 Jahre Steinheimer Schnecken-Stammbaum: der älteste fossile Stammbaum aus heutiger Sicht, in: Geologica et Palaeontologica 40, S. 195 – 199.

TICHY, Gottfried (1980): Gastropoden als Leitfossilien?, in: Geologisch-Paläontologische Mitteilungen, Bd. 9, S. 239 – 261, Innsbruck.