

## *Mesohalina* nov. gen. (Potamididae, Gastropoda) aus dem Oligo/Miozän Mitteleuropas.

*Mesohalina* nov. gen. (Potamididae, Gastropoda) from the Oligo/Miocene of Central Europe.

von

Loretta WITTIBSCHLAGER, Wien\*

WITTIBSCHLAGER, L. 1983. *Mesohalina* nov. gen. (Potaminidae, Gastropoda) aus dem Oligo/Miozän Mitteleuropas. – Beitr. Paläont. Österr. 10 15 -79, Wien.

### Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	15
Summary	16
Vorwort	16
Material und Fundorte:	
Fossilpopulation I– Gánt, Eozän: O-Lutétien	17
Fossilpopulation II– Bad Kreuznach, O-Oligozän: U-Chatien	17
Fossilpopulation III– Máriahalom, O-Oligozän: M-Egerien	18
Fossilpopulation IV– Mold, U-Miozän: Eggenburgien	20
Rezentpopulation V Port Harcourt, rezent	22
Methodik:	
a) Morphometrie	23
b) Statistik	27
Morphometrische Ergebnisse:	
Beziehungen und Unterschiede zwischen den Fossilpopulationen I–IV	47
Beziehungen und Unterschiede zwischen den Fossilpopulationen und der Rezentpopulation	52
Taxonomie	54
Literatur	64

**Zusammenfassung:** In der vorliegenden Arbeit wurden vier Fossilpopulationen aus verschiedenen Fundorten und Altersstufen (Gánt, Eozän: O-Lutétien; Bad Kreuznach, O-Oligozän: U-Chatien; Máriahalom, O-Oligozän: M-Egerien; Mold, U-Miozän: Eggenburgien) und eine Rezentpopulation (Port Harcourt) der Gattung *Tympanotonus* SCHUMACHER mit morphometrisch-statistischen Methoden untersucht. Damit wurde die subjektive Betrachtung bei der Beschreibung von Gastropodengehäusen weitgehend eingeschränkt und eine objektive Überprüfung auf Differenzen und Ähnlichkeiten zwischen den genannten Populationen ermöglicht. Um Beziehungen und Unterschiede zwischen den Populationen feststellen zu können, wurden möglichst viele Merkmale (Gehäuseform [Expansionsrate, Versetzungsrate], Skulptur, Apertur) herangezogen.

Zur Beschreibung der Gehäuseform dienten die von RAUP & MICHELSON (1965) vorgestellten Parameter zur Gehäuseaufrollung. Die Erfassung der Parameter erfolgte mit der von HOHENEGGER & WITTIBSCHLAGER (1981) entwickelten Arbeitstechnik. Für die Skulptur wurden von der Autorin spezielle Parameter erstellt.

Der Merkmalskomplex Gehäuseform und das Merkmal Skulptur konnten mit mathematischen Funktionen erfaßt werden.

Die Auswertung des dabei erhaltenen Zahlenmaterials erfolgte mit statistischen Methoden. Dies ermöglichte wiederum eine objektive Überprüfung auf Differenzen und Ähnlichkeiten zwischen den Populationen mit Hilfe statistischer Testverfahren.

Ergebnisse: Da sich durch die Untersuchungen wesentliche Unterschiede zwischen den Fossilpopulationen und der Rezentpopulation (sie besteht aus Exemplaren der Art *Tympanotonus fuscatus* (LINNE) und *Tympanotonus radula* (LINNE)) zeigten, muß, da die Gattung auf der rezenten Ty-

\* Dr. Loretta Wittibschlager, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7, A–1010 Wien.

pusart *Tympanotonus fuscatus* (L.) begründet ist, auf die Zuordnung der Fossilpopulationen zur Gattung *Tympanotonus* verzichtet werden. Die Autorin stellt dafür die neue Gattung *Mesohalina* auf. Drei Fossilpopulationen werden zur neuen Gattung *Mesohalina* (*Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCCHI), *Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACCO), *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP)), eine zur Gattung *Cerithium* BRUGUIERE (*Cerithium hungaricum* ZITTEL) gestellt.

**Summary:** Morphometric and statistical methods have been used in the investigation of four fossil and one Recent populations of *Tympanotonus* SCHUMACHER from various localities to test the description of gastropod shells with objektive parameters. As many characters as possible were considered in the attempt to find out correlations and differences in the populations. The shells were described by parameters used for shell coiling in RAUP & MICHELSON (1965); methodology is described in HOHENEGGER & WITTIBSCHLAGER (1981).

Special parameters were established to describe the sculpture. The characters for shell and sculpture were determined by mathematical functions and the data obtained were analysed by statistical methods.

Differences and similarities in the populations were then considered by statistical tests.

Results: Essential differences were observed in the comparison of four fossil populations and the Recent one. The latter consists of *Tympanotonus fuscatus* (LINNE), representing the genotype, and *Tympanotonus radula* (LINNE).

For three populations the new genus *Mesohalina* was established (*Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCCHI), *Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACCO), *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP)). The remaining fossil population belongs to *Cerithium* BRUGUIERE (*Cerithium hungaricum* ZITTEL).

### Vorwort

In den letzten Jahrzehnten wurden Methoden entwickelt, die eine objektive Beschreibung von Molluskengehäusen ermöglichen. Ausgehend von morphometrischen Untersuchungen, die Datenmaterial liefern, besteht die Möglichkeit zur objektiven Gruppierung.

Ziel der Arbeit ist es, die einzelnen Merkmale mit mathematischen Funktionen zu erfassen, um die subjektive Betrachtung weitgehend einzuschränken. Besondere Bedeutung gilt der Erfassung der Skulptur, da in den meisten systematischen Arbeiten der Skulptur von Gastropodengehäusen große Bedeutung bei der Unterscheidung von Arten und Gattungen beigemessen wird. Die Bearbeiter stützten sich jedoch meist ausschließlich auf subjektive Betrachtungen (z. B. Skulpturelemente rundlich, kantig, perlartig usw.).

Mit Hilfe mathematisch statistischer Methoden besteht die Möglichkeit, exakte Angaben, die jederzeit überprüfbar sind, zu machen. Darüber hinaus können subjektive, nicht deutlich erfaßbare Faktoren, die verschiedene Variable beeinflussen, zur Darstellung gebracht werden. Demzufolge liefern morphometrisch statistische Untersuchungen die besten Grundlagen zu taxonomischen Analysen.

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen einer Dissertation in den Jahren 1980 bis 1982 am Institut für Paläontologie der Universität Wien. Für den wissenschaftlichen Beistand möchte ich meinem Dissertationsvater Herrn Prof. Dr. F. STEININGER sowie Herrn Doz. Dr. J. HOHENEGGER herzlichst danken. Ebenso Herrn Prof. Dr. A. PAPP für reges Interesse und anregende Diskussionen.

Weiters danke ich Herrn Prof. Dr. T. BALDI (Universität Budapest), der mich bei meinen in Ungarn durchgeführten Geländearbeiten liebenswürdig betreute. Herrn Dr. T. KECSKEMETI (National-Museum Budapest) danke ich für die Überlassung von Sammlungsmaterial.

Den Professoren Dr. R. GELATI (Universität Mailand) und Dr. A. ALLASINAZ (Universität Turin) danke ich für die freundliche Unterstützung bei meinen in Italien durchgeführten Sammlungsarbeiten.

Die Anfertigung der Fotos übernahm Herr Ch. REICHEL (Institut f. Paläontologie d. Universität Wien).

### Material und Fundorte

In der vorliegenden Arbeit wurden vier Fossilpopulationen von Arten, die bisher zur Gattung *Tympanotonus* SCHUMACHER gestellt wurden, und eine Rezentpopulation der Gattung *Tympanotonus* untersucht.

Das Material wurde zum Teil von der Autorin selbst gesammelt, zum Teil wurde Sammlungsmaterial des National-Museums Budapest, des Wiener Naturhistorischen Museums und des Institutes für Paläontologie der Universität Wien verwendet.

In der Folge soll auf die Fundorte der einzelnen Populationen genauer eingegangen werden.

#### Fossilpopulation I

Fundort: Gánt – Tongrube, Bauxitabbau südlich von Gánt. Gánt liegt im südlichen Teil des Vértes-Gebirges, 23 km nördlich von Székesfehérvár (Ungarn). (Abb. 1)

Formation: Molluskenführender Mergel

Alter: Eozän: O-Lutétien

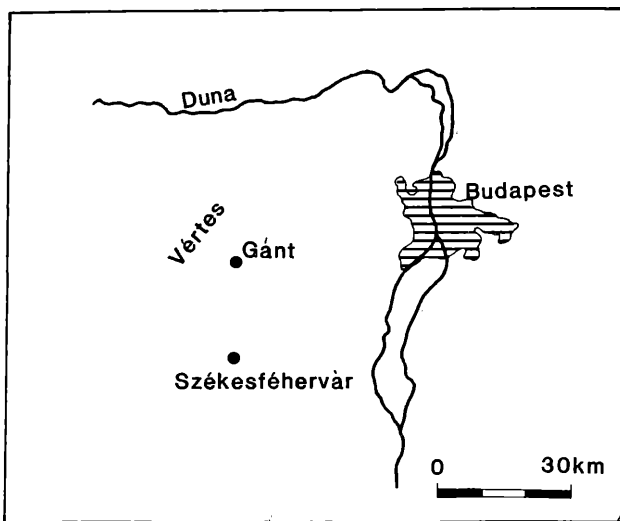


Abb. 1: Lage des Fundortes Gánt.

Nach SZÖTS 1953 besitzt die Serie von Gánt einen transgressiven Charakter. Sie beginnt mit Süßwassersedimenten und endet mit marinen Schichten.

Das Eozän lagert direkt auf dem triassischen Untergrund. Das älteste Schichtglied ist der Bauxit. Die bauxitischen Schichten wurden, was auf Grund der Art ihrer Verbindung mit den hangenden Eozänschichten geschlossen wird, am Beginn des Eozäns abgelagert. Der obere Teil der bauxitischen Schichten und die hangenden bunten Tone sind mit den fossilführenden Eozänschichten konkordant. Die hangende Serie des Bauxits beginnt mit Süßwasserschichten (kalkige Mergel mit *Melania distincta* ZITT.). Nach SZÖTS 1953 deutet das gehäufte Vorkommen dieser endemischen Form darauf hin, daß die Süßwasserschichten in der Umgebung von Gánt in einer abgeschlossenen Lagune abgelagert worden sind. Auf diese Süßwasserschichten folgen brackische Schichten mit *Tympanotonus hungaricus* ZITT. Die Schichtfolge wird durch marine Sedimente (bankige Kalkmergel-Miliolidenkalke) abgeschlossen.

#### Fossilpopulation II

Fundort: Hackenheim bei Bad Kreuznach – Kirch (=Freidhofs)-Berg – Rheinhessen (BRD). (Abb. 2)

Formation: Cyrenenmergel

Alter: O-Oligozän: U-Chattien

Für die Untersuchungen diente Sammlungsmaterial, das im Rahmen einer Exkursion des Institutes für Paläontologie der Universität Wien in das Mainzer Becken aufgesammelt wurde.

In der Folge sollen einige Angaben über die stratigraphische Einstufung, die Lithologie und den Fossilinhalt des Cyrenenmergels gemacht werden.

Nach FALKE (1960) nimmt im O-Oligozän die bereits im höheren Rupélien einsetzende Verbrak-

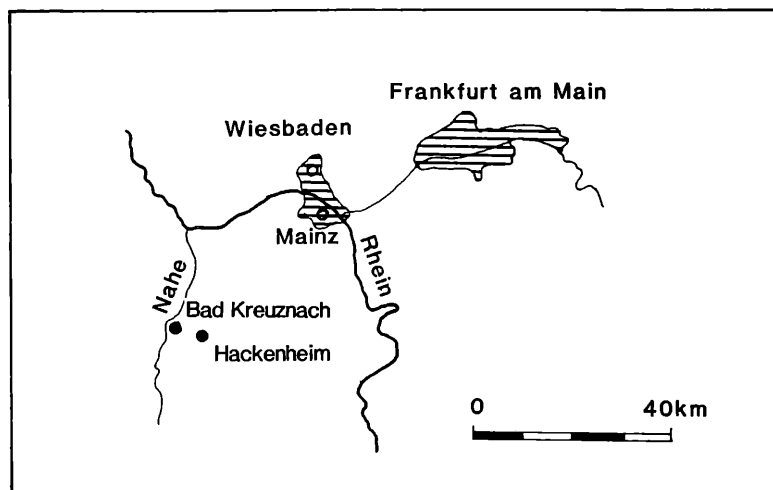


Abb. 2: Lage des Fundortes Hackenheim.

kung des Mainzer Beckens ihren Fortgang. Am Beginn wurden Brackwassersedimente (= Cyrenenmergel) abgelagert, später kommen vorwiegend limnische Ablagerungen (= Süßwasserschichten) zum Absatz.

Die Cyrenenmergel werden nach der Brackwasserbivalve *Polymesoda convexa* BRONG. (= „Cyrena“) benannt. Sie bestehen nach FALKE (1960) aus kalkreichen, zum Teil tonigen Mergeln von graugrüner bis graugelber Farbe. Der geringe Feinsandgehalt kann örtlich bis zur Entstehung von Schleichsandcharakter führen.

Gelegentlich treten braunkohleführende Süßwassermergel und Süßwasserkalke auf.

FALKE (1960) schreibt in bezug auf den Fossilinhalt, daß die fossilreichen Mergel außer den örtlich auftretenden Süßwassergastropoden *Lymnaea fabula* BRONG. und *Planorbis cornu* BRONG. eine relativ artenarme, aber individuenreiche Brackwasserfauna besitzen. Als häufigste und für die Cyrenenmergel besonders charakteristische Arten gelten:

- Polymesoda convexa* (BRONG.)
- Tympanotonus margaritaceus* (BROCC.)
- Pirenella plicata* var. *galeotti* NYST
- Potamides lamarcki* BRONG.

Als typisch marine Vertreter gelten:

- Pitaria incrassata* (SOW.)
- Murex conspicuus* SANDBG.
- Buccinum cassidarium* (BRONG.)

FALKE (1960) bemerkt weiter, daß der Cyrenenmergel vor allem die mittleren bis höheren Lagen an den Talhängen in Rheinhessen einnimmt.

Örtlich wie zeitlich ist ein Wechsel zwischen der stärker marinen und häufig brackisch betonten Fauna festzustellen (FALKE, 1960). Die Verbrackung, die schon zur Zeit des Schleichsandes (O-Rupélien) einsetzt, erreicht den Höhepunkt zur Zeit des Cyrenenmergels. Die marinen Vorstöße nahmen allmählich ab, dafür traten verstärkt Süßwasserbildungen auf. Diese Veränderungen lassen sich nach FALKE (1960) durch Bodenschwankungen erklären.

Im Gegensatz zum übrigen Rheinhessen nahm die Absenkung im Gebiet von Worms (vor allem südlich von Nierstein) zu. Das Gebiet südlich von Nierstein entspricht demzufolge der Grabenzone, der Bereich westlich von Worms dem Senkungsfeld. Diese Verhältnisse führten nach FALKE zur fast vollständigen Aussüßung des Beckens.

### Fossilpopulation III

Fundort: Máriahalom, Sandgrube zwischen Uny und Máriahalom 40 km nordwestlich von Budapest (Ungarn). (Abb. 3)

Formation: Mátya-Formation, tieferer Anteil

Alter: O-Oligozän: M-Egerien

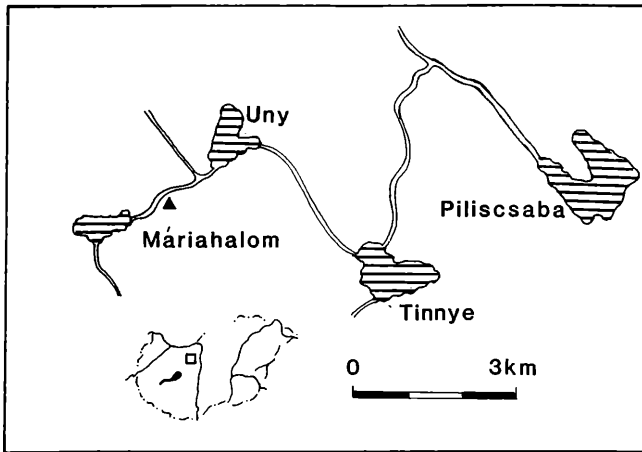


Abb. 3: Lage des Fundortes Máriahalom (aus BALDI & CSAGOLY, 1975).

Der Fundort Mariahalom gilt nach BALDI (1975) als Faziostratotypus für das Egerien.

Die Sandgrube zwischen Uny und Mariahalom repräsentiert einen schmalen Abschnitt im tieferen Teil der Mány-Formation (BALDI 1965, 1969, 1973, 1975). Sie zeigt alle Charakteristika einer Strandfazies. Ein ziemlich homogenes, kreuzgeschichtetes Grobsandpaket, das manchmal bis 10 m Mächtigkeit erreicht, ist hier aufgeschlossen. Der Sand ist mäßig gut sortiert und enthält einen geringen Karbonatanteil.

Die Molluskenschalen wurden durch die Wellenbewegung transportiert und zu Lumachellen zusammengeschwemmt, bevor sie endgültig eingebettet wurden. Der Transport der Molluskenschalen erfolgte nach BALDI (1975) weder über große Distanzen noch durch Erosion anderer Schichtpakete, sondern durch den mobilen Küstensand, wie dies auch an rezenten Küsten beobachtbar ist.

CSAGOLY (1975) bemerkte, daß in der Fauna von Máriahalom typische *Tympanotonus/Pirenella*-Vergesellschaftungen (sensu BALDI, 1973) zu beobachten sind. Außerdem vergleicht CSAGOLY (1975) die Máriahalomer „Strandfazies“ mit dem Daar-es-Salaamstrand in Tansania, wo die Sandstrände teilweise durch Korallenriffe gegen das offene Meer abgegrenzt werden. Sie vermutet, daß derartige Verhältnisse auch in Máriahalom geherrscht haben. Die Abgrenzung gegen das offene Meer erfolgte jedoch durch Sandbänke. Dadurch kam es zu keiner vollständigen Absperrung gegen das offene Meer. Besonders zur Zeit der Flut war eine aktive Wellenbewegung gewährleistet.

Derartige Bedingungen bewirken eine instabile Salinität. Die Wassertiefe lag nach CSAGOLY (1975) bei 2 bis maximal 5 m.

Die Molluskenfauna von Máriahalom: (nach T. BALDI & E. CSAGOLY, 1975)

- „*Anadara diluvii* LAM., 1805
- Glycymeris latiradiata* SANDBG., 1861 juv.
- Mytilus aquitanicus* MAY., 1858
- Isognomon* cf. *heberti* COSSM. et LAMB., 1884
- Anomia ephippium* LINNE, 1758
- Ostrea cythula* LAM., 1806
- Linga columbella* LAM., 1818
- Saxolucina bellardiana* MAY., 1864
- Divalinga ornata* AGASSIZ, 1845
- Diplodonta rotundata* MONT., 1803
- Diplodonta fragilis* BRAUN, 1851
- Cardita monilifera* DUJ., 1837
- Cardium neglectum* HÖLZL, 1962
- Tellina (Serratina) serrata* RENIER, 1804
- Gari protracta* MAY., 1893
- Congerina basteroti* DESH., 1836
- Polymesoda convexa* s. str. BRONG., 1822
- Polymesoda convexa brongnarti* BAST. 1825

*Pelecypora (Cordiopsis) polytropa* AND., 1858  
*Callista undata* BASTEROT, 1825  
*Corbula basteroti* HÖRNES, 1870  
*Corbula carinata* DUJ., 1837  
*Semicorbula cf. nadali* C. et P. 1909  
*Lentidium modelli* HÖLZL, 1958  
*Lentidium tournoueri* MAY, 1864  
*Teredo* sp.  
*Theodoxus pictus* FER., 1825  
*Theodoxus grateloupianus* FER., 1821  
*Nerita plutonis* BASTEROT, 1825  
*Diloma amedei* BRONGNIART, 1823  
*Calliostoma tournoueri* C. et P., 1917  
*Littorina* sp.  
*Pirenella plicata* BRUGUIERE, 1792  
*Tympanotonus margaritaceus* BROCC., 1814  
*Terebralia bidentata* FR., 1832  
*Potamides lamarcki margaritaceus* n. subsp.  
*Bittium ex aff. spina* PARTSCH, 1842  
*Turritella geinitzi* SPEYER, 1866  
*Protoma cathedralis* BRONGNIART, 1823  
*Protoma diversicostata* SANDBG., 1861  
*Melanopsis impressa hantkeni* HOFMANN, 1870  
*Amaea cf. amoena* PHILL., 1843  
*Globularia rothi* COSSM., 1825  
*Ampullina crassatina* LAMARCK, 1904  
*Polinices catena* DA COSTA, 1778 s. l.  
*Polinices jos. olla* DE SERRES, 1829  
*Natica* sp.  
*Thais suemeghyi* n. sp.  
*Hadriana cf. egeriensis* GABOR, 1936  
*Ocinebrina crassilabiata trivaricosa* BALDI, 1964  
*Ocinebrina schönni* HÖRNES, 1856  
*Babylonia eburnoides umbilicosiformis* T.-ROTH, 1914  
*Bullia hungarica* GABOR, 1936  
*Bullia gradata* WOLFF, 1897  
*Euthriofusus cf. burdigalensis* DEFR. 1820  
*Galeodes ex gr. semseyiana* ERDÖS, 1900  
*Galeodes* sp.  
*Athleta rarispina* LAMARCK, 1811  
*Athleta ficulina* LAMARCK, 1811  
*Olivella clavula vindobonensis* CS.-MENZ. 1954  
*Egereia cf. collectiva* GABOR, 1936  
*Turricula cf. regularis* KONINCK, 1837  
*Ringicula auriculata paulucciae* MORLET, 1878  
*Ellobium* sp.

#### Fossilpopulation IV

Fundort: Mold, an der Bundesstraße 4 südöstlich von Horn – Niederösterreich (Österreich). (Abb. 4)

Formation: Molterschichten (= Schichten von Molt nach SUESS 1866)

Alter: U-Miozän: Eggenburgien

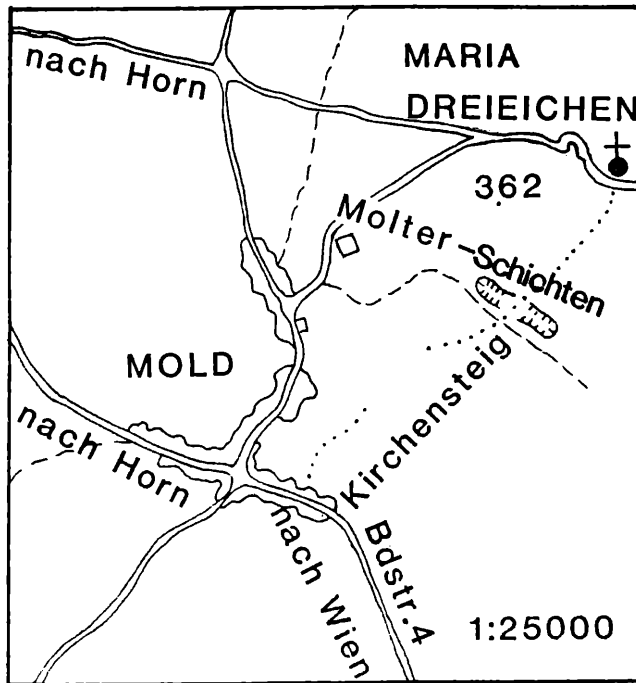


Abb. 4: Lage des Fundortes Mold (aus STEININGER, 1971).

Der Fundort Mold gilt nach STEININGER (1971) als Faziostratotypus für das Eggenburgien. Die Molterschichten stellen das tiefste Schichtglied der Eggenburger Schichtgruppe im Raume von Eggenburg und Horn in Niederösterreich dar (STEININGER, 1971).

Bereits SUESS (1866) definiert auf Grund eines Profiles von Mold nach Maria Dreieichen „die Schichten von Molt (Molt = alte Schreibweise für Mold)“ und beschreibt sie folgendermaßen:

1. Bunter, wohlgeschichteter Letten und eisenschüssiger Sand (Galgenberg bei Horn, Nonndorf).
2. Blauschwarzer Tegel mit *Cerithium margaritaceum*, *Cer. plicatum*, *Mel. aquensis*. Eisenschüssiger Sand und Sandstein.
3. Sand mit *Turritella gradata*.
4. Tegel mit *Cerith. margaritaceum* und *plicatum*, *Murex Schönni*, *Nerita Plutonis*, *Arca cardiiformis*, *Chama gryphina* u. s. f. Gegen oben Braunkohle“.

Er schreibt weiter, daß sich in 1, 2, 3, 4 ein Wechsel von hochgelbem Sand und Tegel, der zuweilen brackisch scheint und oben Braunkohle führt, zeigt, und bezeichnet diesen Schichtkomplex als die „Schichten von Molt“.

Nach STEININGER (1971) bestehen die Molterschichten aus wechsellagernden, fetten, dunklen Tonmergeln mit Grob- und Feinsanden, die zum Teil einen hohen Mergelgehalt aufweisen. Die obersten Tonmergel- und Feinsandlagen zeigen Ligniteinschaltungen und brackische sowie auf Süßwasereinfluß hinweisende Faunenelemente. STEININGER bemerkt weiters, daß die Molterschichten pelitische Sandböden des Sublitorals mit charakteristischen Vergesellschaftungen einer Pirenellenfazies darstellen.

Faunenliste (aus STEININGER, 1971):

- Nerita (Theliostyla) plutonis* BASTEROT
- Clithon (Vittoclithon) pictus pictus* (FERRUSAC)
- Clithon (Vittoclithon) pictus maculatus* (GRATELOUP)
- Hydrobia fontannesii* DOLLF. et DAUTZENBERG
- Melanopsis impressa impressa* KRAUSS
- Pirenella plicata* div. ssp.
- Pirenella hornensis* (SCHAFFER)
- Pirenella picta mitralis* (EICHWALD)

*Pirenella nodosoplicata nodosoplicata* HOERNES  
*Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus nondorfensis* SACCO  
*Cerithium (Theridium) zelevori* HOERNES  
*Cerithium (Theridium) eggenburgense* SCHAFFER  
*Turritella (Turritella) terebralis eggenburgensis* SIEBER  
*Turritella (Turritella) terebralis subgradata* SACCO  
*Protoma (Protoma) cathedralis paucicincta* SACCO  
*Natica (Natica) epiglottina moldensis* SCHAFFER  
*Ocenebrina schönii* (HOERNES)  
*Ocenebrina crassilabiata* (HILBER)  
*Purpura (Tritonalia) erinacea sublaevis* (SCHAFFER)  
*Dorsanum (Dorsanum) haueri excellens* SCHAFFER  
*Dorsanum (Dorsanum) haueri scalata* SCHAFFER  
*Dorsanum (Dorsanum) haueri subsuessi* SCHAFFER  
*Anadara moltensis elongata* SCHAFFER  
*Ostrea* sp.  
*Congeria basteroti* DESHAYES  
*Chama gryphina* LAMARCK  
*Chama gryphoides* L.

Abschließend muß noch bemerkt werden, daß das vom Autor zur Untersuchung verwendete Material (= Population IV) nicht aus einem Profil entnommen wurde, da in den Molterschichten ein Aufschluß fehlt. Die Aufsammlung der Exemplare erfolgte auf den Feldern hinter der landwirtschaftlichen Schule in Mold.

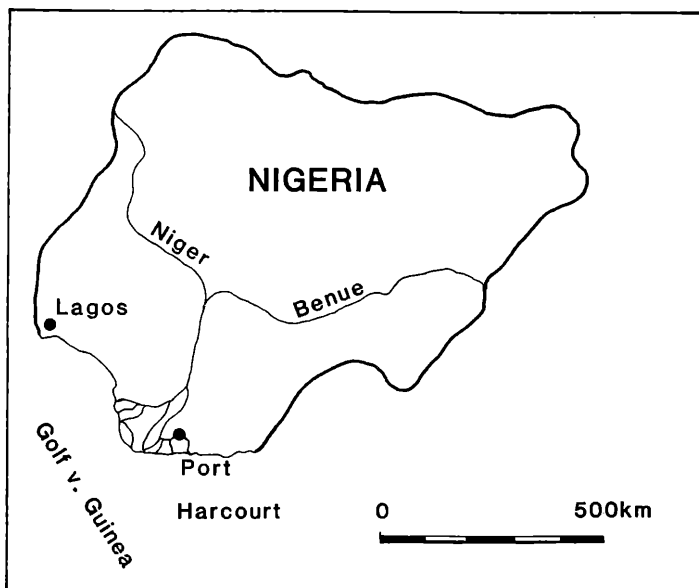
#### Rezentpopulation V

Fundort: Ästuarbereich des Niger – Port Harcourt (Nigeria).

Die in dieser Arbeit untersuchte Rezentpopulation wurde mir freundlicherweise von Herrn Prof. Uetz, der das Material selbst aufsammlte, und Herrn Wawra (Naturhistorisches Museum Wien) zur Verfügung gestellt.

Nähere Angaben zum Fundort und den dort herrschenden ökologischen Verhältnissen konnten von Prof. Uetz leider nicht gemacht werden.

Abb. 5: Lage des Fundortes Port Harcourt.





## METHODIK

## a) Morphometrie

Zu morphometrischen Untersuchungen, die taxonomischen Analysen dienen, müssen möglichst viele Merkmale der Untersuchungsobjekte herangezogen werden. Die Beschreibung der Merkmale wird erleichtert, wenn sie mit mathematischen Funktionen erfaßt werden können.

Der Versuch, Evertbratengehäuse mit mathematisch statistischen Methoden zu beschreiben, geht in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts zurück. MOSELEY (1838) entwickelte ein auf einer logarithmischen Spirale basierendes geometrisches Modell zur Gehäuseaufrollung. Als Untersuchungsobjekte dienten ihm Gastropodengehäuse.

1840 führte NAUMANN eine ähnliche Analyse durch. Seinem Modell legte er eine kompliziertere und der natürlichen Form besser angepaßte Spirale zugrunde. NAUMANN's Ideen wurden von MÜLLER (1850) und GRABAU (1872) übernommen und weiter ausgebaut. Als Untersuchungsobjekte dienten im verstärkten Maße Ammonitengehäuse. THOMPSON (1942) lieferte durch seine Studien an einer Reihe von taxonomischen und funktionsmorphologischen Typen den Beweis für die Anwendbarkeit von MOSELEY's Modell.

Die Grundlage für die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten morphometrischen Untersuchungen bildet das von RAUP & MICHELSON (1965) entwickelte Modell zur Gehäuseaufrollung.

Dieses basiert auf einer logarithmischen Spirale, die in einem System zylindrischer Koordinaten liegt. Die Form der logarithmischen Spirale wird durch vier Parameter determiniert (Abb. 6).

1. Form der erzeugten Kurve (= Windungsquerschnitt S)
2. Expansionsrate der Umgänge (W)
3. Lage des Windungsquerschnittes in bezug auf die Aufrollungsachse (D)
4. Versetzungsrate der Umgänge (T)

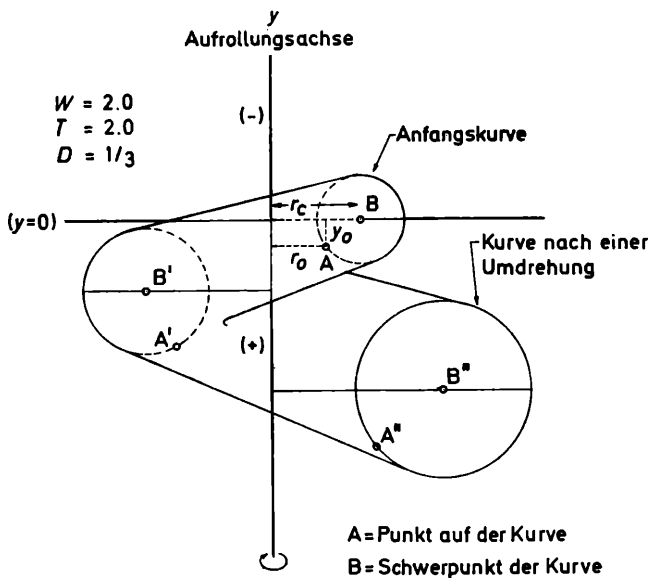


Abb. 6: Zweidimensionale Darstellung eines trochospiralen Gehäuses in einem System zylindrischer Koordinaten (aus RAUP, 1966).

In der vorliegenden Arbeit wurde zur exakten Ermittlung dieser Parameter, die von HOHENEGGER & WITTIBSCHLAGER (1981) entwickelte Arbeitstechnik angewendet. Hierbei erfolgen die Untersuchungen nicht, wie bei RAUP & MICHELSON (1965), an den fotografischen Aufnahmen der orientierten Objekte, sondern nur an den auf dem Fotopapier abgebildeten Gehäuseumrissen. Diese Gehäuseumrisse erhält man, indem jedes Objekt mit seiner Gehäuseflanke direkt auf unbelichtetes Fotopapier gelegt und unter einem Vergrößerungsapparat belichtet wird. Das direkte Auflegen dieser kegelförmigen Objekte führt bei deren Projektion zu einer Verzerrung der Apikalwinkel, der

Seitenkanten und der Höhen. Zur Ermittlung der wahren Werte müssen die von HOHENEGGER & WITTIBSCHLAGER (1981) entwickelten Umrechnungsfaktoren verwendet werden. Mit Hilfe der berechneten Apikalwinkel und Höhen kann die Expansionsrate und die Versetzungsrate der Umgänge und somit die Form des gesamten Gehäuses erfaßt werden.

In der vorliegenden Arbeit wurden die RAUP & MICHELSON'schen Parameter als Merkmale aufgefaßt, die ihrerseits wieder durch mehrere Parameter beschrieben werden. Die *Gehäuseform* wird daher als Merkmalskomplex bezeichnet. Sie stellt die Summe der Merkmale aller Umgänge eines Gehäuses dar.

In der Folge soll die Ermittlung der Expansionsrate (W) und der Versetzungsrate (T) anhand von Abb. 7 verdeutlicht werden.

Abb. 7: Darstellung der Ermittlung der Expansionsrate (W) und der Versetzungsrate (T).

Die Aufrollungsachse, die nach RAUP & MICHELSON (1965) mit der y-Achse des zylindrischen Koordinatensystems zusammenfällt, wird folgendermaßen erfaßt:

An die Gehäuseumrisse werden Seitenkanten angelegt und zum Schnitt gebracht (siehe Abb. 7). Anschließend erfolgt die Halbierung des von den Seitenkanten eingeschlossenen Winkels. Der Verlauf der Halbierungslinie dieses Winkels ist der Lage der Aufrollungsachse äquivalent. Die Grenzen zwischen den Umgängen werden auf der Fotografie eingetragen und damit die Position des Windungsquerschnittes erfaßt (Abb. 7).

Zwei Punkte E und F werden am Außenrand des Windungsquerschnittes eingezeichnet (Abb. 7). Sie entsprechen den bei RAUP & MICHELSON (1965) verwendeten Punkten A und A'' auf der erzeugten Kurve (siehe Abb. 6).

Die Normalabstände  $r_c$  und  $r_c''$ , der Punkte E und F auf der Aufrollungsachse werden auf dem Foto eingetragen und abgemessen. Nach RAUP & MICHELSON (1965) kann die Expansionsrate (W) aus dem Verhältnis der Messungen einer linearen Größe an zwei Wachstumsstufen der erzeugten Kurve (= Windungsquerschnitt) ermittelt werden.

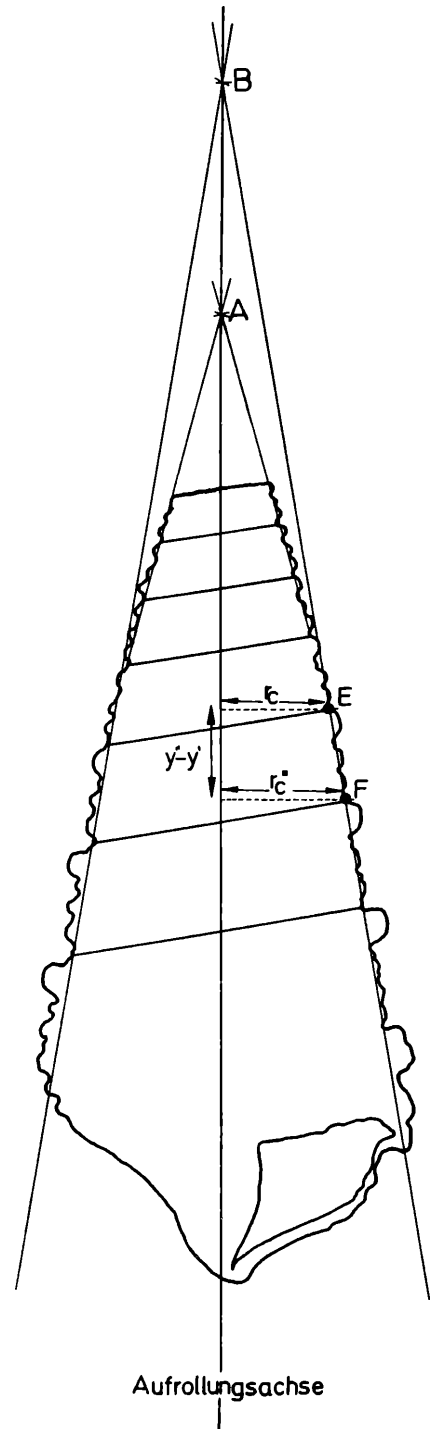
$$\text{Daraus folgt: } W = \frac{r_c''}{r_c}$$

Die Versetzungsrate (T), die nach RAUP & MICHELSON (1965) das Verhältnis der Bewegung des Zentrums des Windungsquerschnittes entlang der Aufrollungsachse zur Bewegung von der Aufrollungsachse ausgedrückt, wird folgendermaßen erfaßt:

$$T = \frac{y'' - y'}{r_c'' - r_c}$$

Die Signatur  $y''$  bezeichnet den Abstand des Schnittpunktes der Seitenkanten vom Schnittpunkt des Normalabstandes  $r_c''$  mit der Aufrollungsachse. Mit  $y'$  wird der Abstand des Schnittpunktes der Seitenkanten vom Schnittpunkt des Normalabstandes  $r_c$  mit der Aufrollungsachse bezeichnet.

Als weiteres Merkmal soll die *Skulptur* der Gastropodengehäuse behandelt werden. Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, ist die Beknotung beziehungsweise Bestache-



lung der Gastropodengehäuse sehr variabel. Die Variabilität kann nicht nur zwischen Populationen, deren Fundschichten eine unterschiedliche stratigrafische Stellung einnehmen, beobachtet werden, sondern auch innerhalb ein und derselben Population. Diese Beobachtung kann am Rezentmaterial besonders gut veranschaulicht werden (siehe Taf. 2, Fig. 1–7).

Obwohl die meisten Autoren die Skulptur als Hauptmerkmal zur Unterscheidung von Arten und Unterarten verwenden, wurde bisher keine morphometrische Beschreibung der Knotenreihen durchgeführt. Bevor auf die morphologischen Untersuchungen näher eingegangen wird, sollen folgende Beobachtungen, die an der Skulptur gemacht wurden, festgehalten werden:

- o Die Populationen der Fundpunkte Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach besitzen drei, die Population aus Gant vier Knotenreihen am „ersten Umgang“.

Da an keinem Untersuchungsobjekt der Apex erhalten war, bezieht sich die Bezeichnung „erster Umgang“ auf den letzten (von der Apertur aus gezählten) vollständigen Umgang des Gastropodengehäuses. Es handelt sich dabei meist um den siebenten oder achten Umgang. Dieser Umgang besitzt bei den Populationen aus Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach drei annähernd gleichstarke Knotenreihen. Die oberste, dem Apex am nächsten liegende, verstärkt sich im Laufe des Gehäusewachstums dermaßen, daß sie allmählich die beiden darunterliegenden Reihen überragt. Diese Entwicklung läßt sich an der Population von Bad Kreuznach besonders gut beobachten (siehe Taf. 1, Fig. 3b). Die beiden darunterliegenden Knotenreihen verstärken sich während des Gehäusewachstums im gleichen Maße. Außerdem kann es zur Bildung einer vierten Knotenreihe direkt unterhalb der obersten Knotenreihe kommen. Ihre Entstehung wird folgendermaßen gedeutet: Zwischen den einzelnen Knotenreihen können nach rechts und links geneigte Falten beobachtet werden. Sie verbinden die Knoten aufeinanderfolgender Knotenreihen. Durch Verdickung und anschließendes Abschnüren dieser Falten kommt es zur Bildung einer dazwischenliegenden Knotenreihe. Bei einigen Exemplaren konnte auch zwischen den beiden gleichstarken Knotenreihen eine zusätzliche schwache Knotenreihe festgestellt werden. Häufig liegt ein dünner, schwach granulierter Reifen in der Sutura.

- o Die Population aus Gánt besitzt vier Knotenreihen am „ersten Umgang“.

Die oberste, dem Apex am nächsten liegende, ist stets wesentlich stärker ausgebildet als die drei darunterliegenden Reihen. Die unmittelbar auf die oberste Knotenreihe folgende ist die am schwächsten ausgeprägte Reihe eines Umganges. Anschließend folgen in einem deutlich sichtbaren Abstand zwei annähernd gleichstarke Knotenreihen. Im Laufe des Gehäusewachstums kann eine zusätzliche fünfte Knotenreihe unter der letzten Reihe eines Umganges angelegt werden.

- o Bei der Rezentpopulation aus Port Harcourt liegt im Gegensatz zu den Fossilpopulationen über der stärksten Knotenreihe (sie wurde aus arbeitstechnischen Gründen als Hauptknotenreihe bezeichnet) ein Reifen aus schwach ausgebildeten Knoten. Die Anzahl der unter der Hauptknotenreihe liegenden Knotenreihen variiert. Bei vielen Exemplaren konnte beobachtet werden, daß im Laufe des Gehäusewachstums mehrere Knoten der Hauptknotenreihe mit Knoten der darunterliegenden Reihe zu einem einzigen großen Stachel verschmelzen.

Der schwache Reifen über der Hauptknotenreihe bleibt meistens isoliert erhalten.

Die komplizierten Skulpturverhältnisse der Rezentpopulation waren der Anlaß, metrische Methoden anzuwenden. Sie ermöglichen eine exakte und weitgehend objektive Erfassung der Knotenreihen.

In der vorliegenden Arbeit wurden daher Parameter zur Beschreibung der Knoten entwickelt. Dabei wurde nicht nur die Form der Knoten, sondern auch deren Lage auf dem betreffenden Gehäuseumgang erfaßt.

Folgende vier Parameter wurden zur Beschreibung eines Knotens verwendet:

1. P o s i t i o n des Knotens auf dem Umgang (P)
2. H ö h e des Knotens (H)
3. B r e i t e des Knotens (B)
4. F o r m des Knotens (F)

An dieser Stelle muß bemerkt werden, daß man durch diese Parameter nur relative Maße für die Knoten erhält, da jede am Knoten durchgeführte Messung mit der Seitenlänge des Umganges, auf dem der

zu beschreibende Knoten liegt (= Strecke  $\overline{OP}$  – Taf. 7) in Beziehung gesetzt wird.

Außerdem wurde für eine derartige Untersuchung jeweils nur ein Knoten stellvertretend für die Knotenreihe, auf der er sich befindet, herangezogen.

Die Messungen an den Knoten erfolgten nicht direkt am Objekt, sondern an den fotografischen Aufnahmen der orientierten Gastropodengehäuse.

Um den Meßvorgang zu vereinfachen, werden die Aufnahmen stark vergrößert. Tafel 7, Fig. 1a, b, soll den Meßvorgang veranschaulichen.

An den letzten Umgang vor der Apertur wird eine Gerade so angepaßt, daß ihre Endpunkte (O, P) in den Suturen liegen. Dadurch werden jeweils mehrere hintereinanderliegende Knoten einer Knotenreihe vom Gehäuse „separiert“. Den am weitesten von der Strecke  $\overline{OP}$  entfernten Knoten einer Reihe verwendet man für die Untersuchung.

1. Parameter = Position des Knotens auf dem Umgang (P)

Zu Beginn wird die Länge der Strecke  $\overline{OP}$  gemessen. Anschließend zeichnet man den Normalabstand vom höchstgelegenen Punkt B (des zu messenden Knotens) auf die Strecke  $\overline{OP}$  ein. Sein Schnittpunkt mit der Strecke  $\overline{OP}$  trägt die Bezeichnung A. Nun wird die Strecke  $\overline{AO}$  abgemessen.

Der Positionsparameter (P) für diesen Knoten kann somit folgendermaßen erfaßt werden:

$$P = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AO}}{\text{Länge der Strecke } \overline{OP}}$$

2. Parameter = Höhe des Knotens (H)

Zur Ermittlung des zweiten Parameters wird der Normalabstand des Punktes B auf die Strecke  $\overline{OP}$  abgemessen und zur Länge der Strecke  $\overline{OP}$  in Beziehung gesetzt.

$$H = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AB}}{\text{Länge der Strecke } \overline{OP}}$$

Die Länge der Strecke AB entspricht der Länge des Normalabstandes des Punktes B auf die Strecke  $\overline{OP}$ .

3. Parameter = Breite des Knotens (B)

Von den „Basispunkten“ E und F des Knotens werden Normalabstände auf die Strecke  $\overline{OP}$  eingezeichnet und abgemessen. Die Schnittpunkte der Normalabstände mit der Strecke  $\overline{OP}$  tragen die Bezeichnung R und S.

Für den dritten Parameter gilt folgendes:

$$B = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AR} + \text{Länge der Strecke } \overline{AS}}{\text{Länge der Strecke } \overline{OP}}$$

4. Parameter = Form des Knotens (F)

Die Form des Knotens läßt sich aus den Beziehungen der Strecken  $\overline{ER}/\overline{FS}$  und  $\overline{AR}/\overline{AS}$  berechnen (Taf. 7). Die Strecken  $\overline{ER}$  und  $\overline{FS}$  entsprechen den Normalabständen der „Basispunkte“ E und F des Knotens auf die Strecke  $\overline{OP}$ . Die Länge der Strecke  $\overline{AR}$  und  $\overline{AS}$  ist bereits durch die Berechnung des dritten Parameters bekannt.

$$F = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{ER}}{\text{Länge der Strecke } \overline{FS}} \cdot \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AR}}{\text{Länge der Strecke } \overline{AS}}$$

Ein weiteres Merkmal, das bei jedem Exemplar einer Population untersucht wurde, ist die Anzahl der Knoten in einer Reihe.

Dabei wurden bei den fossilen Populationen die Knoten der drei (Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach) bzw. vier (Gánt) Hauptknotenreihen eines Umganges abgezählt. Bei der Rezentpopulation (Port Harcourt) wurde die Zahl der Knoten der stärksten Knotenreihe (Hauptknotenreihe) eines Umganges erfaßt.

Um Vergleiche zwischen den Populationen anstellen zu können, wird von jeder Hauptknotenreihe einer Population der Mittelwert ihrer Knotenzahl berechnet. Warum die Zahl der Knoten in einer Reihe zu Vergleichsstudien herangezogen werden kann wird auf S. 47 im Kapitel „Morphometrische Ergebnisse“ erläutert.

## b) Statistik

Im ersten Teil des Kapitels Methodik, der Morphometrie, wurden die zur Beschreibung der Gehäuseform und der Skulptur verwendeten Parameter vorgestellt. Jedes Merkmal konnte mit mathematischen Funktionen beschrieben werden.

In der Folge wird das dabei erhaltene Zahlenmaterial mit statistischen Methoden ausgewertet. Bevor auf diese Methoden näher eingegangen wird, sollen die Begriffe Variable und Merkmal erläutert werden. In der vorliegenden Arbeit versteht man unter einem Merkmal einen abgegrenzten Teil der Morphologie. Die Variable bezieht sich nur auf den mathematischen Parameter der Funktionsgleichung, durch die ein Merkmal beschrieben wird. Um die Häufigkeitsverteilung einer Variablen zu erfassen, werden jeweils folgende Parameter erstellt:

Mittelwert

Varianz

Standardabweichung

Diese Parameter sind nach KREYSZIG (1979) die wichtigsten Maßzahlen für die Stichprobe. Weiters werden die Verteilungsfunktionen getestet und untersucht, ob und bei welchem Merkmal Normalverteilung vorliegt. Eine derartige Untersuchung wird mit dem Chi-Quadrat-Test oder dem KOLMOGOROFF-SMIRNOW-Test ermöglicht (KREYSZIG 1979). Der Chi-Quadrat-Test wird bei diskreten und stetigen Verteilungen angewendet. Der KOLMOGOROFF-SMIRNOW-Test wird zur Untersuchung von stetigen Verteilungen benutzt. Von der Stichprobenverteilung läßt sich mit Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf die Verteilung der Grundgesamtheit schließen. Eine Überprüfung der Güte dieses Schlusses wird mit dem Chi-Quadrat-Test und dem KOLMOGOROFF-SMIRNOW-Test ermöglicht.

Mit beiden Verfahren werden alle Merkmale in den einzelnen Stichproben auf die Häufigkeitsverteilung der Grundgesamtheit untersucht. Zur Beschreibung der Differenzen zweier Gruppen werden folgende Tests angewendet:

t-Test von STUDENT

U-Test von MANN-WHITNEY

Der t-Test wird bei normalverteilten Variablen, deren Varianzen gleich sind angewendet (KREYSZIG 1979). Sind ihre Varianzen nicht gleich, kann das sogenannte FISHER-BEHRENS-Problem durch eine Näherungsmethode die von WELCH entwickelt wurde (PFANZAGL 1968) umgangen werden. Der U-Test wird angewendet, wenn keine Normalverteilung vorliegt (WEBER 1967).

Er ist ein Gegenstück zum parametrischen t-Test von STUDENT. Der U-Test ist ein Rangtest. Um diesen Test durchführen zu können, müssen die Beobachtungswerte in den Stichproben nach der Größe (ihrem Rang) geordnet werden. Außerdem werden die Beobachtungen aus beiden Stichproben zu einer Stichprobe, nach der Größe geordnet, zusammengefaßt (WEBER 1967).

In der vorliegenden Arbeit werden die Beziehungen zwischen zwei Variablen (Merkmalen) mit Regressions- und Korrelationsberechnungen festgestellt.

Interessiert man sich für die Beziehungen zwischen zwei Variablen, ohne die eine als abhängig und die andere als unabhängig zu betrachten, werden Korrelationsberechnungen durchgeführt. Bei der Regressionsberechnung hingegen wird eine Variable als abhängig von der anderen Variablen angesehen (KREYSZIG 1979).

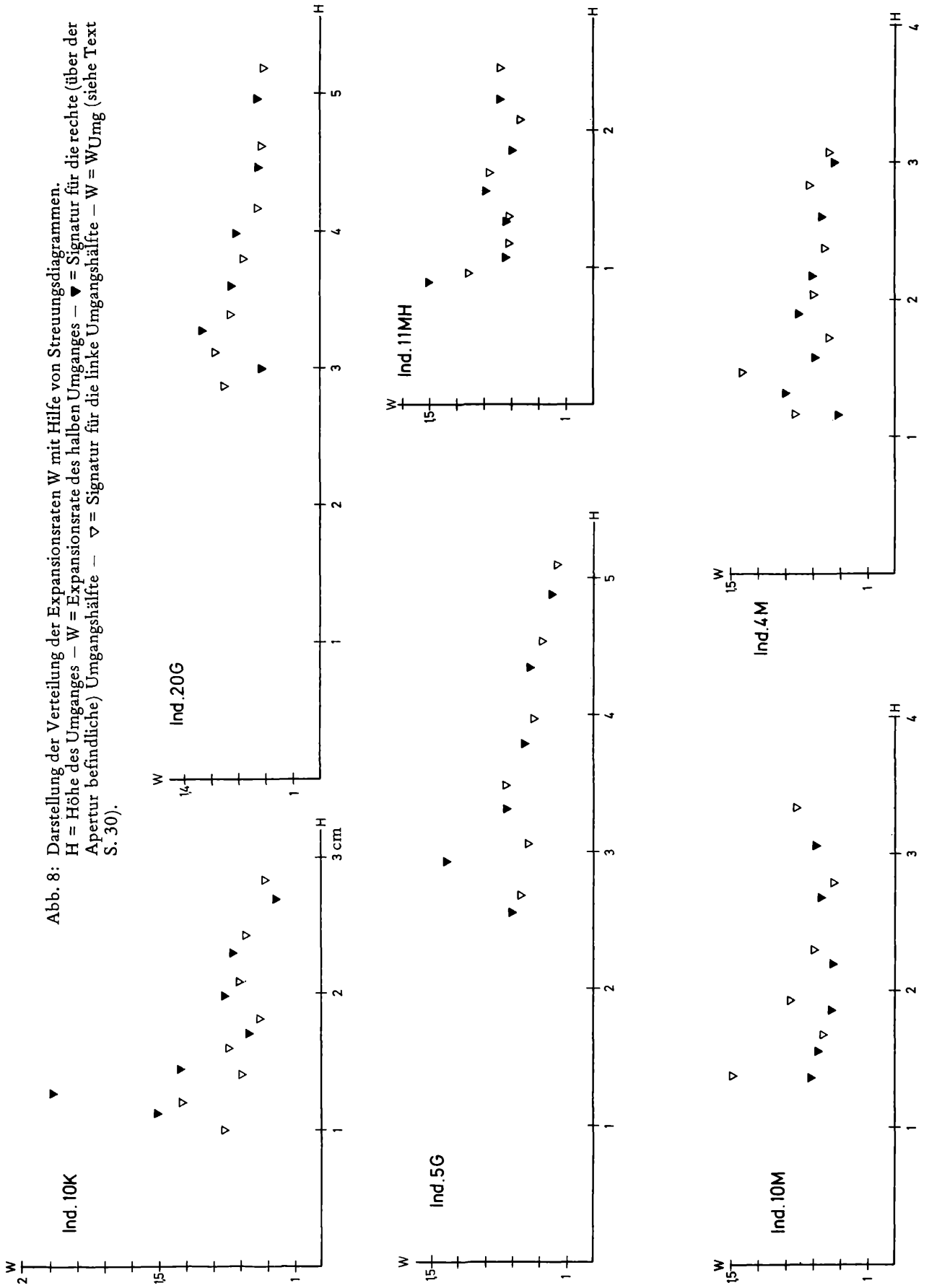
## MORPHOMETRISCHE ERGEBNISSE

In diesem Kapitel werden die Fossilpopulation (I–IV) anhand der in Abschnitt „Morphometrie“ erläuterten Merkmalen analysiert. Anschließend sollen die Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen festgehalten werden.

### Merkmalskomplex: Gehäuseform

Von den vier Merkmalen, die die Gehäuseform charakterisieren (siehe S. 23, Kap. „Morphometrie“), wurden die Expansionsrate W und die Versetzungsrate T (der fünf Populationen) statistisch ausgewertet.

Abb. 8: Darstellung der Verteilung der Expansionsraten  $W$  mit Hilfe von Streuungsdiagrammen.  
 $H$  = Höhe des Umganges —  $W$  = Expansionsrate des halben Umganges —  $\blacktriangledown$  = Signatur für die rechte (über der Apertur befindliche) Umgangshälfte —  $\nabla$  = Signatur für die linke Umgangshälfte —  $W = W_{Umg}$  (siehe Text S. 30).



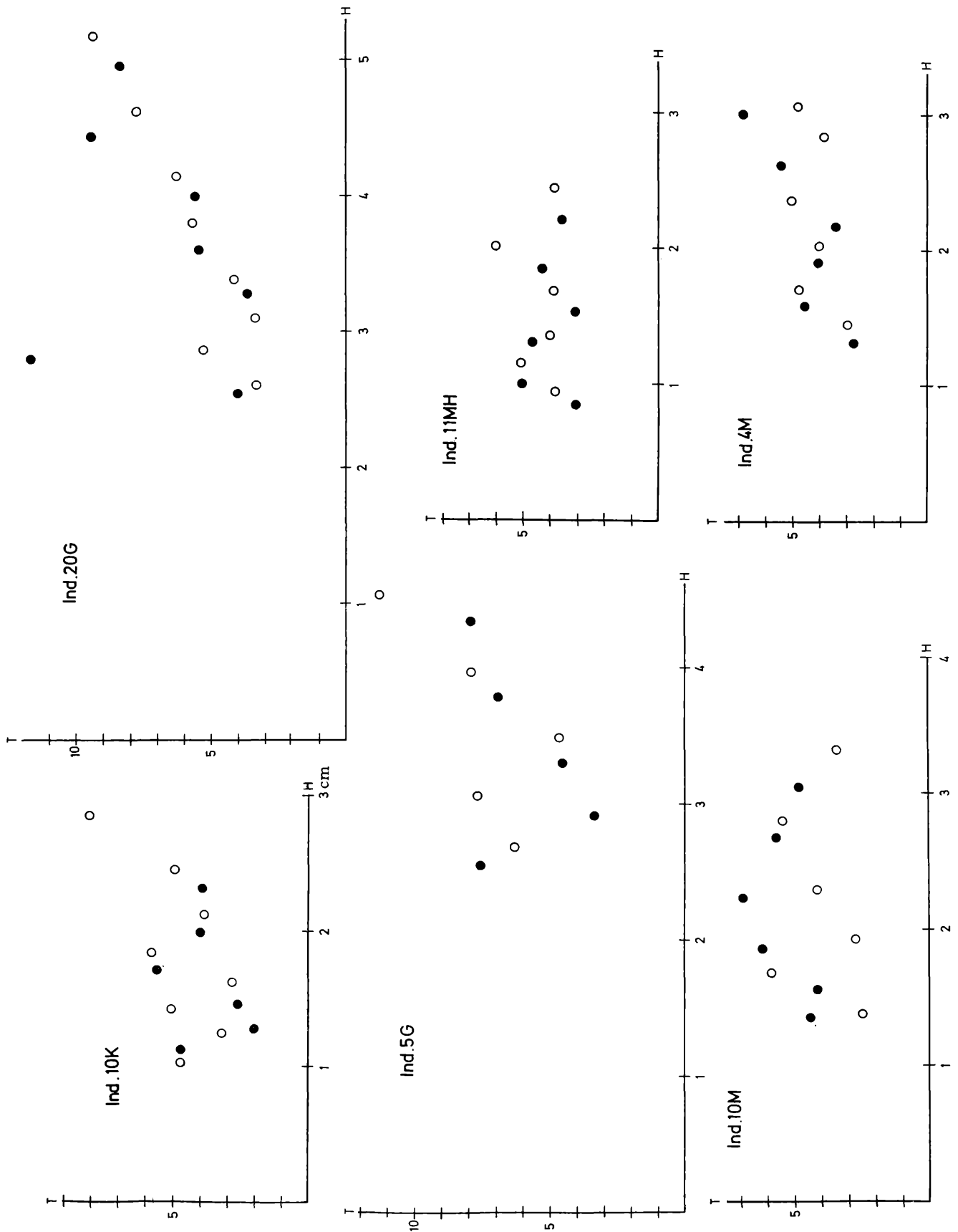


Abb. 9: Darstellung der Verteilung der Versetzungsrate T mit Hilfe von Streudiagrammen.  
 H = Höhe der Umgänge – T = Versetzungsrate des halben Umganges – ● = Signatur für die rechte (über der Apertur befindliche) Umgangshälfte – ○ = Signatur für die linke Umgangshälfte – T = T<sub>Umg</sub> (siehe Text S. 30).

Die beiden anderen Merkmale (Form des Windungsquerschnittes S und Lage des Windungsquerschnittes in bezug auf die Aufrollungsachse D) sind auf Grund der in dieser Arbeit verwendeten Arbeitstechnik nicht erfaßbar.

An dieser Stelle muß zur Ermittlung der Höhe eines Umganges folgendes bemerkt werden: Da an keinem untersuchten Exemplar ein Apex vorhanden war, mußte man, um die Höhe eines Umganges messen zu können, einen Bezugspunkt B (anstelle des Apex) mit einer Hilfskonstruktion gewinnen (Abb. 7). Zu diesem Zweck wurden an die ersten Umgänge (nach der Apertur) des Gastropodengehäuses Tangenten angelegt und zum Schnitt gebracht. Der dadurch entstandene Schnittpunkt B wurde als Bezugspunkt für die Messungen verwendet.

Um die echte Gehäusehöhe angenähert ermitteln zu können, mußte ein anderer Bezugspunkt A gewählt werden, der die Stelle des Apex vertreten sollte (Abb. 7). Zu diesem Zweck wurden an die letzten (von der Apertur aus gezählten) Umgänge des Gastropodengehäuses Tangenten angelegt. Der Grund dafür, daß die Tangenten nicht an die ersten Umgänge nach der Apertur angepaßt wurden, ist folgender: Bei genauer Betrachtung der Gastropodengehäuse konnte eine Wachstumsänderung, die als mehr oder weniger deutlicher „Knick“ an den Flanken der Gehäuse erkennbar ist, beobachtet werden (vgl. Taf. 1, Fig. 2, 3 a). Würde man nun die Tangenten an die ersten Umgänge nach der Apertur anlegen und zum Schnitt bringen, blieben die Wachstumsänderungen unberücksichtigt und die Lage des gewonnenen Bezugspunktes würde der Position des Apex nicht entsprechen (Wachstumsrichtung!). Demzufolge wurden die Tangenten jeweils an die vor dem Wachstumssprung vorhandenen Umgänge angelegt. Anschließend konnten die Höhen der Umgänge ermittelt werden.

Die Verteilung der Werte von Expansions- und Versetzungsraten wird mit Hilfe von Streuungs- und Häufigkeitsdiagrammen veranschaulicht (Abb. 8, 9, 10 a, b). In der Folge wurden die Höhen der Umgänge und die zu jeder Umgangshälfte gehörigen Expansions- bzw. Versetzungsraten in ein Streuungsdiagramm eingetragen. Auf der x-Achse eines Streuungsdiagrammes wurde die Höhe der Umgänge und auf der y-Achse die zu jedem Umgang gehörige Expansions- bzw. Versetzungsrate eingetragen. Dabei konnte eine interessante Beobachtung gemacht werden. Die Expansionsraten zeigten meist bis zum fünften (von der Apertur aus gezählten Umgang) nur geringe Schwankungen jedoch am sechsten Umgang eine abrupte Änderung. Wie groß die Schwankungen der Expansionsraten bei den jüngeren Umgängen ist, kann bei den meisten Exemplaren nicht mehr festgestellt werden, weil sie meist abgebrochen und nicht mehr erhalten sind.

Da diese Beobachtungen bei allen fossilen Populationen gemacht werden konnte, mußte diese Wachstumsänderung bei der Berechnung des Mittelwertes der Expansionsraten einer Population berücksichtigt werden. Daher wurden zur Berechnung der durchschnittlichen Expansionsrate für ein Individuum nur die Werte jener Umgänge herangezogen, die nach dem, auf den Streuungsdiagrammen beobachtbaren Wachstumssprung liegen.

$\bar{W}_{\text{Ind}}$  = Mittelwert der Expansionsraten eines Individuums

$$\bar{W}_{\text{Ind}} = \frac{1}{n} \sum W_{\text{Umg}}$$

n = Anzahl der an einem Individuum gemessenen Expansionsraten

$W_{\text{Umg}}$  = Expansionsrate eines Umganges

$\bar{W}_{\text{Pop}}$  = Mittelwert der mittleren Expansionsraten aller Exemplare einer Population

$$\bar{W}_{\text{Pop}} = \frac{1}{N} \sum W_{\text{Ind}}$$

N = Anzahl der Exemplare einer Population

$\bar{W}_{\text{Ind}}$  = mittlere Expansionsrate eines Individuums

Anschließend wurden in einem Streuungsdiagramm die Höhen der Umgänge und die dazugehörigen Versetzungsraten eingetragen (siehe Abb. 9). Hierbei konnten zwischen den einzelnen Umgängen deutliche Schwankungen der Versetzungsraten festgestellt werden. Jedoch eine abrupte Änderung, wie sie in den Streuungsdiagrammen für die Expansionsrate erkennbar war, konnte hier nicht beobachtet werden. Auch bei der Versetzungsrate wurde ein  $T_{\text{Ind}}$  und  $T_{\text{Pop}}$  berechnet. Bei der Berechnung der durchschnittlichen Versetzungsrate für ein Individuum wurden nur die Werte jener Um-



gänge verwendet, die nach dem (auf dem Streudiagramm der Expansionsraten beobachtbaren) Wachstumssprung liegen.

$\bar{T}_{\text{Ind}}$  = Mittelwert der Versetzungsraten eines Individuums

$$\bar{T}_{\text{Ind}} = \frac{1}{n} \sum T_{\text{Umg}}$$

$n$  = Anzahl der an einem Individuum gemessenen Versetzungsraten

$T_{\text{Umg}}$  = Versetzungsrate eines Umganges

$\bar{T}_{\text{Pop}}$  = Mittelwert der mittleren Versetzungsraten aller Exemplare einer Population

$$\bar{T}_{\text{Pop}} = \frac{1}{N} \sum T_{\text{Ind}}$$

$N$  = Anzahl der Exemplare einer Population

$\bar{T}_{\text{Ind}}$  = mittlere Versetzungsrate eines Individuums

In der Folge wurde untersucht, welche Zusammenhänge zwischen der Expansionsrate ( $W$ ) und der Versetzungsrate ( $T$ ) bestehen. Dazu wurden bei jedem Individuum die Werte der Parameter dieser beiden Merkmale in ein zweidimensionales Koordinatensystem eingetragen (Abb. 11). Auf der x-Achse wurden die Werte für die Expansionsraten und auf der y-Achse die Versetzungsraten der Umgänge ( $W_{\text{Umg}}$ ,  $T_{\text{Umg}}$ ) eines Individuums eingezeichnet. Aus den angepaßten Regressionskurven läßt sich ablesen, welcher  $T_{\text{Umg}}$ -Wert zu einem  $W_{\text{Umg}}$ -Wert zu erwarten ist (Abb. 11).

Zur Form der Kurve kann folgendes bemerkt werden: Wenn die Expansionsrate ( $W$ ) um einen mittleren Wert variabel ist, steht die Versetzungsrate ( $T$ ) zur Expansionsrate ( $W$ ) in einem Zusammenhang, der sich mit einer hyperbolischen Funktion erklären läßt. Die folgenden funktionellen Zusammenhänge sollen dies veranschaulichen:

$$W_n = \frac{r_n}{r_{n-1}}$$

$$r_n = W_n \cdot r_{n-1}$$

$$T_n = \frac{r_n - r_{n-1}}{y_n - y_{n-1}}$$

$$T_n = \frac{W_n r_{n-1} - r_{n-1}}{y_n - y_{n-1}}$$

$$T_n = \frac{r_{n-1} (W_n - 1)}{y_n - y_{n-1}}$$

I. funktioneller Zusammenhang

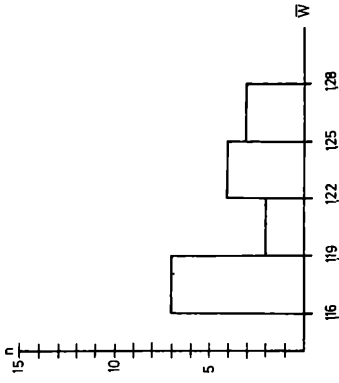
$$T_n = \frac{W_n}{aW_n + b}$$

II. funktioneller Zusammenhang

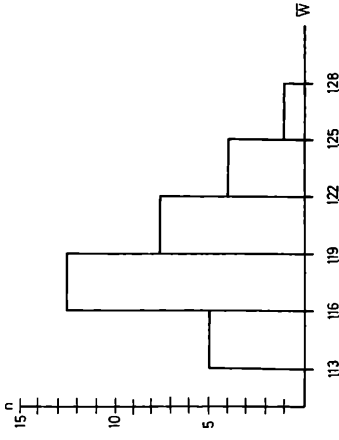
$$\frac{W_n}{aW_n + b} = \frac{r_n - r_{n-1}}{y_n - y_{n-1}}$$

Daraus geht deutlich hervor, daß die Versetzungsrate keine freie Variable ist, sondern im Zusammenhang mit der Expansionsrate steht.

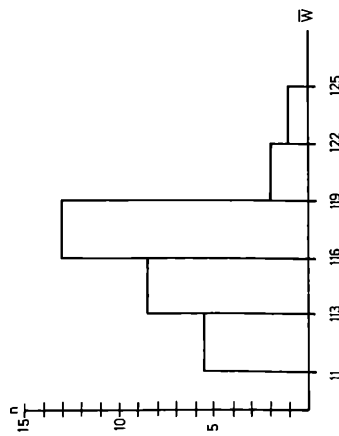
MARIAHALOM



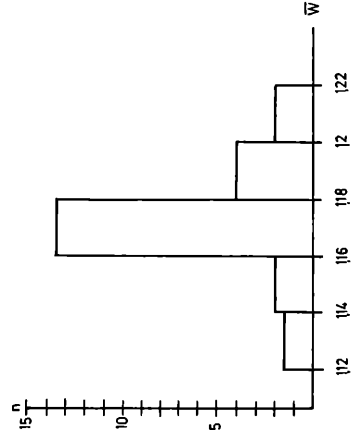
BAD KREUZNACH



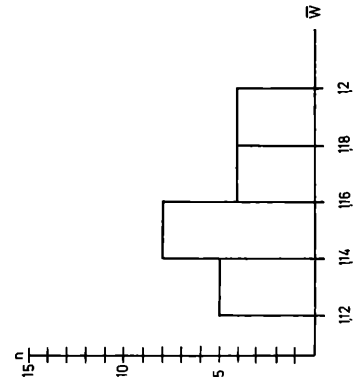
GANT



PORTHARCOURT(SPEZIES 2)



PORTHARCOURT(SPEZIES 1)



MOLD

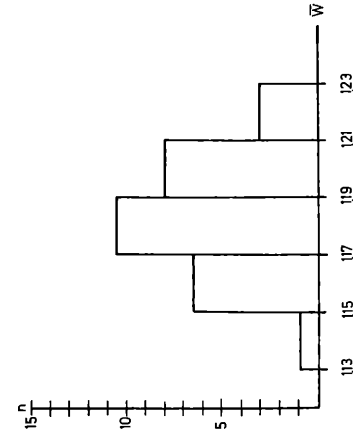


Abb. 10 a: Darstellung der Häufigkeitsverteilung der mittleren Expansionsrate  $\bar{W}_{Ind}$  der Individuen einer Population.

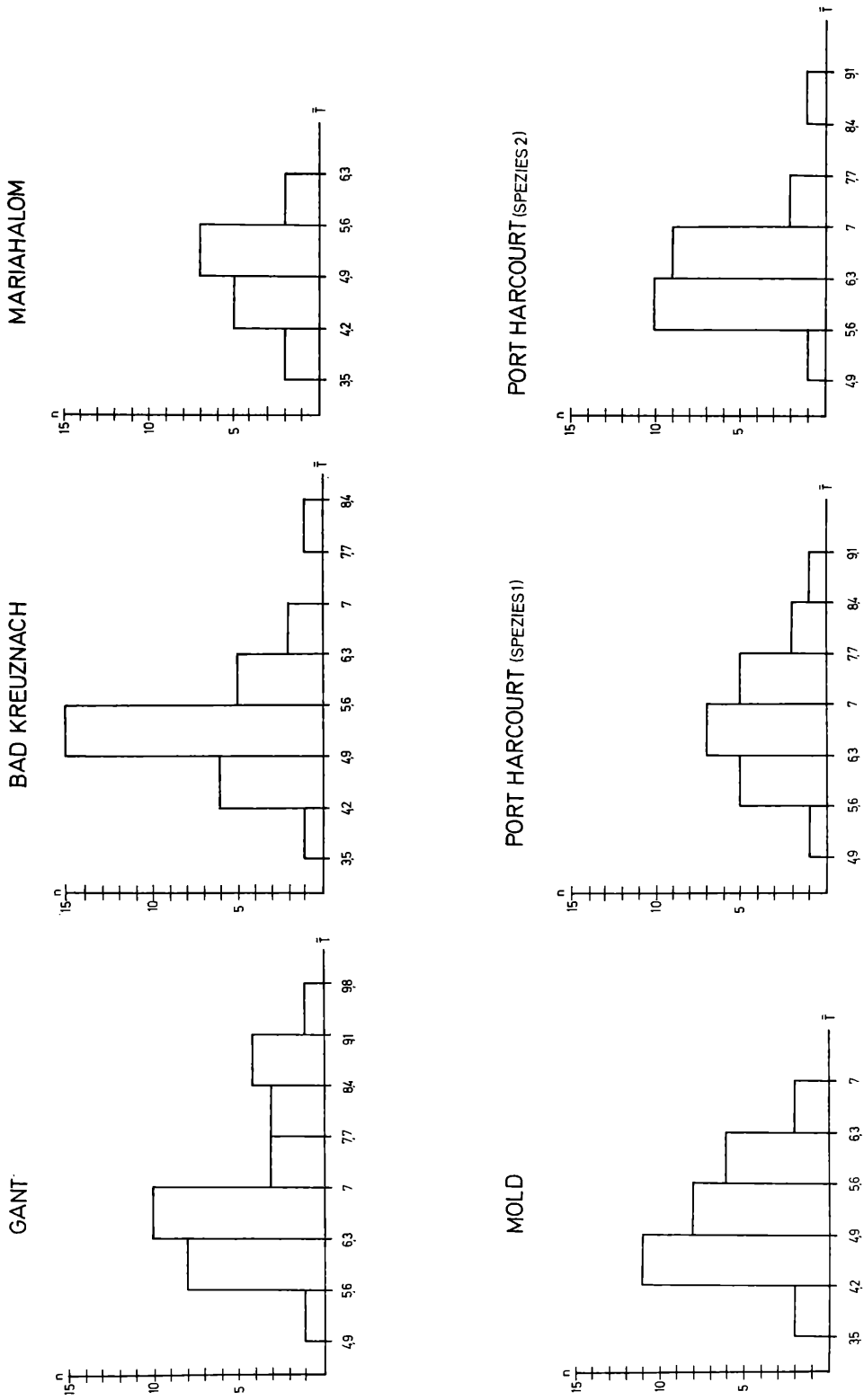
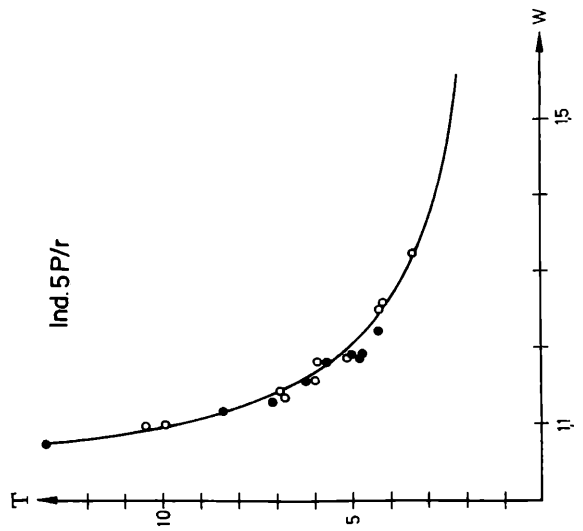
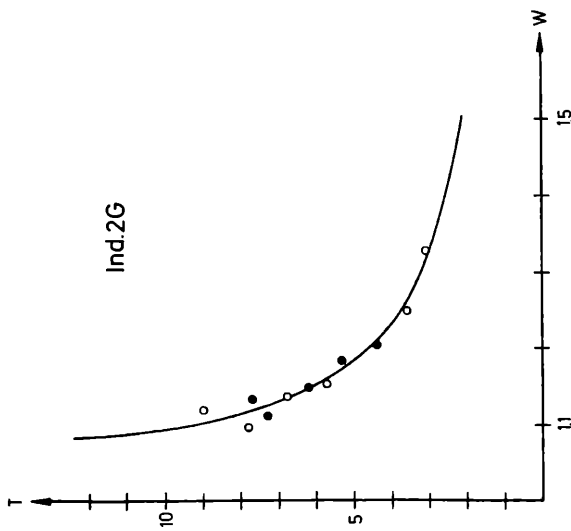
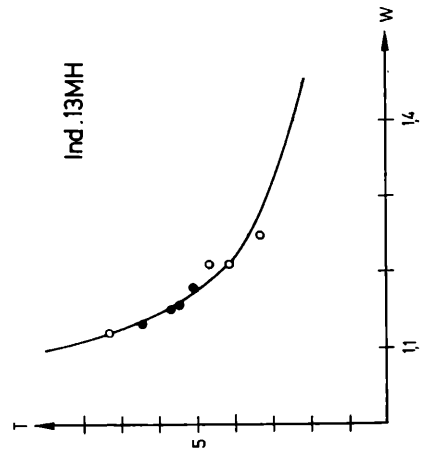
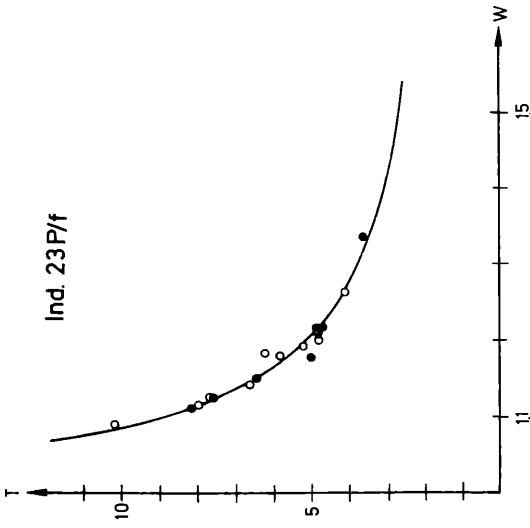
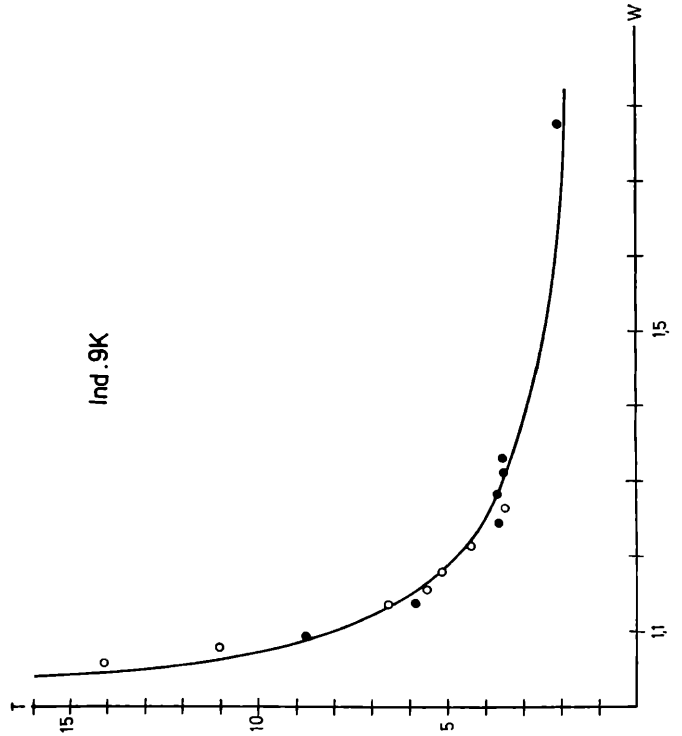
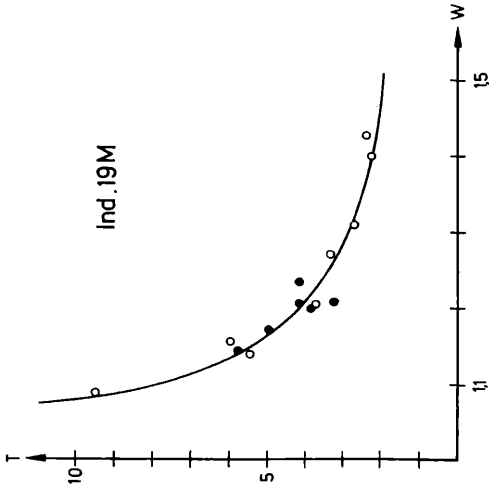


Abb. 10 b: Darstellung der Häufigkeitsverteilung der mittleren Versetzungsrate  $\bar{T}_{Ind}$  der Individuen einer Population.



### Merkmal Skulptur des Gehäuses

Wie bereits im Kapitel „Morphometrie“ erwähnt wurde, dienten zur Untersuchung der Skulptur die Knotenreihen des ersten von der Apertur aus gezählten Umganges eines Gastropodengehäuses. Dabei wurde jeweils nur ein Knoten stellvertretend für die Knotenreihe, auf der er sich befindet, gemessen.

An dieser Stelle muß nochmals darauf hingewiesen werden, daß durch die vier Parameter (Positionsparameter, Höhe, Breite und Form des Knotens) relative Maße für den untersuchten Knoten geliefert werden (siehe S 25, Kapitel „Morphometrie“).

Die Häufigkeitsverteilung dieser Parameter innerhalb einer Population und die Unterschiede in der Verteilung zwischen den Populationen verschiedener Fundorte und Altersstufen soll anhand der folgenden Histogramme (Abb. 12 a–d, 13 a–d, 14 a–d) veranschaulicht werden.

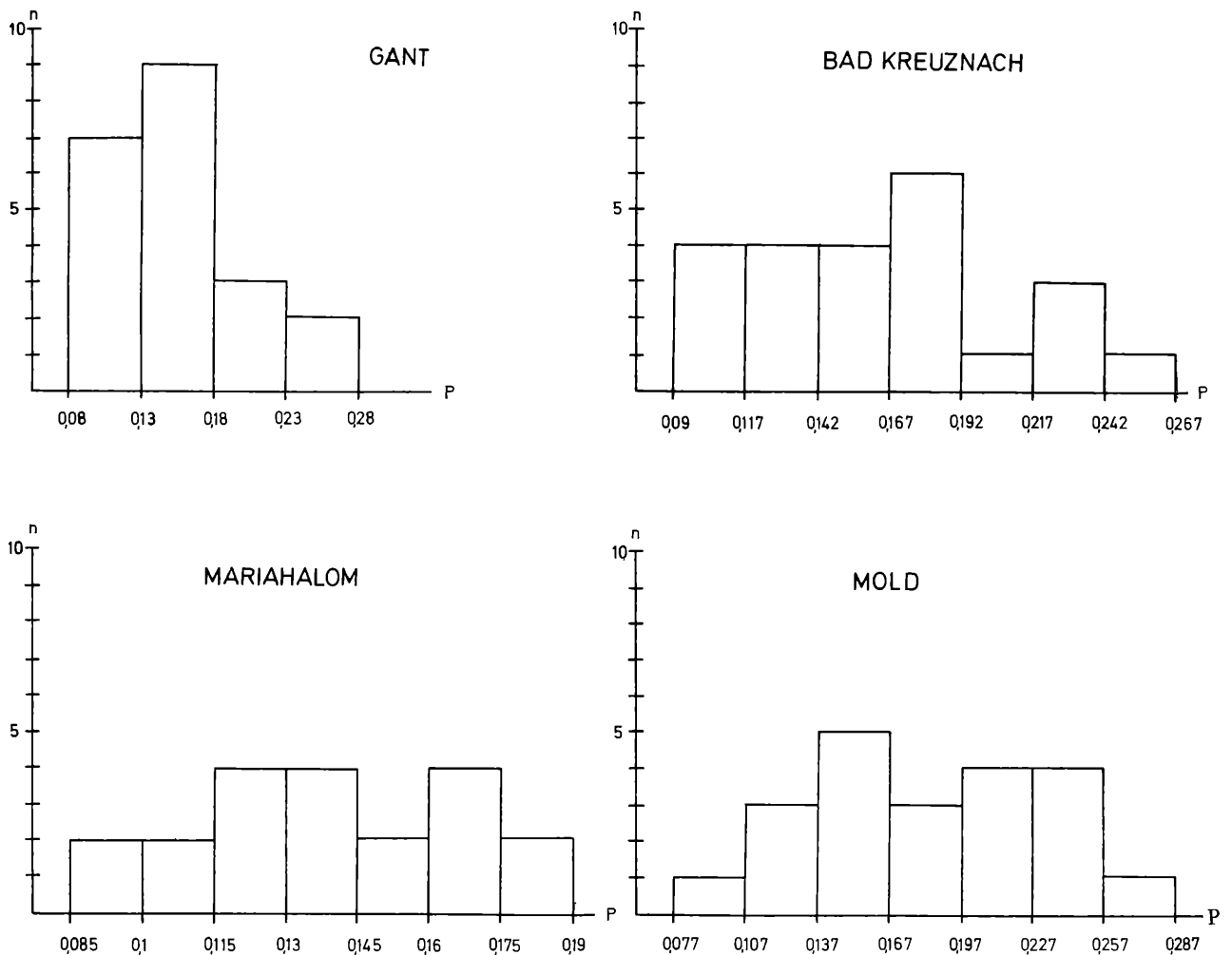


Abb. 12 a: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 1. Parameters = Positionsparameter P (für die Knoten der obersten Knotenreihe) der Individuen einer Population.

Abb. 11: Darstellung der Zusammenhänge zwischen der Expansionsrate  $W_{Umg}$  und der Versetzungsrate  $T_{Umg}$ . Die Werte der Parameter  $W_{Umg}$ ,  $T_{Umg}$  wurden in ein zweidimensionales Koordinatensystem eingetragen. Auf der x-Achse wurden die Werte für die Expansionsrate  $W_{Umg}$  und auf der y-Achse die Versetzungsrate  $T_{Umg}$  eines Individuums eingezeichnet. Aus den angepaßten Regressionskurven läßt sich ablesen, welcher  $T_{Umg}$ -Wert zu einem  $W_{Umg}$ -Wert zu erwarten ist.

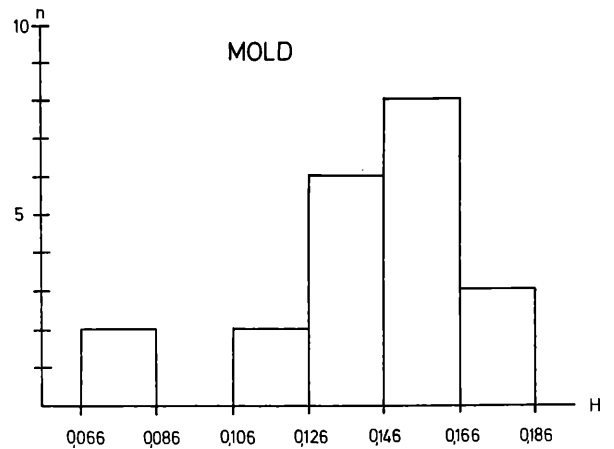
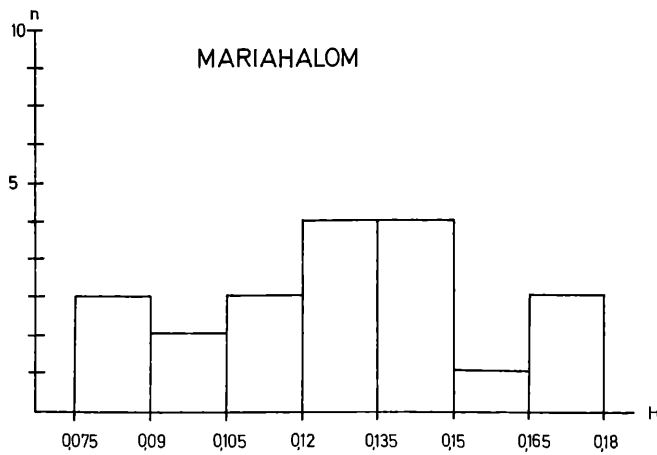
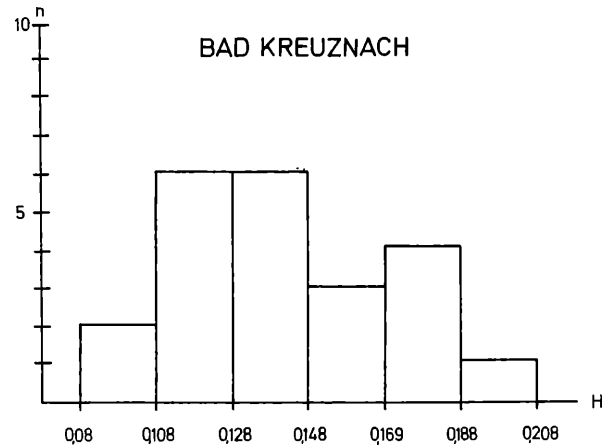
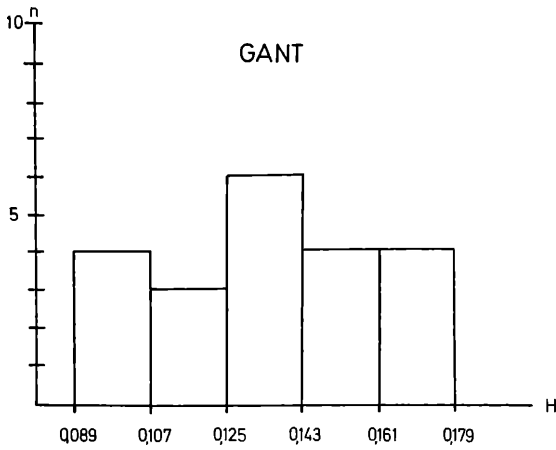
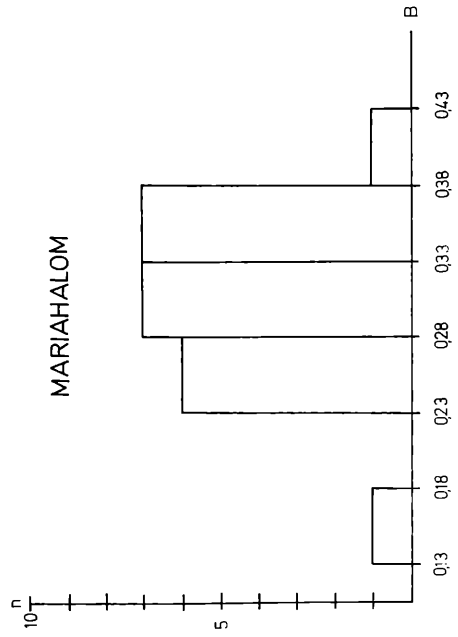
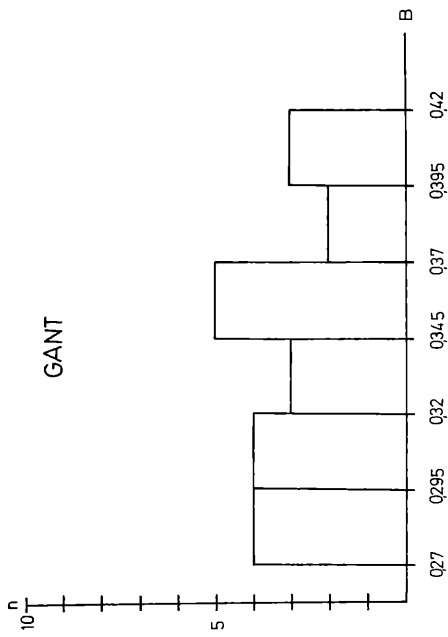
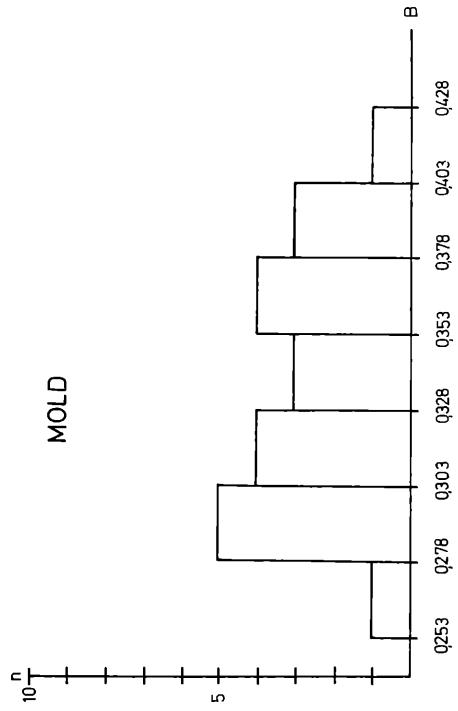
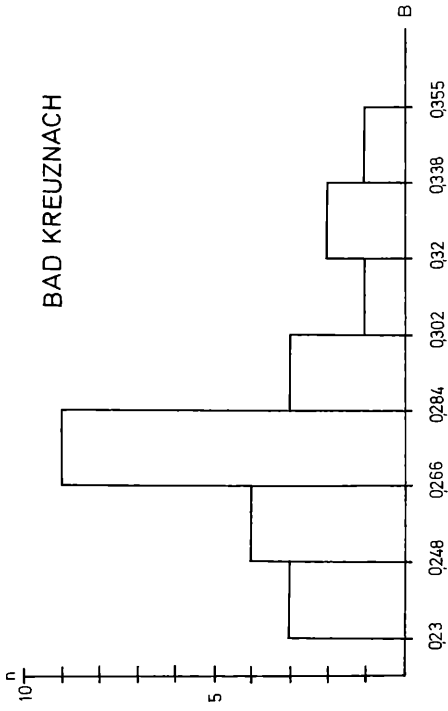


Abb. 12 b: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 2. Parameters = Höhe des Knotens H (für die Knoten der obersten Knotenreihe) der Individuen einer Population.

Abb. 12 c: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 3. Parameters = Breite des Knotens B (für Knoten der obersten Knotenreihe) der Individuen einer Population.



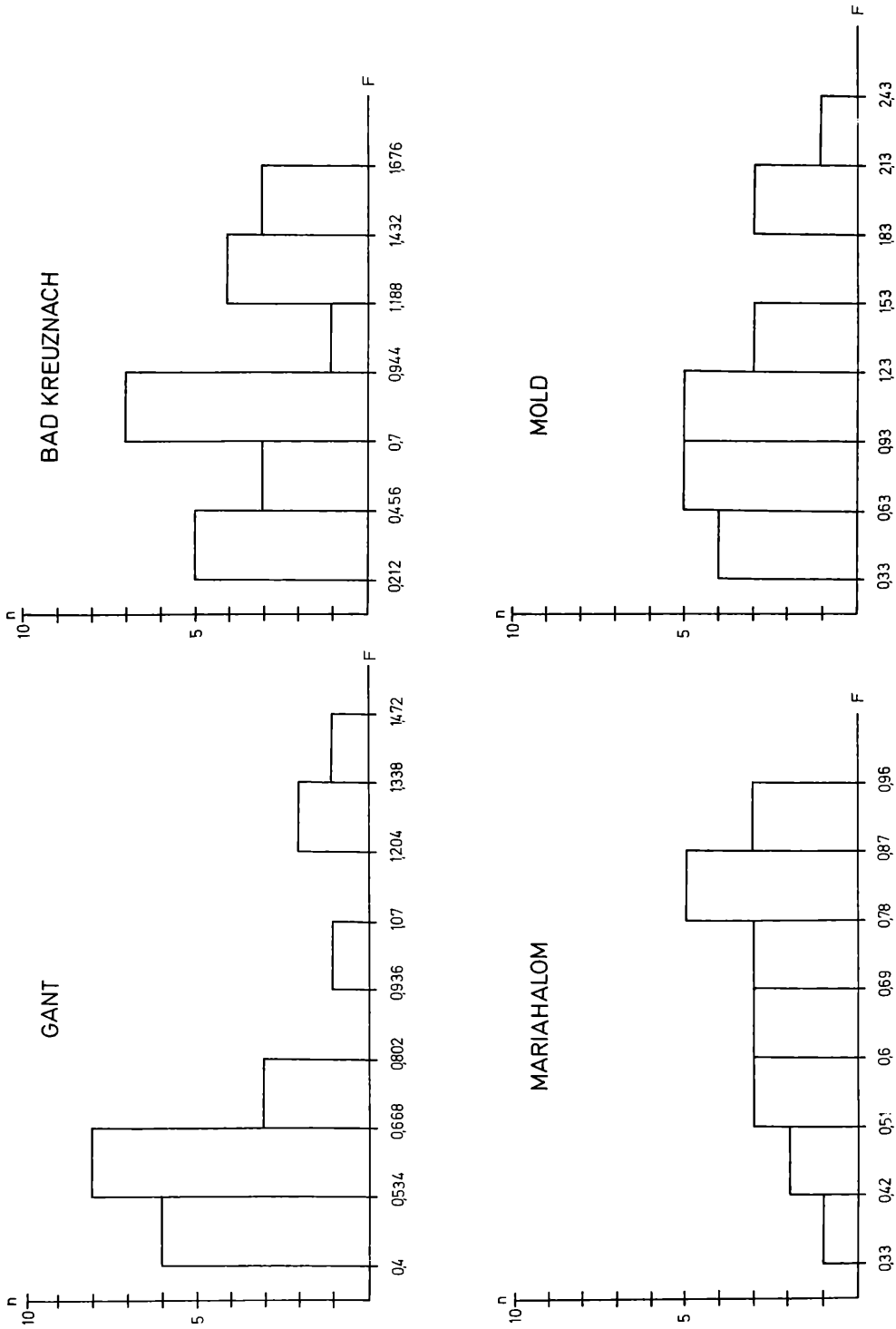


Abb. 12 d: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 4. Parameters = Form des Knotens F (für die Knoten der obersten Knotenreihe) der Individuen einer Population.



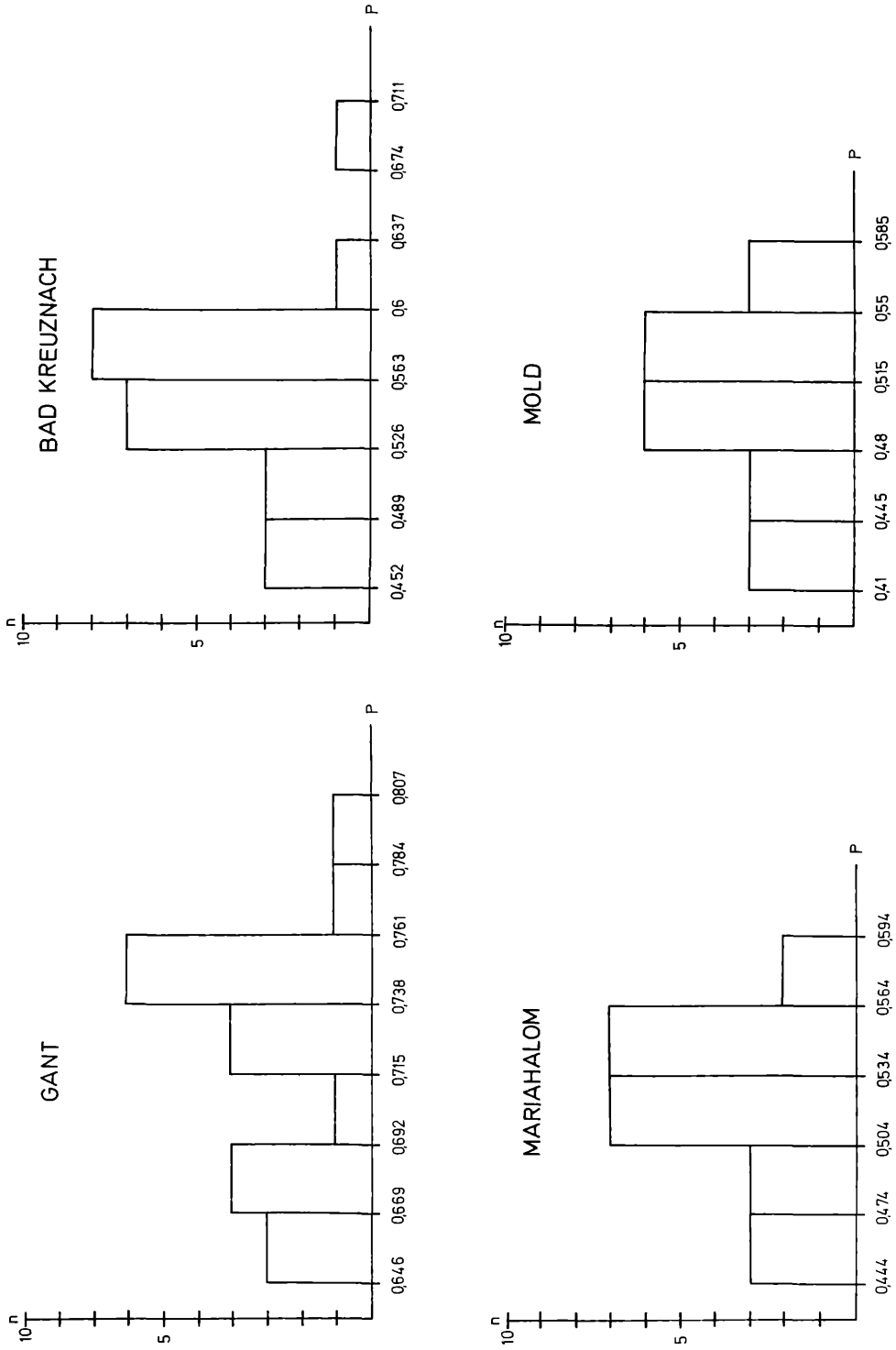


Abb. 13 a: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 1. Parameters = Positionsparameter P (für die Knoten der Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

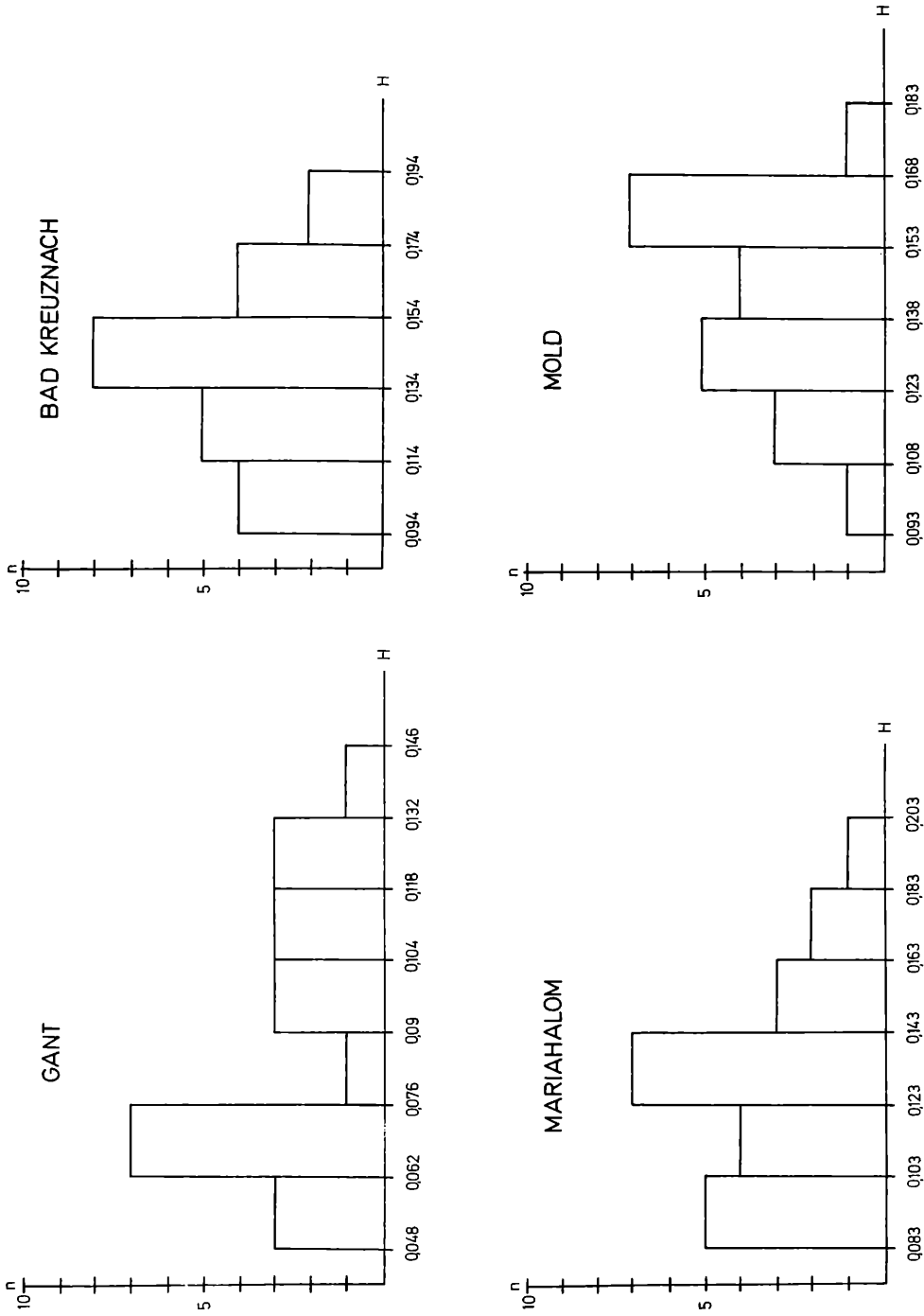


Abb. 13 b: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 2. Parameters H (für die Knoten der Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

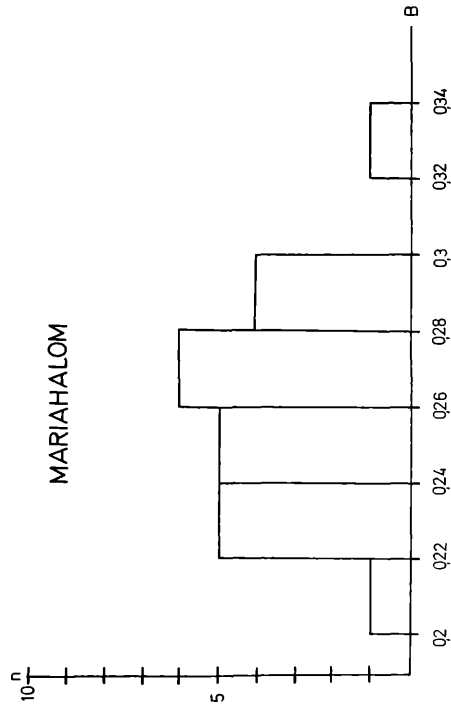
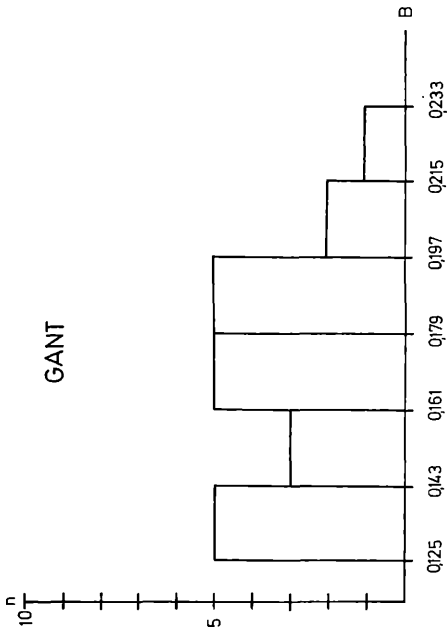
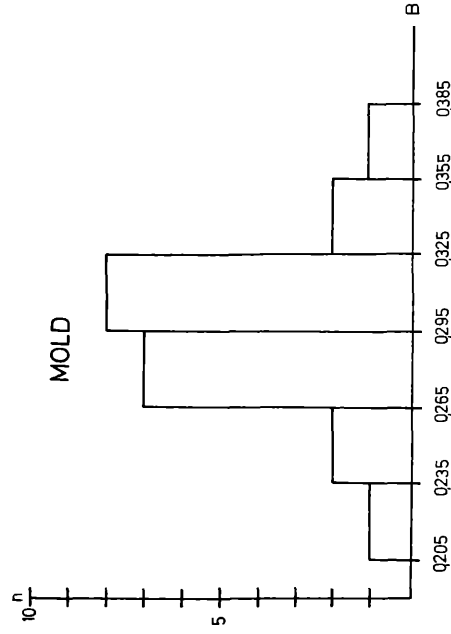
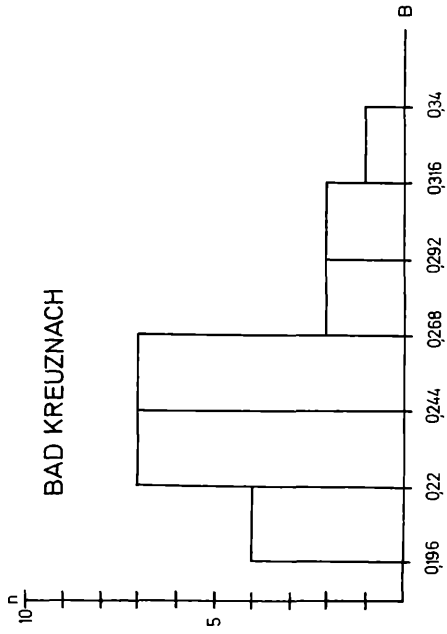


Abb. 13 c: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 3. Parameters = Breite des Knotens B (für die Knoten der Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

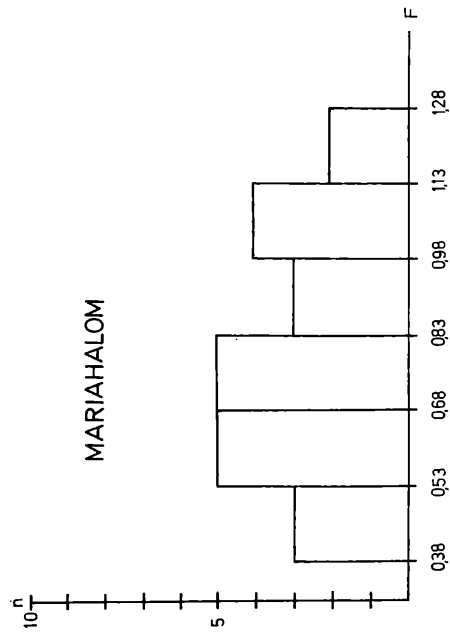
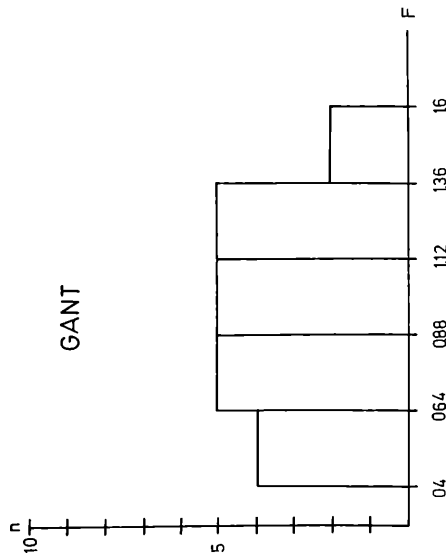
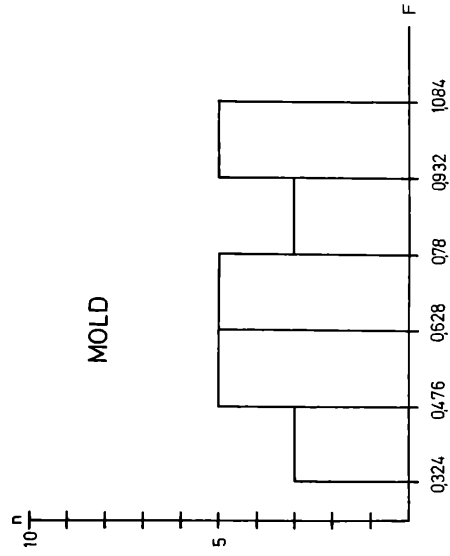
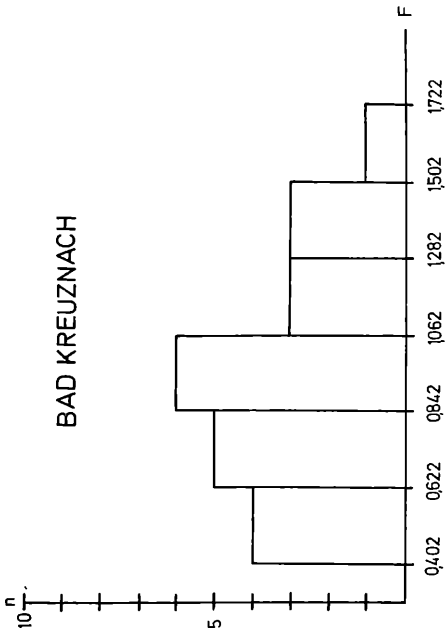


Abb. 13 d: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 4. Parameters = Form des Knotens F (für die Knoten der Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

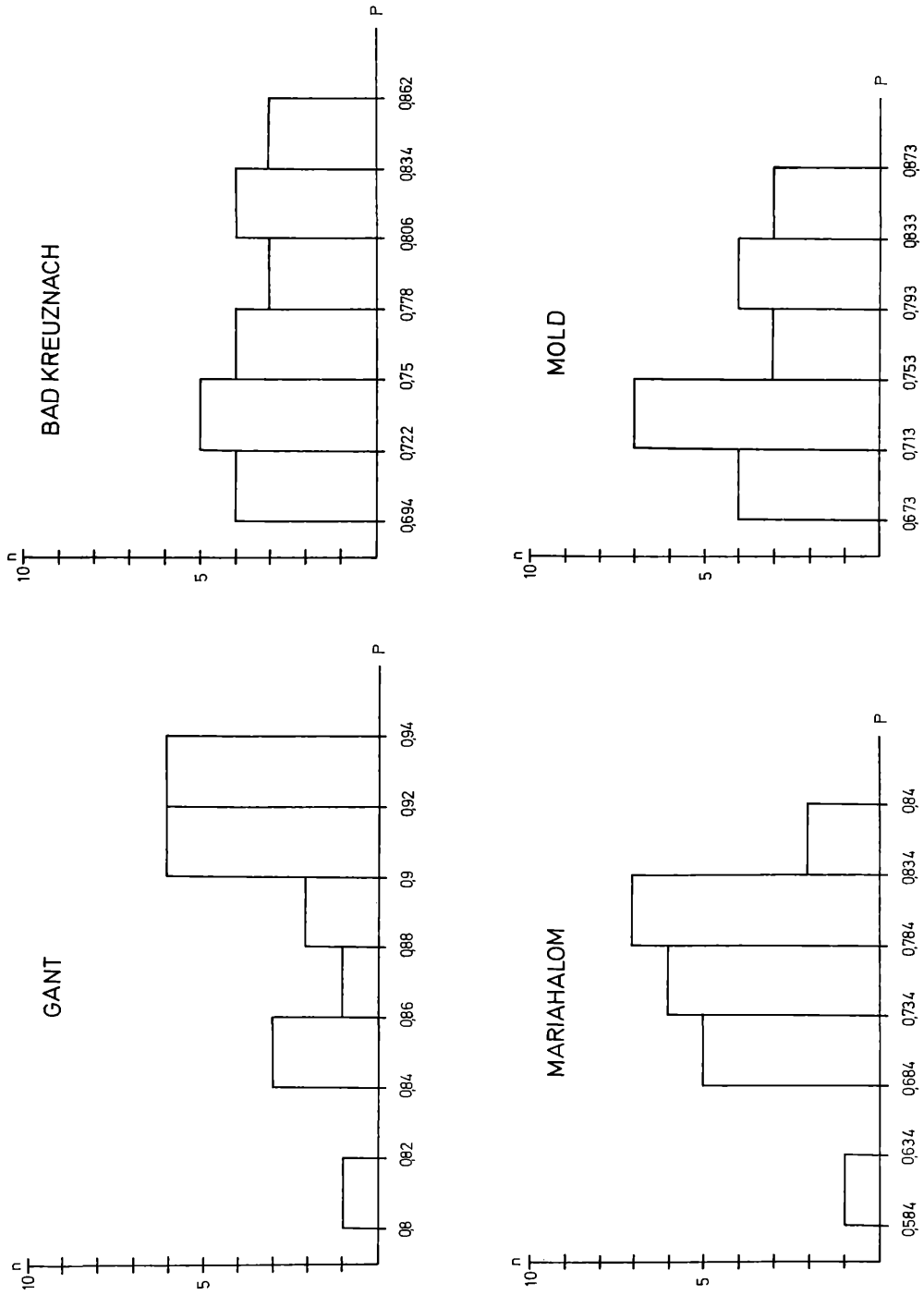


Abb. 14 a: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 1. Parameters = Positionsparameter P (für die Knoten der untersten Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

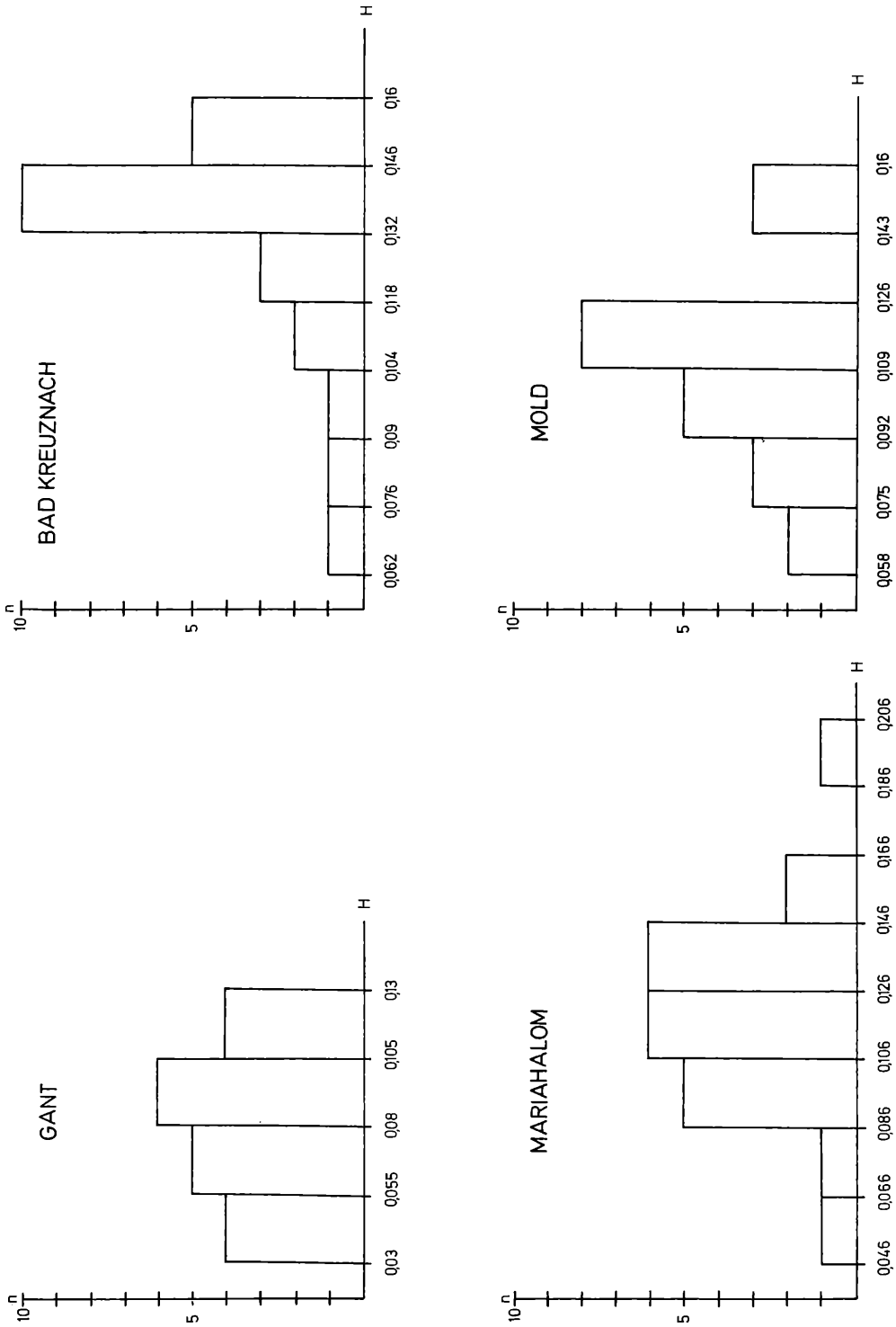


Abb. 14 b: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 2. Parameters = Höhe des Knotens H (für die Knoten der untersten Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

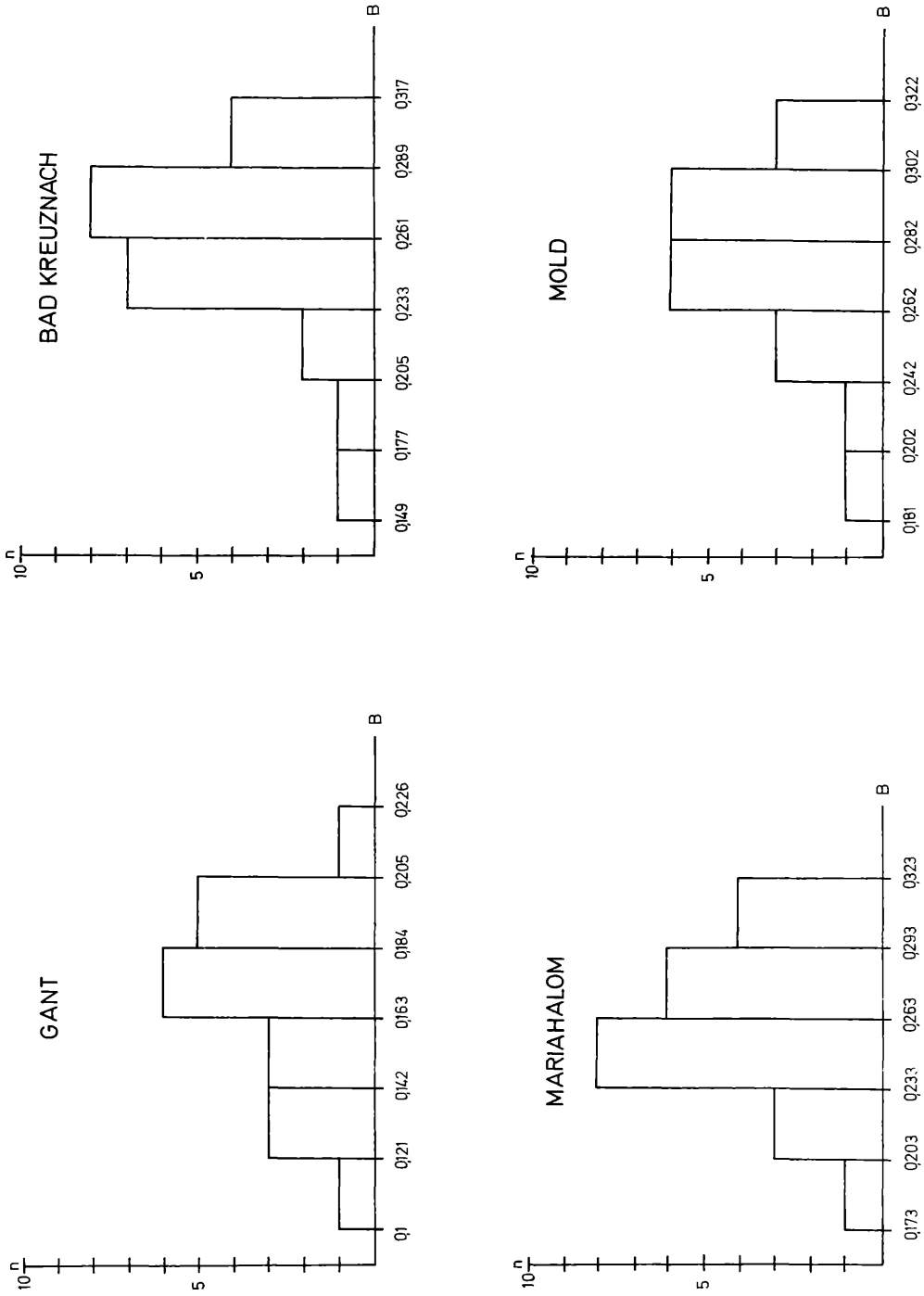


Abb. 14 c: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 3. Parameters = Breite des Knotens B (für die Knoten der untersten Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.

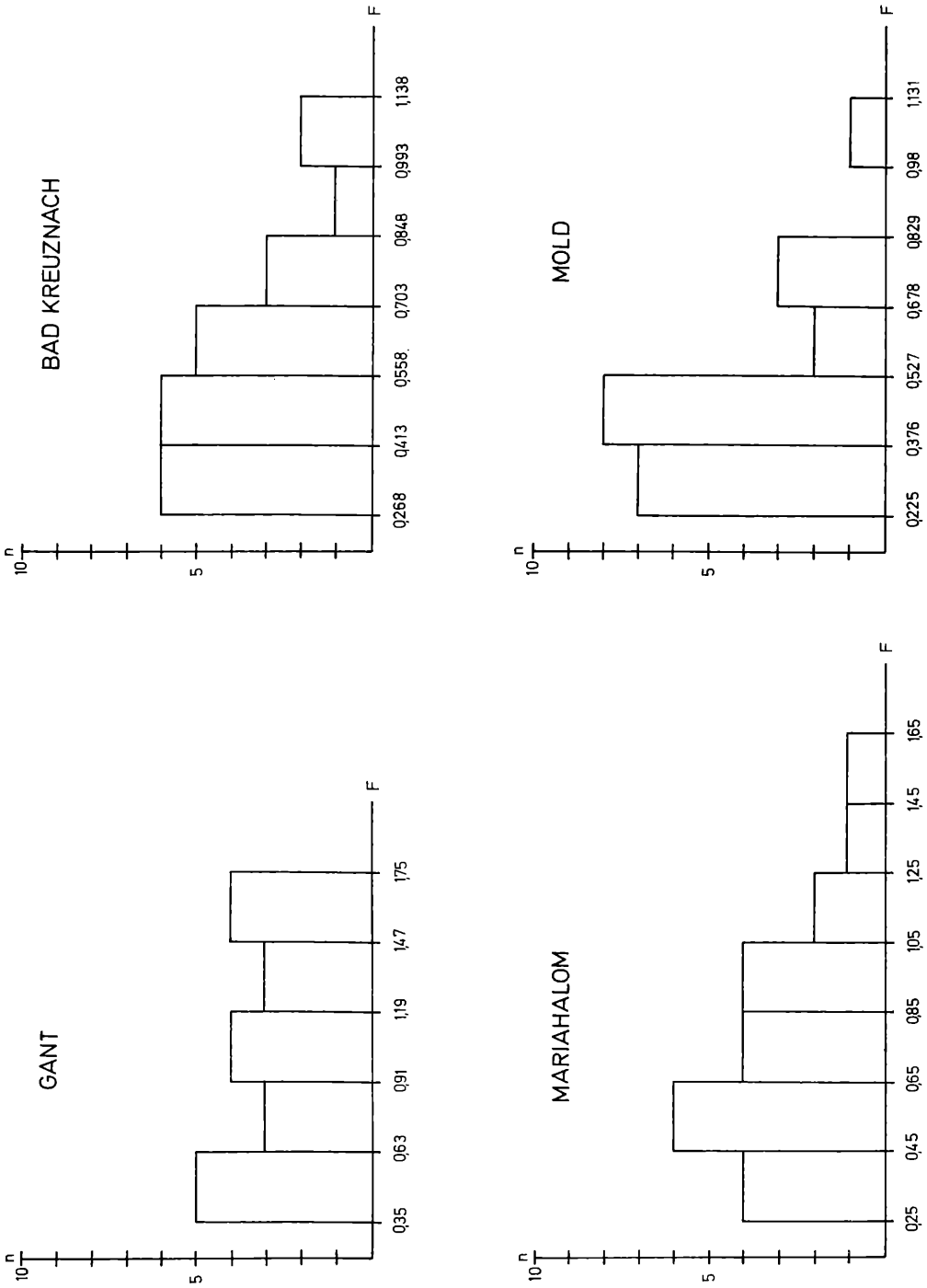


Abb. 14 d: Darstellung der Häufigkeitsverteilung des 4. Parameters = Form des Knotens F (für die Knoten der untersten Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe) der Individuen einer Population.



### Merkmal Anzahl der Knoten in einer Reihe ( $K_n$ )

Um dieses Merkmal zur Unterscheidung von Populationen heranziehen zu können, mußte überprüft werden, ob die Anzahl der Knoten in einer Reihe während des Wachstums konstant bleibt oder ob sie von der Länge und der Breite des Gehäuses abhängig ist.

Beim Abzählen der Knoten aller Umgänge eines Gehäuses konnte im Laufe des Wachstums keine nennenswerte Zu- oder Abnahme der Knotenanzahl beobachtet werden.

Eine weitere Untersuchung an den Populationen sollte dies bestätigen. Dazu wurde in einer Population jeweils die Breite mit der Knotenanzahl in Beziehung gesetzt. Die durchgeführten Korrelationsberechnungen ergaben zwischen der Breite der Umgänge und ihrer Knotenanzahl einen signifikanten Zusammenhang. Das Signifikanzniveau bewegt sich jedoch im Grenzbereich.

(Korrelationskoeffizient  $r = 0,4879$   $n = 30$ )

Diese beiden Ergebnisse ließen vermuten, daß ein dritter Faktor vorhanden ist, der diese scheinbare Korrelation bewirkt. Nun wurde überprüft, wie weit die Breite des Gehäuses von dessen Länge abhängig ist.

(Korrelationskoeffizient  $r = 0,776$   $n = 30$ )

Um ein unverfälschtes Ergebnis zu erhalten, muß daher die Länge auspartialisiert werden. Bei der Berechnung der partiellen Korrelation zwischen Breite und Anzahl der Knoten einer Reihe wurde ein sehr geringer Zusammenhang festgestellt.

(Korrelationskoeffizient  $r = 0,0937$  ,  $n = 30$ )

Hier zeigt sich nun eine deutliche Übereinstimmung zwischen dem durch das Abzählen der Knoten erhaltenen Ergebnis und der Korrelationsberechnung. Die Anzahl der Knoten kann demzufolge als Unterscheidungsmerkmal zwischen den einzelnen Populationen verwendet werden.

### Beziehungen und Unterschiede zwischen den Populationen I–IV

Zuerst erfolgte die Überprüfung auf Unterschiede und Beziehungen zwischen den fossilen Populationen verschiedener Altersstufen. Anschließend wurde der Versuch unternommen, jede fossile Population mit der Rezentpopulation zu vergleichen. Außer dem Apex, der an keinem Exemplar vollständig erhalten war, und der Apertur konnten alle Merkmale des Gastropodengehäuses genauer untersucht und zu Vergleichsstudien herangezogen werden.

Jedes einzelne Merkmal ließ sich mit mathematischen Funktionen beschreiben. Dies ermöglichte wiederum eine objektive Überprüfung auf Differenzen und Ähnlichkeiten zwischen den Populationen mit Hilfe statistischer Testverfahren. Bei den untersuchten Merkmalen handelt es sich um normalverteilte Variable (siehe S. 27, Kapitel „Statistik“).

Die Differenzen zwischen zwei Populationen wurden mit dem t-Test von STUDENT beschrieben.

Die Ergebnisse der Vergleiche werden in den Tabellen 1 a–f dargestellt. Trotzdem sollen die deutlichsten Beziehungen und Unterschiede zwischen den Populationen in Worten festgehalten werden.

#### Vergleich zwischen den vier fossilen Populationen hinsichtlich der Gehäuseform:

Hierbei wurden jeweils die mittleren Expansionsraten ( $\bar{W}_{Pop}$ ) und mittleren Versetzungsraten ( $\bar{T}_{Pop}$ ) zweier zu vergleichender Populationen mit einem der genannten Testverfahren überprüft. Eine deutliche Übereinstimmung in diesen Merkmalen konnte zwischen der Population aus Mold (Eggenburgien) und der Population aus Bad Kreuznach (Chattien) festgestellt werden.

Der Vergleich der Population aus Gant (Lutetien) mit den Populationen aus Bad Kreuznach (Chattien), Máriaalom (Egerien) und Mold (Eggenburgien) zeigte in den Merkmalen Expansionsrate und Versetzungsrate keine Übereinstimmung

#### Vergleich zwischen den vier fossilen Populationen hinsichtlich der Skulptur:

Bevor Vergleiche zwischen den Populationen hinsichtlich der Skulptur angestellt werden können, muß zuerst auf die Homologisierbarkeit der einzelnen Knotenreihen eingegangen werden. Wie bereits

im Kapitel „Morphometrie“ erwähnt wurde, besitzen die Populationen aus Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach drei Hauptknotenreihen (siehe Taf. 3, Fig. 1–2; Taf. 4, Fig. 1a–b). Diese werden bei allen drei Populationen folgendermaßen bezeichnet:

1. oberste Knotenreihe (= stärkste und dem Apex zunächst liegende Reihe)
  2. Knotenreihe unter der obersten Reihe
  3. unterste Knotenreihe
- (die 2. und 3. Knotenreihe sind annähernd gleichstark ausgebildet).

Die Ergebnisse der Vergleichsstudien für jeden Parameter (Positionsparameter, Höhe, Breite, Form) der drei homologen Knotenreihen werden in den Tabellen 1 a–f dargestellt.

Würde man auf Grund der Ergebnisse, die durch die Testverfahren erlangt wurden, eine R e i h u n g n a c h d e m G r a d d e r Ä h n l i c h k e i t der Skulptur zwischen den drei fossilen Populationen durchführen, würde sie folgendermaßen aussehen:

- I. Pop. Máriahalom – Pop. Bad Kreuznach
- II. Pop. Máriahalom – Pop. Mold
- III. Pop. Mold – Pop. Bad Kreuznach

Anschließend wurde versucht, die Skulptur der Population Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach mit der Population aus Gánt zu vergleichen. Die Population aus Gánt besitzt vier Hauptknotenreihen pro Umgang (siehe Taf. 4, Fig. 2).

Sie wurden folgendermaßen bezeichnet:

- 1) oberste Knotenreihe (= stärkste dem Apex zunächst liegende Reihe)
  - 2) erste Knotenreihe unter der obersten Reihe
  - 3) zweite Knotenreihe unter der obersten Reihe
  - 4) dritte Knotenreihe unter der obersten Reihe
- (die zweite und dritte Knotenreihe sind annähernd gleichstark ausgebildet)

Auf Grund ihrer Position am Umgang wurden die oberste, die zweite und die dritte Knotenreihe für die Vergleichsstudien mit den jüngeren Populationen herangezogen. Dabei wurden mit den eingangs erwähnten Testverfahren folgende Knotenreihe der vier Populationen auf Unterschiede und Beziehungen überprüft:

Oberste Knotenreihe der Population Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach mit der obersten Knotenreihe der Population Gánt.

Knotenreihe unter der obersten Reihe der Population Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach mit der zweiten Knotenreihe unter der obersten Reihe der Population aus Gánt.

Unterste Knotenreihe der Population Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach mit der dritten Knotenreihe unter der obersten Reihe der Population aus Gánt.

Die Ergebnisse der Tests werden in den Tabellen 1 a–f dargestellt.

Besonders auffällig ist, daß zwischen der untersten Knotenreihe der Population Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach und der dritten Knotenreihe unter der obersten Reihe der Population Gánt keine Übereinstimmung in den Parametern (Positionsparameter, Höhe, Breite, Form) besteht.

Die zweite Knotenreihe unter der obersten Reihe der Population aus Gánt zeigt nur in dem Parameter Form mit ihren homologen Knotenreihen der Population Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach Ähnlichkeiten.

Lediglich bei der obersten Knotenreihe konnten deutliche Übereinstimmungen in den Parametern festgestellt werden.

Würde man nur für die oberste Knotenreihe eine Reihung in bezug auf die Ä h n l i c h k e i t zu den Populationen Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach durchführen, ergäbe sich folgendes:

- I. Pop. Gánt – Pop. Máriahalom
- II. Pop. Gánt – Pop. Mold und  
Pop. Gánt – Pop. Bad Kreuznach

Tabelle 1 a: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population I – Gánt und der Population II Bad Kreuznach:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	3,89 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	6,95 > 1,68	+
Skulptur:			
<b>Oberste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	0,86 < 1,68	
Höhe des Knotens	T	0,09 < 1,68	–
Breite des Knotens	T	6,31 > 1,68	+
Form des Knotens	T	1,71 > 1,68	+
<b>Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	5,24 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	6,63 > 1,68	+
Breite des Knotens	T	9,48 > 1,68	+
Form des Knotens	T	0,13 < 1,68	–
<b>Unterste Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	9,58 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	6,35 > 1,68	+
Breite des Knotens	T	8,69 > 1,68	+
Form des Knotens	T	3,99 > 1,68	+

Tabelle 1 b: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population I – Gánt und der Population III – Máriahalom:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	5,52 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	8,31 > 1,68	+
Skulptur:			
<b>Oberste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	0,97 < 1,68	–
Höhe des Knotens	T	0,82 < 1,68	–
Breite des Knotens	T	2,24 > 1,68	+
Form des Knotens	T	0,07 < 1,68	–
<b>Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	3,72 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	4,87 > 1,68	+
Breite des Knotens	T	2,75 > 1,68	+
Form des Knotens	T	1,76 > 1,68	+
<b>Unterste Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	8,52 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	4,12 > 1,68	+
Breite des Knotens	T	9,36 > 1,68	+
Form des Knotens	T	2,35 > 1,68	+

Tabelle 1 c: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population I – Gánt und der Population IV – Mold:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	3,68 > 1,66	+
Versetzungsrate:	T	8,16 > 1,66	+
Skulptur:			
<b>Oberste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	1,82 > 1,66	+
Höhe des Knotens	T	0,59 < 1,66	-
Breite des Knotens	T	0,47 < 1,66	-
Form des Knotens	T	3,2 > 1,66	+
<b>Knotenreihe unter der obersten Reihe bzw. 2. Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	3,86 > 1,66	+
Höhe des Knotens	T	7,13 > 1,66	+
Breite des Knotens	T	4,32 > 1,66	+
Form des Knotens	T	2,49 > 1,66	+
<b>Unterste Knotenreihe bzw. 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	9,28 > 1,66	+
Höhe des Knotens	T	3,41 > 1,66	+
Breite des Knotens	T	9,85 > 1,66	+
Form des Knotens	T	4,94 > 1,66	+

Tabelle 1 d: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population II – Bad Kreuznach und der Population III – Máriahalom:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	2,71 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	1,54 < 1,68	-
Skulptur:			
<b>Oberste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	2,27 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	0,76 < 1,68	-
Breite des Knotens	T	2,22 > 1,68	+
Form des Knotens	T	1,97 > 1,68	+
<b>Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	2,33 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	1,14 < 1,68	-
Breite des Knotens	T	1,15 < 1,68	-
Form des Knotens	T	1,81 > 1,68	+
<b>Unterste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	0,67 < 1,68	-
Höhe des Knotens	T	1,47 < 1,68	-
Breite des Knotens	T	0,09 < 1,68	-
Form des Knotens	T	1,98 > 1,68	+

Tabelle 1 e: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population II – Bad Kreuznach und der Population IV – Mold:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	0,48 < 1,66	–
Versetzungsrate:	T	1,35 < 1,66	–
Skulptur:			
<b>Oberste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	1,2 < 1,66	–
Höhe des Knotens	T	0,37 < 1,66	–
Breite des Knotens	T	5,11 > 1,66	+
Form des Knotens	T	1,65 < 1,66	–
<b>Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	3,72 > 1,66	+
Höhe des Knotens	T	0,29 < 1,66	–
Breite des Knotens	T	4,59 > 1,66	+
Form des Knotens	T	2,53 > 1,66	+
<b>Unterste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	0,72 < 1,66	–
Höhe des Knotens	T	2,9 > 1,66	+
Breite des Knotens	T	3,83 > 1,66	+
Form des Knotens	T	5,54 > 1,66	+

Tabelle 1 f: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population III – Máriaalom und der Population IV – Mold:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	2,87 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	0,11 < 1,68	–
Skulptur:			
<b>Oberste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	3,25 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	1,38 < 1,68	–
Breite des Knotens	T	1,79 > 1,68	+
Form des Knotens	T	3,48 > 1,68	+
<b>Knotenreihe unter der obersten Reihe</b>			
Positionsparameter	T	1,86 > 1,68	+
Höhe des Knotens	T	1,42 < 1,68	–
Breite des Knotens	T	3,75 > 1,68	+
Form des Knotens	T	0,8 < 1,68	–
<b>Unterste Knotenreihe</b>			
Positionsparameter	T	1,27 < 1,68	–
Höhe des Knotens	T	1,07 < 1,68	–
Breite des Knotens	T	0,31 < 1,68	–
Form des Knotens	T	3,3 > 1,68	+

V e r g l e i c h zwischen den vier fossilen Populationen hinsichtlich der **A n z a h l d e r K n o t e n** in einer Reihe:

Von allen Exemplaren der vier fossilen Populationen wurden die Knoten der drei homologisierbaren Knotenreihen (siehe S. 48) des letzten Umganges vor der Apertur abgezählt. Es handelt sich dabei

jeweils um jenen Umgang, an dem bereits die auf Seite 26 beschriebenen Skulpturuntersuchungen durchgeführt wurden. Für jede Population wurde der Mittelwert  $\bar{x}$  und die Standardabweichung  $s$  der Knotenanzahl einer Reihe berechnet.

Die Ergebnisse sind folgende:

**Oberste Knotenreihe** der Population Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach und Gánt

untersuchte Population	Mittelwert $\bar{x}$	Standardabweichung $s$
Mold	37,4 37	5,18 5,2
Máriahalom	33,6 34	2,94 2,9
Bad Kreuznach	28,3 28	5,54 5,5
Gánt	18,2 18	3,38 3,4

**Knotenreihe unter der obersten Reihe** der Population Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach = **2. Knotenreihe unter der obersten Reihe** der Population Gánt

untersuchte Population	Mittelwert $\bar{x}$	Standardabweichung $s$
Mold	41,9 42	4,85 4,8
Máriahalom	35,6 36	2,82 2,8
Bad Kreuznach	37,1 37	4,32 4,3
Gánt	31,1 31	3,63 3,6

**unterste Knotenreihe** der Population Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach = **3. Knotenreihe unter der obersten Reihe** der Population Gánt

untersuchte Population	Mittelwert $\bar{x}$	Standardabweichung $s$
Mold	41,9 42	4,83 4,8
Máriahalom	36,5 36	2,87 2,9
Bad Kreuznach	38,1 38	5,36 5,4
Gánt	31,3 31	4,58 4,6

**Beziehungen und Unterschiede** zwischen den fossilen Populationen Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach, Gánt und der Rezentpopulation Port Harcourt:

Anschließend an die Vergleichsstudien, die zwischen den fossilen Populationen durchgeführt wurden, soll mit Hilfe der bereits bekannten Testverfahren jede fossile Population mit der Rezentpopulation aus Port Harcourt auf Beziehungen und Unterschiede überprüft werden.

Bevor auf die Untersuchungen näher eingegangen wird, muß zur Rezentpopulation aus Port Harcourt folgendes bemerkt werden: Innerhalb dieser Population können auf Grund der Ausbildung der Skulptur deutlich zwei Gruppen unterschieden werden:

**Gruppe 1:** Sie besitzt pro Umgang eine Hauptknotenreihe (= stärkste Knotenreihe).

Über dieser Hauptknotenreihe liegt ein Reifen mit schwach ausgebildeten Knoten.

Unter der Hauptknotenreihe befinden sich annähernd gleichstarke Knotenreihen, deren Anzahl variiert. Bei vielen Exemplaren konnte beobachtet werden, daß im Laufe des Gehäusewachstums mehrere Knoten der Hauptknotenreihe mit Knoten der darunterliegenden Reihe zu einem einzigen großen Stachel verschmelzen. Bei einigen Exemplaren der Gruppe 1 und 2 kann diese Entwicklung deutlich beobachtet werden (siehe Taf. 1, Fig. 5; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 1).

**Gruppe 2:** Diese Gruppe zeigt pro Umgang eine Hauptknotenreihe (= stärkste Knotenreihe) die aus großen stachelartigen Skulpturelementen besteht.

Über der Hauptknotenreihe befindet sich meist ein Reifen mit schwach ausgebildeten Knoten. Die oberen, dem Apex näherliegenden Umgänge, zeigen bei einigen Exemplaren noch deutlich die Skulpturelemente der Gruppe 1.

Übergangsformen zwischen der Gruppe 1 und 2 werden nach dem Grad der Ähnlichkeit ihrer Skulptur zu einer der beiden Gruppen gestellt.

In der Folge soll jede Gruppe (1 und 2) der Rezentpopulation mit den vier fossilen Populationen verglichen werden.

**V e r g l e i c h** der fossilen Populationen (I–IV) mit der Rezentpopulation (Gruppe 1 und 2) hinsichtlich der **G e h ä u s e f o r m**

Hierbei wurden mit den auf Seite 27 vorgestellten Testverfahren die mittleren Expansionsraten ( $\bar{W}_{Pop}$ ) und mittleren Versetzungsraten ( $\bar{T}_{Pop}$ ) der zu vergleichenden Populationen auf Beziehungen und Unterschiede überprüft. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2 a, b dargestellt. Trotzdem sollen sie noch in Worten festgehalten werden.

Die Gruppe 1 der Rezentpopulation aus Port Harcourt zeigt hinsichtlich der Merkmale Expansions- und Versetzungsrate mit den Populationen Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach keine Übereinstimmung. Nur die eozäne Population aus Gánt zeigt hinsichtlich dieser beiden Merkmale deutliche Beziehungen zur Gruppe 1 der Population Port Harcourt.

Die Gruppe 2 der Rezentpopulation zeigt die Gehäuseform (Expansionsrate, Versetzungsrate) betreffend keine Übereinstimmung mit den fossilen Populationen (I–IV).

Tabelle 2 a: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 1) und der Population IV – Mold:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	3,44 > 1,68	+
Versetzungsrates:	T	8,14 > 1,68	+

Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 1) und der Population III – Máriahalom:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	5,68 > 1,68	+
Versetzungsrates:	T	7,71 > 1,68	+

Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 1) und der Population II – Bad Kreuznach:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	4,6 > 1,68	+
Versetzungsrates:	T	6,74 > 1,68	+

Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 1) und der Population I – Gánt:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	0,74 < 1,68	–
Versetzungsrates:	T	0,65 < 1,68	–

Tabelle 2 b: Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 2) und der Population IV – Mold:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	1,93 > 1,68	+
Versetzungsrates:	T	7,07 > 1,68	+

Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 2) und der Population III – Máriahalom:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	4,83 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	7,01 > 1,68	+

Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 2) und der Population II – Bad Kreuznach:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	2,16 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	5,53 > 1,68	+

Beziehungen und Unterschiede zwischen der Population V – Port Harcourt (Gruppe 2) und der Population I – Gánt:

Merkmal	verwendeter Test	Ergebnis (95 %)	Unterschied
Expansionsrate:	T	1,84 > 1,68	+
Versetzungsrate:	T	2,32 > 1,68	+

**Vergleich** der fossilen Population (I–IV) mit der Rezentpopulation (Gruppe 1 und 2) hinsichtlich der **Skulptur**

Auf Grund der Ausbildung der Skulptur der Rezentpopulation (siehe Taf. 2, Fig. 1–7; Taf. 5, Fig. 1–2; Taf. 6, Fig. 1–2), die keine Homologisierung mit den Knotenreihen der vier fossilen Populationen erlaubt, konnten keine Vergleichsstudien zwischen den Populationen Mold, Máriahalom, Bad Kreuznach und Gánt mit der Population Port Harcourt (Gruppe 1 und 2) hinsichtlich dieses Merkmals durchgeführt werden.

## TAXONOMIE

Anschließend an die morphometrischen Untersuchungen und die daraus resultierenden Ergebnisse soll auf die Benennung der einzelnen Populationen eingegangen werden. Hierbei ergaben sich Schwierigkeiten bei der Vergabe des Gattungsnamens, da dieser auf der rezenten Typusart *Tympanotonus fuscatus* (LINNE) begründet ist.

Wie die Vergleichsstudien zwischen den fossilen Populationen und der Rezentpopulation (sie besteht aus Exemplaren der Gattung *Tympanotonus fuscatus* (LINNE) und *Tympanotonus radula* (LINNE)) gezeigt haben, konnte bezüglich des Merkmalskomplexes Gehäuseform keine Übereinstimmung mit den Populationen Bad Kreuznach (= Fossilpopulation II), Máriahalom (= Fossilpopulation III), Mold (= Fossilpopulation IV) bemerkt werden. Lediglich die Population Gánt (= Fossilpopulation I) zeigte bezüglich der Gehäuseform mit *Tympanotonus radula* (LINNE) eine eindeutige Übereinstimmung. Auf den Vergleich der Skulpturelemente mußte verzichtet werden, da sich bei der Homologisierung der Knotenreihen der Fossilpopulationen mit der Rezentpopulation Schwierigkeiten ergaben. Im vorliegenden Fall ließe sich nämlich von den drei Homologiekriterien nach REMANE (1956) nur das Lagekriterium heranziehen. Nach diesem Kriterium erscheint es jedoch nicht sicher, daß die Hauptknotenreihe der Rezentpopulation tatsächlich der obersten Knotenreihe der Fossilpopulation entspricht, da bei der Rezentpopulation über der Hauptknotenreihe noch eine deutliche Knotenreihe vorhanden ist. Dadurch besteht aber die Möglichkeit, daß die Hauptknotenreihe der Rezentpopulation der zweiten Knotenreihe unter der obersten Reihe der Fossilpopulation entspräche und auch die folgenden Knotenreihen nicht mit den Knotenreihen der Fossilpopulationen vergleichbar wären. Nur exakte Studien über die Evolution der Gattung *Tympanotonus* könnten die Entwicklung der Knotenreihen und die Homologieverhältnisse klären.

In der Ausbildung der Apertur zeigten sich ebenfalls deutliche Unterschiede (Taf. 1, Fig. 2, 3 b, Fig. 5–6).



Auf Grund dieser Ergebnisse muß auf die Zuordnung der Fossilpopulation Gánt, Bad Kreuznach, Máriahalom und Mold zur Gattung *Tympanotonus* SCHUMACHER verzichtet werden.

Bei der oberflächlichen Betrachtung der Skulptur schien die Zugehörigkeit zur Gattung *Potamides* BRONG. oder *Cerithium* BRUG. gerechtfertigt. Bei genauerem Vergleich der Gattungsdiagnosen von *Potamides* BRONG. und *Cerithium* BRUG. mit den morphologischen Ausprägungen der Exemplare der Population Bad Kreuznach (= Population II), Máriahalom (= Population III), Mold (= Population IV) konnten deutliche Unterschiede zu beiden Gattungen festgestellt werden. Diese Unterschiede liegen sowohl in der Gehäuseform und Mündung als auch in der Skulptur. Auf Grund dieser Ergebnisse wird die neue Gattung *Mesohalina* aufgestellt. Die Gattung wird nach dem Faziesbereich, in welchem diese Gastropoden vorwiegend vorkommen, benannt.

In der Folge sollen die Unterschiede der neuen Gattung *Mesohalina* zu den Gattungen *Potamides* BRONG. und *Cerithium* BRUG. angeführt werden.

#### Abgrenzung der Gattung *Mesohalina* nov. gen. gegen *Potamides* BRONG.

Sutur: Außer bei der Unterart *Mesohalina margaritacea nondorfensis* fehlen bei dieser Gattung tiefe Suturen. Im Gegensatz dazu sind bei *Potamides* BRONG. die Umgänge durch tiefe Nähte getrennt.

Mündung: Bei *Mesohalina* ist die Mündung nahezu viereckig und besitzt einen schwachen Ausguß. Die Innenlippe ist kräftig, die Außenlippe stark verdickt. Die Mündung der Gattung *Potamides* dagegen ist klein, rundlich; die Innenlippe ist schwach ausgebildet, die Außenlippe kaum verdickt.

Skulptur: Die Gattung *Mesohalina* zeigt im Gegensatz zur Gattung *Potamides* eine unterschiedliche Ausbildung der Skulpturelemente während des Gehäusewachstums. Bei *Mesohalina* kommt es während des Gehäusewachstums zu einer Vergrößerung der obersten Knotenreihe eines Umganges. Besonders deutlich kann dies bei der Unterart *Mesohalina margaritacea calcarata* beobachtet werden. Außerdem ist bei *Mesohalina* der Einschub von Knotenreihen zwischen die Hauptknotenreihen charakteristisch.

#### Abgrenzung der Gattung *Mesohalina* nov. gen. gegen *Cerithium* BRUG.:

Form der Umgänge: Bei *Mesohalina* sind die Umgänge stets gerade, bei der Gattung *Cerithium* BRUG. leicht gewölbt.

Mündung: Die Mündung ist bei *Mesohalina* nahezu viereckig. Die Innenlippe ist kräftig und bedeckt die Spindel indem sie stark nach rückwärts geschwungen ist. Bei *Cerithium* ist die Mündung rundlich, eiförmig und die Innenlippe ist nur schwach ausgebildet. Die Außenlippe ist nur leicht erweitert.

Spindel: Die Gattung *Mesohalina* besitzt im Gegensatz zur Gattung *Cerithium* stets eine kräftige Spindelfalte, die ungefähr in der Mitte eines Umganges liegt.

Skulptur: Für die Skulpturelemente gelten dieselben Unterschiede wie sie bereits für *Potamides* BRONG. angeführt wurden.

Die Fossilpopulation Gánt (= Fossilpopulation I) wurde wegen folgender Ähnlichkeiten zur Gattung *Cerithium* BRUG. gestellt:

1. Umgänge leicht gewölbt.
2. Mündung schief, nur leicht viereckig. Außenlippe nicht erweitert.
3. Spindel etwas verdickt, leicht schwielig, ohne Spindelfalte.
4. Knotige Spiralfalten. Die Ausbildung der Skulptur bleibt das gesamte Gehäusewachstum hindurch annähernd gleich.

Keine Schwierigkeiten bereitete die artliche Bestimmung des vorhandenen Fossilmaterials. Die Exemplare der Fossilpopulation Mold, Máriahalom und Bad Kreuznach sind der polytypischen Art (sensu MAYR 1975) *Mesohalina margaritacea* (BROCC.) zuzuordnen. Nach MAYR 1975 werden Arten, die zwei oder mehrere Unterarten (Subspezies) enthalten, als polytypische Arten bezeichnet. Die lokalen Populationen der Art *Mesohalina margaritacea* (BROCC.) unterscheiden sich zwar in bestimmten Merkmalskomplexen, im Gesamthabitus sind sie einander jedoch sehr ähnlich. Diese morphologi-

sche Übereinstimmung würde das Aufstellen von Unterarten rechtfertigen. Die Exemplare der Fossilpopulation Gánt sind der monotypischen Art (sensu MAYR 1975) *Cerithium hungaricum* ZITT. zuzuordnen.

In der vorliegenden Arbeit wurden nur jene Arten von „*Tympanotonus*“ untersucht, die in den vier Fossilpopulationen (Gánt, Bad Kreuznach, Máriahalom und Mold) vertreten waren. Die übrigen aus dem Paläozän und Eozän beschriebenen Arten aus Italien, Frankreich, Ungarn usw. (vgl. DONCIEUX 1908, DAINELLI 1919, VILLATTE 1968, PAPSOVA 1972) sind wahrscheinlich auf Grund der Ausbildung der Merkmale Apertur, Suture, Spindel zur Gattung *Cerithium* BRUG. zu stellen.

Die bisher aus dem Oligozän und Miozän beschriebenen Arten sind der neuen Gattung *Mesohalina* zuzuordnen. Diese Gattung, die ihren Höhepunkt in der Verbreitung an der Grenze O-Oligozän/U-Miozän besitzt, erlischt im Laufe des U-Miozän. Die neue Gattung könnte ein spezialisierter Seitenzweig der Gattung *Potamides* BRONG. (zeitliche Verbreitung: Eozän – Pliozän) sein, der auf den mesohalinen Faziesbereich und zeitlich auf das Oligozän und U-Miozän beschränkt ist.

Welche fossilen Verwandten die rezente Gattung *Tympanotonus* (mit den Arten *T. fuscatus* und *T. radula*) besitzt, ist fraglich, da bisher keine typanotonusähnlichen Gastropoden aus dem Pliozän und älter bekannt sind.

Subclassis Prosobranchia MILNE EDWARDS, 1848

Familia Potamididae H. et A. ADAMS, 1854

Genus *Mesohalina* nov. gen.

(Taf. 1, Fig. 1–3)

derivatio nominis: Nach dem Faziesbereich Mesohalin (sensu GEYR 1977), in welchem diese Gastropoden vorwiegend vorkommen.

Generotypus: *Mesohalina margaritacea* (BROCCHI 1814)

Diagnose: Gehäuse kegelförmig. Umgänge gerade, meist ziemlich enggedrängt und ohne tiefe Suturen. Die Umgänge besitzen stets drei Hauptknotenreihen. Die oberste, dem Apex am nächsten Liegende, verstärkt sich im Laufe des Gehäusewachstums dermaßen, daß sie allmählich die beiden darunterliegenden Reihen überragt. Die beiden darunterliegenden Knotenreihen verstärken sich während des Gehäusewachstums im gleichen Maße. Der Einschub von einer weiteren Knotenreihe zwischen die Hauptknotenreihen ist möglich.

Die Form der Knoten schwankt zwischen quaderförmig und seitlich erweiterten, dreieckigen Skulpturelementen. Mündung schräg, annähernd viereckig, oben mit schwachem Ausguß. Innenlippe kräftig, auf die Basis umgeschlagen. Basis mit Spiralreifen, die schwach beknotet sind. Die Spindel besitzt stets eine kräftige Spindelfalte, die ungefähr in der Mitte eines Umganges liegt.

*Mesohalina margaritacea* (BROCCHI, 1814)

Taf. 1, Fig. 1–3

1814 *Murex margaritaceus* BROCCHI, S. 447, Taf. 9, Fig. 24.

1829 *Cerithium marginatum* BRUGUIERE – MARCEL DE SERRES, S. 109, Taf. 3, Fig. 5, 6.

1840 *Cerithium margaritaceum* BRONGNIART, – et var. div. – GRATELOUP, 1, Taf. 1 (Nr. 17), Fig. 2, 4, 11.

1843 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI – NYST, S. 235–237.

1847 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI – MICHELOTTI, S. 196.

1856 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI – HÖRNES, S. 404, Taf. 42, Fig. 9.

1863 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI, et spez. div. – SANDBERGER, S. 106, Taf. 7, Fig. 2–3.

1884 *Cerithium margaritaceum* BRONGNIART – QUENSTEDT, S. 478, Taf. 203, Fig. 77, 78; S. 480, Taf. 209, Fig. 80–90.

1895 *Potamides (Tympanotonus) margaritaceus* BROCCHI, – et var. *cingulatio* SACCO, 27, S. 45, Taf. 3, Fig. 13.

1895 *Potamides (Tympanotonus) margaritaceus* BROCCHI var. *Nondorfensis* SACCO, 27, S. 46.

1895 *Potamides (Tympanotonus) calcaratus* GRATELOUP, – et var. div. – SACCO, 27, S. 47, Taf. 3, Fig. 14–18.

1897 *Potamides (Tympanotonus) margaritaceus* BROCCHI – WOLFF, S. 270, Taf. 25, Fig. 18–21.

1910 *Potamides (Tympanotonus) margaritaceus* BROCCHI, – et var. div. – VIGNAL, S. 168–171, Taf. 8, Fig. 24–29.

1912 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI, cum var. div. – SCHAFFER, S. 154, Taf. 52, Fig. 1–2.

- 1914 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI – ROTH v. TELEGD, S. 40.  
 1921 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI, – et var. div. – COSSMANN et PEYROT, S. 248–253, Taf. 6, Fig. 60, 64, 67; Taf. 7, Fig. 1–2, 6, 7.  
 1943 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI – ALBRECHT et VALK, S. 35, Taf. 17, Fig. 627, 628; Taf. 18, Fig. 658, 660.  
 1950 *Tympanotonos francofurtanus* ZILCH, 79, S. 151, Taf. 12, Fig. 4–7.  
 1955 *Tympanotonos (Tympanotonos) margaritaceus* BROCCHI – ROSSI RONCHETTI, S. 128, Fig. 62.  
 1956 *Potamides (Tympanotonos) margaritaceus* BROCCHI – STRAUSZ, S. 279, Taf. 40, Fig. 16–24.  
 1958 *Tympanotonus margaritaceus* GRATELOUP – SENES, S. 138, Taf. 21, Fig. 280.  
 1962 *Tympanotonus margaritaceus* (BROCCHI) – HÖLZL, S. 143.  
 1966 *Potamides (Tympanotonos) margaritaceus* BROCCHI – STRAUSZ, S. 163, Fig. 68; Taf. 78, Fig. 10, 11, 12.  
 1969 *Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus margaritaceus* BROCCHI – MOISESCU, S. 195, Taf. 5, Fig. 67, 70, 70 a; Taf. 6, Fig. 72–77, 80.  
 1969 *Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus calcaratus* (GRATELOUP in SANDBERGER) – MOISESCU, S. 198, Taf. 5, Fig. 64–66.  
 1971 *Tympanotonus margaritaceus margaritaceus* BROCCHI – STEININGER, S. 379, Taf. 5, Fig. 5–6.  
 1971 *Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus nondorfensis* SACCO – STEININGER, S. 379, Taf. 5, Fig. 14–15.  
 1971 *Tympanotonus margaritaceus moniliformis* (GRATELOUP) – STEININGER, S. 379, Taf. 5, Fig. 7–9.  
 1971 *Tympanotonus margaritaceus grateloupi* D'ORBIGNY – STEININGER, S. 379, Taf. 5, Fig. 10–13.  
 1972 *Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus* BROCCHI – MOISESCU, S. 93, Taf. 30, Fig. 12 a, 12 b.  
 1973 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI – BALDI, S. 260, Taf. 29, Fig. 1–2.

**M a t e r i a l** 30 Exemplare der Unterart *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRAT.) aus dem Chattien von Bad Kreuznach (siehe S.17 – Population II).

16 Exemplare der Unterart *Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCC.) aus dem Egerien von Máriahalom (siehe S.18 – Population III).

29 Exemplare der Unterart *Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACC.) aus dem Eggenburgien von Mold (siehe S. 20 – Population IV).

**B e s c h r e i b u n g** Die Gehäuse sind kegelförmig. Die Umgänge sind gerade. Sie sind entweder enggedrängt (*Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCC.) und *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRAT.)) oder durch deutliche tiefe Suturen voneinander getrennt (*Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACC.)). Jeder Umgang besitzt drei annähernd gleichstarke Knotenreihen. Die oberste dem Apex zunächst liegende Reihe verstärkt sich im Laufe des Gehäusewachstums dermaßen, daß sie allmählich die beiden darunterliegenden Reihen überragt. Diese Entwicklung läßt sich besonders deutlich an der Unterart *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRAT.) beobachten. Die unter der obersten Knotenreihe liegenden Reihen verstärken sich im Laufe des Wachstums im gleichen Maße. Außerdem kann es zur Bildung einer vierten Knotenreihe direkt unterhalb der obersten Knotenreihe kommen. Bei einigen Exemplaren liegt zwischen den beiden gleichstarken Knotenreihen eine zusätzliche schwache Reihe. Häufig kann in der Suture ein dünner, schwach granulierter Reifen beobachtet werden.

Die Form der Knoten der einzelnen Knotenreihen schwankt zwischen quaderförmig (*Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCC.), *Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACC.)) bis zu seitlich erweiterten dreieckigen Skulpturelementen (*Mesohalina margaritacea calcarata* (GRAT.)).

Da die Apertur an sehr wenigen Exemplaren vollständig erhalten ist, kann nur folgende kurze Beschreibung gegeben werden: Die Mündung liegt schräg am letzten Umgang und ist annähernd vier-eckig. Die Außenlippe ist stark erweitert. Die kräftige Innenlippe bedeckt die Spindel und indem sie stark nach rückwärts geschwungen ist, überzieht sie einen Teil der Basis.

Die Basis besitzt 8–10 Spiralfreifen mit schwacher Granulation. Die Spindel besitzt stets eine kräftige Spindelfalte, die ungefähr in der Mitte eines Umganges liegt.

**Stratigraphische und geographische Verbreitung:** Die polytypische Art *Mesohalina margaritacea* (BROCC.) ist in den brackischen Schichten des Oligozän bis U-Miozän M<sub>1</sub> (Eggenburgien) häufig. U-Oligozän: N-Italien (SACCO 1895), und Armenien (GABRIELJAN 1954)

M-Oligozän: Pariser Becken (ALIMEN 1936), und SW-Frankreich (PENECKE 1897) und Transsylvanisches Becken (ILIE 1952, MOISESCU 1969, 1972)

## O-Oligozän/U-Miozän:

Chattien: Elsaß (GILLET 1953), N-Deutschland, Mainzer Becken (SANDBERGER 1863)

Aquitanien: Aquitanisches Becken (COSSMANN & PEYROT 1924), Rhône Becken bei Carry und Montpellier (CATZIGRAS 1943), Griechenland (PENECKE 1897), O-Bayern (HAGN & HÖLZL 1952), Frankfurt a. M. (ZILCH & FISCHER 1950)

Egerien: Ungarn: Vértes-Gerecse Region, Eger, Máriahalom (BALDI 1973) – Österreich: Melker Sande

Eggenburgien: Slowakei: Velká Causa Bohrung C-3 (STEININGER 1974) – Österreich: Mold, Nondorf, Maria Dreieichen, Kühnring, Gauderndorf (STEININGER 1974).

Zur stratigraphischen Verbreitung der Unterarten der polytypischen Art *Mesohalina margaritacea* (BROCC.) muß noch folgendes bemerkt werden: *Mesohalina margaritacea calcarata* ist vor allem im U- und M-Oligozän häufig (SENES 1958). *Mesohalina margaritacea margaritacea* hauptsächlich im O-Oligozän OM (Egerien) und U-Miozän M<sub>1</sub> (Eggenburgien). *Mesohalina margaritacea nondorfensis* im U-Miozän M<sub>1</sub> (Eggenburgien) sehr häufig (STEININGER 1971).

*Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCCHI, 1814)

## Taf. 1, Fig. 1

1814 *Murex margaritaceus* BROCCHI, 2, S. 447, Taf. 9.

1863 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI – SANDBERGER, S. 106.

1914 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI – ROTH v. TELEGD, S. 40.

1921 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI – COSSMANN et PEYROT, S. 249.

1955 *Tympanotonos (Tympanotonos) margaritaceus* (BROCCHI) – ROSSI RONCHETTI, S. 128, Fig. 62.

1969 *Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus margaritaceus* BROCCHI – MOISESCU, S. 195, Taf. 5, Fig. 67, 70, 70 a; Taf. 6, Fig. 72–77, 80.

1971 *Tympanotonus margaritaceus margaritaceus* BROCCHI – STEININGER, S. 379, Taf. 5, Fig. 5–6.

1972 *Tympanotonus (Tympanotonus) margaritaceus* BROCCHI – MOISESCU, S. 93, Taf. 30, Fig. 12 a.

1973 *Tympanotonus margaritaceus* BROCCHI – BALDI, S. 260, Taf. 29, Fig. 1–2.

**Material:** 16 Exemplare aus dem Egèrien von Máriahalom (siehe S.18, Population III).

**Beschreibung** durchschnittliche Länge der Gehäuse  $\bar{L} = 43,4 \text{ mm}$   $s = 5,37$   
 durchschnittliche Breite der Gehäuse  $\bar{B} = 16,0 \text{ mm}$   $s = 2,04$

**Merkmalskomplex Gehäuseform**

durchschnittliche Expansionsrate  $\bar{W} = 1,212$   $s = 0,0356$   
 durchschnittliche Versetzungsrate  $\bar{T} = 5,045$   $s = 0,5482$

**Merkmal Skulptur:**

oberste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,142$ ,  $s = 0,027$   
 Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,128$   $s = 0,029$   
 Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,308$   $s = 0,055$   
 Form des Knotens  $\bar{F} = 0,692$   $s = 0,164$

Knotenreihe unter der obersten Reihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,522$   $s = 0,036$   
 Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,13$   $s = 0,029$   
 Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,259$   $s = 0,027$   
 Form des Knotens  $\bar{F} = 0,787$   $s = 0,245$

unterste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,763$   $s = 0,062$   
 Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,118$   $s = 0,03$   
 Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,26$ ,  $s = 0,034$   
 Form des Knotens  $\bar{F} = 0,748$   $s = 0,319$

**Merkmal Anzahl der Knoten in einer Reihe**

durchschnittliche Werte für: oberste Knotenreihe: 34  $s = 2,9$   
 Knotenreihe unter der obersten Reihe: 36  $s = 2,8$   
 unterste Knotenreihe: 36  $s = 2,9$

## Beziehungen und Unterschiede

**Gehäuseform** Die Umgänge sind ziemlich eingedrängt und die Suturen fast nicht erkennbar. Dadurch ist *Mesohalina margaritacea margaritacea* von *Mesohalina margaritacea nondorfensis* zu unterscheiden. Die Gehäuseform betreffend zeigt *Mesohalina margaritacea margaritacea* sowohl zur Subspezies *Mesohalina margaritacea calcarata* als auch zur Subspezies *Mesohalina margaritacea nondorfensis* nur bezüglich der Versetzungsrate der Umgänge Übereinstimmung.

**Skulptur** Die Form der Knoten ist ähnlich der Unterart *Mesohalina margaritacea nondorfensis* quaderförmig. Bezüglich der Skulptur bestehen enge Beziehungen zu *Mesohalina margaritacea calcarata*. Die Anzahl der Knoten der obersten Reihe eines Umganges betreffend besteht jedoch zwischen den Subspezies *Mesohalina margaritacea margaritacea* und *Mesohalina margaritacea calcarata* ein deutlicher Unterschied (siehe auch S. 47, „Vergleich zwischen den vier fossilen Populationen hinsichtlich des Merkmals Skulptur“).

*Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACCO, 1895)

Taf. 1, Fig. 2

1895 *Potamides (Tympantonus) margaritaceus* BROCCHI var. *Nondorfensis* SACCO, 27, S. 46.1912 *Cerithium margaritaceum* BROCCI var. *nondorfensis* SACCO – SCHAFFER, S. 154, Taf. 52, Fig. 1–2.1956 *Potamides (Tympantonus) margaritaceus* BROCCHI – STRAUSZ, S. 279, Taf. 40, Fig. 16–24.1966 *Potamides (Tympantonus) margaritaceus* BROCCHI – STRAUSZ, S. 163, Fig. 68; Taf. 78, Fig. 10, 11, 12.1971 *Tympantonus (Tympantonus) margaritaceus nondorfensis* SACCO – STEININGER, S. 379, Taf. 5, Fig. 14–15.**Material** 29 Exemplare aus dem Eggenburgien von Mold (siehe S.20, Population IV).**Beschreibung** durchschnittliche Länge der Gehäuse  $\bar{L} = 50,2$  mm,  $s = 8,29$ durchschnittliche Breite der Gehäuse  $\bar{B} = 17,0$  mm,  $s = 2,24$ **Merkmalskomplex Gehäuseform**durchschnittliche Expansionsrate  $\bar{W} = 1,184$   $s = 0,1279$ durchschnittliche Versetzungsrate  $\bar{T} = 5,118$   $s = 0,6818$ **Merkmal Skulptur**

oberste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,182$   $s = 0,05$ Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,14$   $s = 0,028$ Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,335$   $s = 0,043$ Form des Knotens  $\bar{F} = 1,116$   $s = 0,533$ 

Knotenreihe unter der obersten Reihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,499$   $s = 0,045$ Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,141$   $s = 0,021$ Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,294$   $s = 0,034$ Form des Knotens  $\bar{F} = 0,73$ ,  $s = 0,222$ 

unterste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,763$   $s = 0,057$ Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,109$   $s = 0,025$ Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,257$   $s = 0,029$ Form des Knotens  $\bar{F} = 0,479$   $s = 0,208$ **Merkmal Anzahl der Knoten in einer Reihe**durchschnittliche Werte für: oberste Knotenreihe: 37  $s = 5,2$ Knotenreihe unter der obersten Reihe: 42  $s = 4,8$ unterste Knotenreihe: 42  $s = 4,8$ 

## Beziehungen und Unterschiede:

**Gehäuseform** Umgänge im Gegensatz zu den Subspezies *Mesohalina margaritacea margaritacea* und *Mesohalina margaritacea calcarata* durch tiefe Suturen voneinander getrennt.

Die Gehäuseform betreffend bestehen enge Beziehungen zu der aus dem Chattien von Bad Kreuz-

nach stammenden *Mesohalina margaritacea calcarata*. Hierbei zeigt sich in den die Gehäuseform charakterisierenden Parametern (Expansionsrate, Versetzungsrate) eine deutliche Übereinstimmung. Zur Subspezies *Mesohalina margaritacea margaritacea* besteht nur eine Ähnlichkeit in der Versetzungsrate der Umgänge.

**S k u l p t u r** Knoten wie bei *Mesohalina margaritacea margaritacea* quaderförmig. Bezüglich dieses Merkmals bestehen zwischen der Subspezies *Mesohalina margaritacea nondorfensis* und *Mesohalina margaritacea margaritacea* enge Beziehungen.

*Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP, 1840)

Taf. 1, Fig. 3 a, b

1840 *Cerithium margaritaceum* BRONGNIART var. *C calcarata* GRATELOUP, Taf. 1 (Nr. 17), Fig. 11.

1863 *Cerithium margaritaceum* BROCCHI var. *calcaratum* GRATELOUP – SANDBERGER, S. 106, Taf. 8, Fig. 2, 2 a, 2 b.

1884 *Cerithium margaritaceum* BRONGNIART – QUENSTEDT, S. 480, Taf. 209, Fig. 80–90.

1895 *Potamides (Tympantonus) calcaratus* GRATELOUP, – et var. div. – SACCO, 27, S. 47, Taf. 3, Fig. 14–18.

1897 *Potamides (Tympantonus) margaritaceus* BROCCHI – WOLFF, S. 270, Taf. 25, Fig. 18–21.

1910 *Potamides (Tympantonus) calcarata* GRATELOUP – VIGNAL, S. 170, Taf. 8, Fig. 28.

1958 *Tympantonus margaritaceus* mut. *calcaratus* GRATELOUP – SENES, Taf. 21, Fig. 280.

1962 *Tympantonus margaritaceus* (BROCCHI) – HÖLZL, S. 143.

1969 *Tympantonus (Tympantonus) margaritaceus calcaratus* (GRATELOUP in SANDBERGER) – MOISESCU, S. 198, Taf. 5, Fig. 64–66.

**M a t e r i a l** 30 Exemplare aus dem Chattien von Bad Kreuznach (siehe S.17, Population II).

**B e s c h r e i b u n g** durchschnittliche Länge der Gehäuse  $\bar{L} = 39,1 \text{ mm}$ ,  $s = 6,22$   
 durchschnittliche Breite der Gehäuse  $\bar{B} = 13,1 \text{ mm}$ ,  $s = 0,68$

**Merkmal** **S k u l p t u r**  
**Merkmalskomplex** **G e h ä u s e f o r m**  
 durchschnittliche Expansionsrate:  $\bar{W} = 1,187$   $s = 0,0265$   
 durchschnittliche Versetzungsrate:  $\bar{T} = 5,372$   $s = 0,7451$

**Merkmalskomplex** **S k u l p t u r**  
**oberste Knotenreihe:** durchschnittliche Werte für:  
 Positionsparameter  $\bar{P} = 0,166$   $s = 0,042$   
 Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,136$   $s = 0,04$   
 Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,278$   $s = 0,029$   
 Form des Knotens  $\bar{F} = 0,878$   $s = 0,417$

**Knotenreihe unter der obersten Reihe:** durchschnittliche Werte für:  
 Positionsparameter  $\bar{P} = 0,552$   $s = 0,049$   
 Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,139$   $s = 0,024$   
 Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,249$   $s = 0,031$   
 Form des Knotens  $\bar{F} = 0,949$   $s = 0,344$

**unterste Knotenreihe:** durchschnittliche Werte für:  
 Positionsparameter  $\bar{P} = 0,774$   $s = 0,046$   
 Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,13$   $s = 0,023$   
 Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,261$   $s = 0,039$   
 Form des Knotens  $\bar{F} = 0,583$   $s = 0,223$

**Merkmalskomplex** **A n z a h l d e r K n o t e n i n e i n e r R e i h e**  
 durchschnittliche Werte für: oberste Knotenreihe: 28  $s = 5,5$   
 Knotenreihe unter der obersten Reihe: 37  $s = 4,3$   
 unterste Knotenreihe: 38  $s = 5,4$

**Beziehungen und Unterschiede:**

**G e h ä u s e f o r m** Umgänge ähnlich wie bei *Mesohalina margaritacea margaritacea* ziemlich enggedrängt. Die Gehäuseform betreffend besteht eine deutliche Übereinstimmung mit der Subspezies *Mesohalina margaritacea nondorfensis*. Mit *Mesohalina margaritacea margaritacea* zeigt sich bezüglich dieses Merkmalskomplexes lediglich eine Ähnlichkeit in der Versetzungsrate.

**Skulptur** Im Laufe des Gehäusewachstums kommt es zu einer seitlichen Verbreiterung der Knoten der obersten Reihe eines Umganges, wodurch die für diese Unterart typischen dreieckigen Skulpturelemente entstehen.

Die Skulptur betreffend bestehen enge Beziehungen zur Subspezies *Mesohalina margaritacea margaritacea*.

Anzahl der Knoten in einer Reihe:

Eine deutliche Übereinstimmung in der Knotenanzahl der „Knotenreihe unter der obersten Reihe“ eines Umganges konnte zwischen *Mesohalina margaritacea margaritacea* und *Mesohalina margaritacea calcarata* beobachtet werden.

Subclassis Prosobranchia MILNE EDWARDS, 1848

Familia Cerithiidae FLEMING, 1822

Genus *Cerithium* BRUGUIERE, 1789

*Cerithium hungaricum* ZITTEL 1862

Taf. 1, Fig. 4

1862 *Cerithium Hungaricum* ZITT. – ZITTEL, S. 373, Taf. 2, Fig. 1 a, 1 b.

1878 *Cerithium Hungaricum* ZITT. – HANTKEN, S. 265.

1897 *Cerithium Hungaricum* ZITT. – K. PAPP, S. 476, Taf. 2, Fig. 6, 7, 7 a, 8.

1908 *Cerithium Hungaricum* ZITT. – TAEGER, S. 78, 80.

1928 *Cerithium hungaricum* ZITT. – POBOZSNY, S. 225.

1953 *Tympanotonus Hungaricus* ZITTEL – SZÖTS, S. 162, Taf. 3, Fig. 9–18.

**Material** 30 Exemplare aus dem oberen Lutetien von Gant (siehe S.17 Population I).

**Beschreibung** Die Gehäuse sind kegelförmig. Die Umgänge sind gerade bis leicht konvex und ziemlich enggedrängt. Jeder Umgang besitzt vier Knotenreihen. Die oberste, dem Apex zunächst liegende, ist stets wesentlich stärker ausgebildet als die drei darunterliegenden Reihen. Die unmittelbar auf die oberste Knotenreihe folgende ist die am schwächsten ausgeprägte Reihe eines Umganges. Anschließend folgen in einem deutlich sichtbaren Abstand zwei annähernd gleichstarke Knotenreihen. Im Laufe des Gehäusewachstums kann noch eine zusätzliche fünfte Knotenreihe unter der letzten Reihe eines Umganges angelegt werden. Die Form der Knoten schwankt zwischen quaderförmig (= oberste Knotenreihe) und gelappt (= Knotenreihen unter der obersten Reihe). Die Apertur ist schief, nur leicht viereckig. Außenlippe nicht ausgebreitet. Die Basis besitzt 6–8 feine Spiralleifen. Die Spindel ist etwas verdickt, leicht schwielig und besitzt keine Spindelfalte.

durchschnittliche Länge der Gehäuse:  $\bar{L} = 60,1$  mm,  $s = 5,52$

durchschnittliche Breite der Gehäuse:  $\bar{B} = 15,5$  mm,  $s = 1,88$

**Merkmalskomplex Gehäuseform:**

durchschnittliche Expansionsrate:  $\bar{W} = 1,161$   $s = 0,0263$

durchschnittliche Versetzungsrate:  $\bar{T} = 7,024$   $s = 1,0523$

**Merkmal Skulptur:**

oberste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,154$   $s = 0,05$

Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,135$   $s = 0,027$

Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,341$   $s = 0,04$

Form des Knotens  $\bar{F} = 0,697$   $s = 0,276$

1. Knotenreihe unter der obersten Reihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,517$   $s = 0,03$

Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,084$   $s = 0,024$

Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,157$   $s = 0,028$

Form des Knotens  $\bar{F} = 1,132$   $s = 0,441$

2. Knotenreihe unter der obersten Reihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter  $\bar{P} = 0,72$   $s = 0,038$

Höhe des Knotens  $\bar{H} = 0,089$   $s = 0,026$

Breite des Knotens  $\bar{B} = 0,168$   $s = 0,025$

Form des Knotens  $\bar{F} = 0,936$   $s = 0,307$

## 3. Knotenreihe unter der obersten Reihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,897$	$s = 0,035$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,081$	$s = 0,027$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,168$	$s = 0,028$
Form des Knotens	$\bar{F} = 1,029$	$s = 0,443$

## Merkmal Anzahl der Knoten in einer Reihe

durchschnittliche Werte für: oberste Knotenreihe:	18	$s = 3,4$
1. Knotenreihe unter der obersten Reihe:	32	$s = 4,1$
2. Knotenreihe unter der obersten Reihe:	31	$s = 4,3$
3. Knotenreihe unter der obersten Reihe:	31	$s = 4,6$

## Stratigraphische und geographische Verbreitung:

Eozän O-Lutétien Forna bei Székesféhervár (ZITTEL 1862), im Gebiet des Vértes bei Csákvár (K. PAPP 1897) und Gánt (SZÖTS 1953).

Subclassis Prosobranchia MILNE EDWARDS, 1848

Familia Potamididae H. et A. ADAMS, 1854

Genus *Tympanotonus* SCHUMACHER, 1817

*Tympanotonus fuscatus* (LINNE, 1758)

Taf. 1, Fig. 6

1758 *Murex fuscatus* LINNE, S. 755.

1866 *Tympanotonos owenii* REEVE, 15, Taf. 1, Fig. 5.

1903 *Potamides fuscatus* var. *muricatus* BRUGUIERE – E. v. MARTENS, 7, 1, S. 19.

1912 *Potamides (Tympanotonus) fuscatus* var. *oweni* REEVE – DAUTZENBERGER, 5, 3, S. 42.

1913 *Potamides (Tympanotonus) fuscatus* LINNE – C. R. BOETTGER, 47, S. 99.

1927 *Potamides (Tympanotonos) fuscatus* LINNE – PILSBRY & BEQUAERT, 53 (2), S. 246–247, Taf. 20, Fig. 1–6.

1938 *Tympanotonos (Tympanotonos) fuscatus* LINNE – WENZ, S. 739–740, Abb. 2141.

**M a t e r i a l** 23 Exemplare dieser rezenten Art aus Port Harcourt (siehe S. 22, Population V).

**B e s c h r e i b u n g** Gehäuse kegelförmig. Umgänge enggedrängt ohne deutlich erkennbare Suturen. Pro Umgang eine Hauptknotenreihe (= stärkste Knotenreihe), die aus großen stachelförmigen Skulpturelementen besteht. Über der Hauptknotenreihe befindet sich meist ein schwach granulierter Reifen. Unter der Hauptknotenreihe können noch 2–3 schwache Knotenreihen vorhanden sein. Apertur oval, unten mit ausgeschnittenem, kurzen Kanal, oben mit schwachem Ausguß.

Innenlippe nur leicht umgeschlagen. Außenlippe flach, an der Basis stark vorgezogen. Basis leicht gewölbt mit 8–10 fast glatten Spiralfreifen. Spindel mit flacher Spindelfalte.

**Merkmal** S k u l p t u r

durchschnittliche Expansionsrate:	$\bar{W} = 1,173$	$s = 0,0204$
durchschnittliche Versetzungsrate:	$\bar{T} = 6,465$	$s = 0,6806$

**Merkmal** S k u l p t u r

## Knotenreihe über der Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,077$	$s = 0,023$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,045$	$s = 0,016$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,162$	$s = 0,034$
Form des Knotens	$\bar{F} = 1,125$	$s = 0,439$

## Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,299$	$s = 0,075$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,407$	$s = 0,082$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,583$	$s = 0,092$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,329$	$s = 0,172$



## 1. Knotenreihe unter der Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,404$	$s = 0,18$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,356$	$s = 0,1398$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,495$	$s = 0,2313$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,448$	$s = 0,3047$

## 2. Knotenreihe unter der Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,47$	$s = 0,18$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,317$	$s = 0,1398$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,459$	$s = 0,2313$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,494$	$s = 0,3047$

## unterste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,918$	$s = 0,031$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,079$	$s = 0,045$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,158$	$s = 0,048$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,108$	$s = 0,295$

## Beziehungen und Unterschiede:

Von der Art *Tympanotonus radula* unterscheidet sie sich vor allem in der Gehäuseform, da keine Übereinstimmung in den beschreibenden Parametern Expansions- und Versetzungsrate vorliegt. Die oberen, dem Apex näherliegenden Umgänge, zeigen bei einigen Exemplaren dieser Art deutlich Skulpturelemente von *Tympanotonus radula*.

*Tympanotonus radula* (LINNE, 1758)

Taf. 1, Fig. 5

1758 *Murex radula* LINNE, S. 7561885 *Potamides (Tympanotomus) fuscatus* var. *radula* LINNE – O. BOETTGER, 24, S. 191.1912 *Potamides (Tympanotomus) fuscatus* var. *radula* LINNE – DAUTZENBERGER, 5, 3, S. 42.1913 *Potamides (Tympanotomus) fuscatus* var. *radula* LINNE – C. R. BOETTGER, 47, S. 99.1927 *Potamides (Tympanotonos) fuscatus* LINNE – PILSBRY & BEQUAERT, 53 (2), S. 246–247, Taf. 20, Fig. 1–6.1931 *Tympanotonus radula* LINNE – THIELE, 1, S. 205–206, Fig. 202.

Material 21 Exemplare dieser rezenten Art aus Port Harcourt (siehe S. 22, Population V).

Beschreibung Gehäuse kegelförmig. Umgänge kantig, ziemlich enggedrängt. Keine tiefen Suturen. Pro Umgang eine Hauptknotenreihe (= stärkste Knotenreihe). Über dieser Hauptknotenreihe liegt ein Reifen mit schwach ausgebildeten Knoten. Unter der Hauptknotenreihe befinden sich annähernd gleichstarke Knotenreihen, deren Anzahl variiert. Bei vielen Exemplaren konnte beobachtet werden, daß im Laufe des Gehäusewachstums mehrere Knoten der Hauptknotenreihe mit Knoten der darunterliegenden Reihen zu einem einzigen großen Stachel verschmelzen. Die Form der Knoten ist quader- oder stachelförmig. Apertur oval, unten mit kurzem Kanal, oben mit sehr schwachem Ausguß. Außenlippe flach, basal ziemlich stark vorgezogen. Basis leicht gewölbt mit 10–12 fast glatten Spiralreifen. Die Spindel besitzt eine flache Falte.

## Merkmalskomplex Gehäuseform

durchschnittliche Expansionsrate	$\bar{W} = 1,156$	$s = 0,0191$
durchschnittliche Versetzungsrate	$\bar{T} = 6,846$	$s = 0,8016$

## Merkmal Skulptur

## Knotenreihe über der Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,106$	$s = 0,024$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,058$	$s = 0,0104$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,157$	$s = 0,0362$
Form des Knotens	$\bar{F} = 1,228$	$s = 0,384$

## Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,424$	$s = 0,057$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,145$	$s = 0,0406$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,295$	$s = 0,0861$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,489$	$s = 0,241$

## 1. Knotenreihe unter der Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,503$	$s = 0,06$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,135$	$s = 0,032$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,264$	$s = 0,116$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,401$	$s = 0,172$

## 2. Knotenreihe unter der Hauptknotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,762$	$s = 0,047$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,113$	$s = 0,041$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,198$	$s = 0,038$
Form des Knotens	$\bar{F} = 0,706$	$s = 0,195$

## unterste Knotenreihe: durchschnittliche Werte für:

Positionsparameter	$\bar{P} = 0,951$	$s = 0,44$
Höhe des Knotens	$\bar{H} = 0,027$	$s = 0,017$
Breite des Knotens	$\bar{B} = 0,095$	$s = 0,018$
Form des Knotens	$\bar{F} = 1,003$	$s = 0,272$

## Beziehungen und Unterschiede:

In bezug auf die Gehäuseform (Expansions- und Versetzungsrate) keine Übereinstimmung mit *Tympanotonus fuscatus*. Einige Exemplare dieser Art zeigen deutlich Skulpturelemente von *Tympanotonus fuscatus* (Stachelbildung!).

## Literatur

- ADAMS, H. & ADAMS, A., 1858. Genera of Recent Mollusca. — London.
- ALBRECHT, J. C. H. & VALK, W., 1943. Oligocäne Invertebraten von Süd-Limburg. — Meded. Geol. Sticht., C-IV--1-Nr. 3:35, Maastricht.
- ALIMEN, H., 1936. Etude sur le Stampien du Bassin de Paris. — Mém. Soc. Geol. France, 31:1–309, Paris.
- BALDI, T., 1965. Rámaradványok a heves-borsodi felső-oligocén molluszkás agyagból. (Remains of Crustaceans from the Upper Oligocene molluscan clay of Heves and Borsod counties). — Földt. Közl., 95:453–494, Budapest.
- BALDI, T., 1969. On the Oligo-Miocene stages of the Middle-Paratethys area and the Egerien formation in Hungary. — Ann. Sci. Sect. Geol., 12:19–28, Budapest.
- BALDI, T., 1973. Mollusc Fauna of the Hungarian Upper Oligocene (Egerien). — Akadémiai Kiadó: 259–262, Budapest.
- BALDI, T., 1975. 3. Faziostratotypus: Máriaalom. — in: BALDI, T. & SENES, J.: Chronostrato. u. Neostrat. V, OM, Egerien: 134–137, Bratislava.
- BOETTGER, C. R., 1913. Zur Molluskenfauna des Kongogebietes. — Ann. Soc. Zool. Malacol. Belgique XLII (1912): 99, Brüssel.
- BROCCHI, G., 1814. Conchiologia fossile Subapennina con Osservazioni geologiche sugli Apennini e sul suolo adiacente. — 2:447, Milano.
- CATZIGRAS, F., 1943. L'Aquitaniens marin de Carry-Rouet. — Ann. Fac. Sc. Marseille, 17:1–133, Marseille.
- COSSMANN, M. & PEYROT, A., 1909–1932. Conchologie néogénique de l'Aquitaine. — Act. Soc. Linnée de Bordeaux: 248–253, Bordeaux.
- CSÁGOLY, E., 1975. 3. Faziostratotypus: Máriaalom. — in: BALDI, T. & SENES, J.: Chronostrato. u. Neostrat., V, OM, Egerien: 134–137, Bratislava.
- DAINELLI, G., 1919. Fossili Eocenici della Croazia Costiera. — Pisa Atti Soc. Tosc. Nat., 32:3–57, Pisa.
- DONCIEUX, L., 1908. Catalogue descriptif des fossiles nummulitique de l'Aude et del'Herault, 2<sup>e</sup> Partie (Fasc. I), Corbière septentrionales. — Ann. Univ. Lyon, N. S., 22:139–143, Lyon.
- FALKE, H., 1960. Rheinhessen und die Umgebung von Mainz: 156 S., Berlin.
- GABRIELJAN, A. A., 1954. Armenja v treticnij period. — Paleont. Sbornik, 1, Lvov.
- GEYER, O. F., 1977. Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde. — 2: 341 S., Stuttgart.
- GILLET, S., 1953. Les marnes à Cyprès de l'Oligocene d'Alsace. — Revue Inst. Franc. Pétrole, 8:1–75, Paris.
- GRATELOUP, J. P. S. de, 1840. Conchyliologie fossile des terrains tertiaires du bassin de l'Adour. — I. Univalves (Atlas): Bordeaux.
- HAGN, H. & HÖLZL, O., 1952. Geologisch paläontologische Untersuchungen in der Subalpinen Molasse des östl. Oberbayerns zwischen Prien und Sur mit Berücksichtigung des im Süden anschließenden Helvetikums. — Geol. Bavarica, 10:1–206, München.
- HANTKEN, M., 1878. Die Kohlenflöze und der Kohlenbergbau in den Ländern der ungarischen Krone: 265, Budapest.
- HOHENEGGER, J. & WITTIBSCHLAGER, L., 1981. Eine einfache Methode zur Erfassung der Parameter von spitzwinkligen Gastropodengehäusen. — Geobios, 14, 6:827–833, Lyon.
- HÖLZL, O., 1962. Die Molluskenfauna der oberbayrischen marinen Oligozänmolasse zwischen Isar und Inn und ihre stratigraphische Auswertung. — Geol. Bavarica,

- ca, 50: 143, München.
- HÖRNES, M., 1856. Die fossilen Mollusken des Tertiärbeckens von Wien. 1. Gastropoden. — Abh. Geol. Reichsanst., 3: 404, Wien 1870.
- ILIE, D. M., 1952: Cercetari geologice in reguinea Cluj, Turda, Ocna, Umresului. — Ann. Com. Geol. Rep. Pop. Romana, 24:1–85, Bucuresti.
- KREYSZIG, E., 1979. Statistische Methoden und ihre Anwendungen: 7. Aufl., 451 S., Göttingen (Vandenhoeck & Ruprecht).
- LINNE, K., 1758. 'Syst. Nat.': 10. Aufl., 755–756.
- MAYR, E., 1975. Grundlagen der Zoologischen Systematik: 370 S., Hamburg–Berlin (P. Parey).
- MICHELOTTI, G., 1847. Description des Fossiles des Terrains Miocènes de l'Italie septentrionale: 196, Leiden.
- MOISESCU, V., 1969. Considerations sur quelques formes de *Tympanotonus* du Tertiaire du Bassin de Transylvanie. — Rev. Roum. Geol., Geophys., Geogr., Sér. Geol. 12(2):195–198, Bucarest.
- MOISESCU, V., 1972. Mollusques et Echinides Stampiens et Egeriens de la Region Cluj–Huedin–Romanasi. — Mem. Inst. Geol., 15: 93, Bucarest.
- MOSELEY, H., 1838. On the geometrical forms of turbinated and discoid shells. — Roy. Soc. London, Philos. Trans. f. 1838: 351–370, London.
- MÜLLER, J. H. T., 1850. Beiträge zur Conchyliometrie. Ann. d. Phys., 81:533–544, Leipzig.
- NAUMANN, C. F., 1840. Beitrag zur Conchyliometrie. — Ann. d. Phys. 50:223–236, Leipzig.
- NYST, P. H., 1843. Description des coquilles et des Polypiers des Terrains Tertiaires de la Belgique: 235–237, Bruxelles.
- PAPP, K., 1897. A formai éocén medencze a Vértesben. (Das eocäne Becken von Forna im Vértes). — Földt. Közl., 27: 476, Budapest.
- PAPSOVA, J., 1972. Sur les représentants de la superfamille des Cerithiidae de l'Eocène de la Slovaquie. — Zbornik. Geol. Vied. 16:167–173, Bratislava.
- PENECKE, K., 1897. Marine Tertiärfossilien aus Nordgriechenland und dessen Türkischen Nachbarländern. — Denkschr. Akad. Wiss., 64:41–67, Wien.
- PFANZAGL, J., 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik II. — Sammlung Göschen, 747/747a: 315 S., Berlin (de Gruyter & Co.).
- PILSBRY, H. A. & BEQUAERT, J., 1927. The aquatic molluscs of Belgian Congo, with a geographical and evological account of Congo malacology. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 53(2):246–247, New York.
- POBOZSNY, I., 1928. A Vértes hegység bauxit – telepei. — Földt. Szemle. I: 65, Budapest.
- QUENSTEDT, F. A., 1881–1884. Petrefaktenkunde Deutschlands: 478–480, Leipzig.
- RAUP, D. & MICHELSON, A., 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. — Science, 147:1294–1295, Washington.
- REEVE, L., 1866. Conchologia Iconica, continued by Sowerby. — 256–257: 1096, London.
- REMANE, A., 1956. Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und Phylogenetik: 2. Aufl., 364 S., Leipzig.
- ROSSI RONCHETTI, C., 1955. I tipi „Conchiologia fos-
- sile Subappennina di G. B. BROCCHI. II. Gastropodi, Scafopodi. — Riv. Ital. Pal. Strat., 5: 128, Milano.
- ROTH v. TELEGD, K., 1914. Eine oberoligozäne Fauna aus Ungarn. — Geol. Hungarica, 1: 40, Budapest.
- SACCO, F., 1895. I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. — 27:45–47, Torino.
- SANDBERGER, C. L. F. v., 1863. Die Conchylien des Mainzer Tertiärbeckens: 106, Wiesbaden.
- SCHAFFER, F. X., 1912. Die Gastropoden der Miozänbildungen von Eggenburg. — Abh. Geol. Reichsanst., 22: 154, Wien.
- SCHUMACHER, C., 1817. Essai d'un nouveau système des habitations des vers testacés. — Copenhagen.
- SENES, J., 1958. Pectunculus-Sande und Egerer Faunentypus im Tertiär von Kovacov im Karpatenbecken. — Geol. Práce., Monogr. Ser., 1: 138, Bratislava.
- SERRES, Me<sup>l</sup> de, 1829. Geognosie des terrains tertiaires: 109, Montpellier, Paris.
- STEININGER, F., 1971. 1. Faziostratotypus: Mold. — in: STEININGER, F. & SENES, J.: Chronostrato. u. Neostrat., II, M<sub>1</sub>, Eggenburgien: 112–114, Bratislava.
- STRAUSZ, L., 1956. Adatok a felsőoligocén valtoze-konysaghoz. (Sur les Cerithidae de l'Oligocene supérieur). — Földt. Közl., 86: 279, Budapest.
- STRAUSZ, L., 1966. Die miozänen mediterranen Gastropoden Ungarns: — 142, Budapest.
- Suess, E., 1866. Untersuchungen über den Charakter der österreichischen Tertiärbildungen. I. Über die Gliederung der tertiären Bildungen. — Sitzber. d. Akad. Wiss., 54:1–66, Wien.
- SZÖTS, E., 1953. Mollusques Eocènes de la Hongrie. — Geol. Hungarica Ser. Palaeont., 22:118–223, Budapest.
- TAEGER, H., 1908. Die geologischen Verhältnisse des Vértesgebirges. — Mitt. a. d. Jahrb. d. k. u. geol. Anst., 17:78–80, Wien.
- THIELE, J., 1931. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. — I – Wirbellose 1:205–206, Jena.
- THOMPSON, D' A. W., 1942. On Growth and Form: 1116 S., Cambridge (University Press).
- VIGNAL, L., 1910. Cerithidae du Tertiaire supérieur du département de la Gironde. — Journ. Conch. 58: 168–171, Paris.
- VILLATTE, J., 1968. *Tympanotonus aurignacius* (LEYMERIE), une espèce peu connue du „Sparnacien“ N'Pyréneen. — Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse, 104:203–213, Toulouse.
- WEBER, E., 1967. Grundriß der biologischen Statistik: 706 S., Jena.
- WENZ, W., 1938–1944. Handbuch der Paläozoologie (Gastropoda). — 6, 3–4:739–740, Berlin-Zehlendorf (Gebrüder Borntraeger).
- WOLFF, W., 1896–1897. Die Fauna der südbayrischen Oligozänmolasse. Palaeontographica, 43: 270, Stuttgart.
- ZILCH, A. & FISCHER, K. G. A., 1950. *Tympanotonus francofurtanus* (nov. nom.) und seine stratigraphische Bedeutung im Aquitan des Mainer Beckens. — Arch. f. Molluskenk., 79: 151, Frankfurt am Main.
- ZITTEL, K., 1862. Die obere Nummulitenformation in Ungarn. — Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien., 46: 373, Wien.

## TAFELERLÄUTERUNGEN

## Tafel 1

- Fig. 1 *Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCCHI) – Population III; 1,5 x  
 Fig. 2 *Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACCO) – Population IV; 1,5 x  
 Fig. 3 a *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP) – Population II; 1,5 x  
 3 b *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP) – Population II; 1,5 x  
 Fig. 4 *Cerithium hungaricum* ZITTEL – Population I; 1,5 x  
 Fig. 5 *Tympanotonus radula* (LINNE) – Population V; 1,5 x  
 Fig. 6 *Tympanotonus fuscatus* (LINNE) – Population V; 1,5 x

## Tafel 2

- Fig. 1–3 *Tympanotonus radula* (LINNE) – Population V; 1,5 x  
 Fig. 4–7 *Tympanotonus fuscatus* (LINNE) – Population V; 1,5 x

## Tafel 3

- Fig. 1 *Mesohalina margaritacea margaritacea* (BROCCHI) – Population III; 6,5 x  
 Fig. 2 *Mesohalina margaritacea nondorfensis* (SACCO) – Population IV; 6,5 x

## Tafel 4

- Fig. 1 a *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP) – Population II; 7,5 x  
 1 b *Mesohalina margaritacea calcarata* (GRATELOUP) – Population II; 7,5 x  
 Fig. 2 *Cerithium hungaricum* ZITTEL – Population I; 6 x

## Tafel 5

- Fig. 1–2 *Tympanotonus radula* (LINNE) – Population V; 5,5 x

## Tafel 6

- Fig. 1–2 *Tympanotonus fuscatus* (LINNE) – Population V; 5,5 x

## Tafel 7

Fig. 1 a, b Ermittlung der vier Parameter, die zur Beschreibung eines Knotens verwendet wurden:

1. Parameter = Position des Knotens auf dem Umgang (P)

$$P = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AO}}{\text{Länge der Strecke } \overline{OP}}$$

2. Parameter = Höhe des Knotens (H)

$$H = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AB}}{\text{Länge der Strecke } \overline{OP}}$$

3. Parameter = Breite des Knotens (B)

$$B = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AR} + \text{Länge der Strecke } \overline{AS}}{\text{Länge der Strecke } \overline{FS}}$$

4. Parameter = Form des Knotens (F)

$$F = \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{FR}}{\text{Länge der Strecke } \overline{FS}} \cdot \frac{\text{Länge der Strecke } \overline{AR}}{\text{Länge der Strecke } \overline{AS}}$$



1



2



a

3



b



4



5



6





1



3



2



4



5



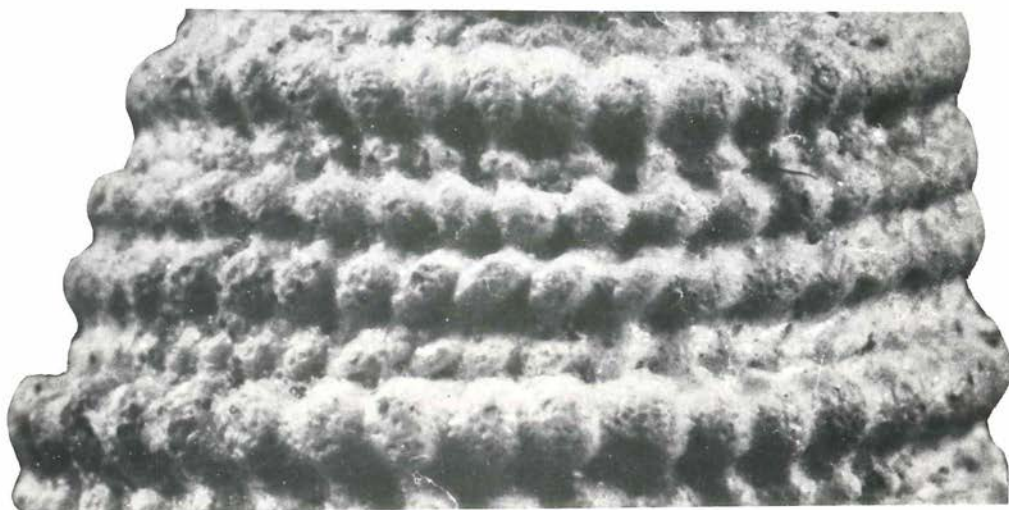
6



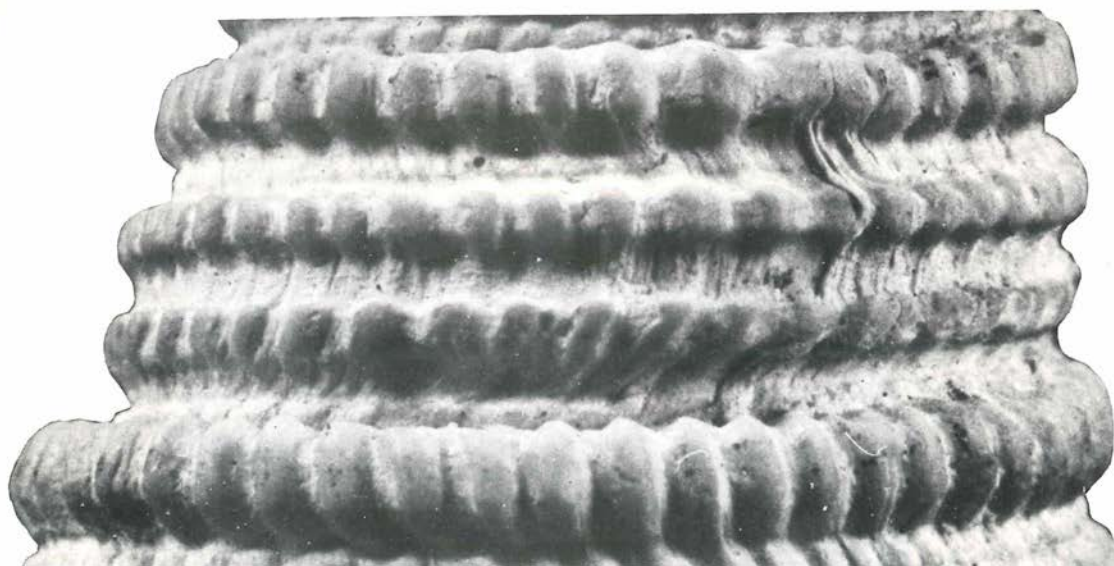
7





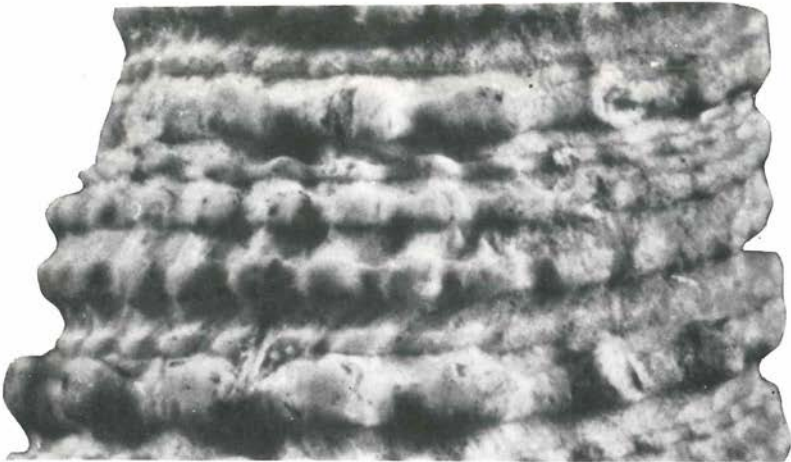


1



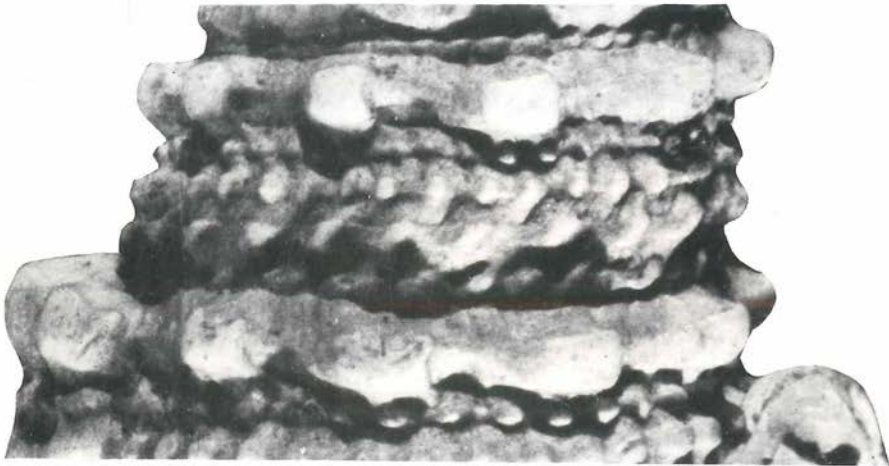
2



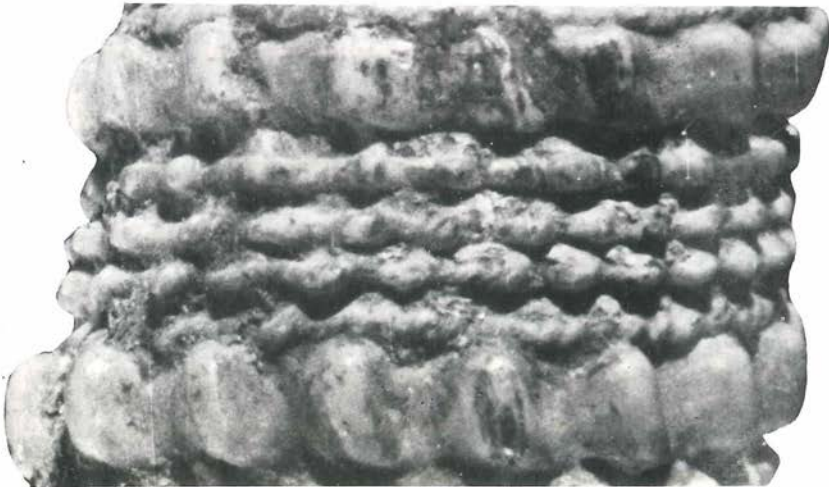


a

1



b

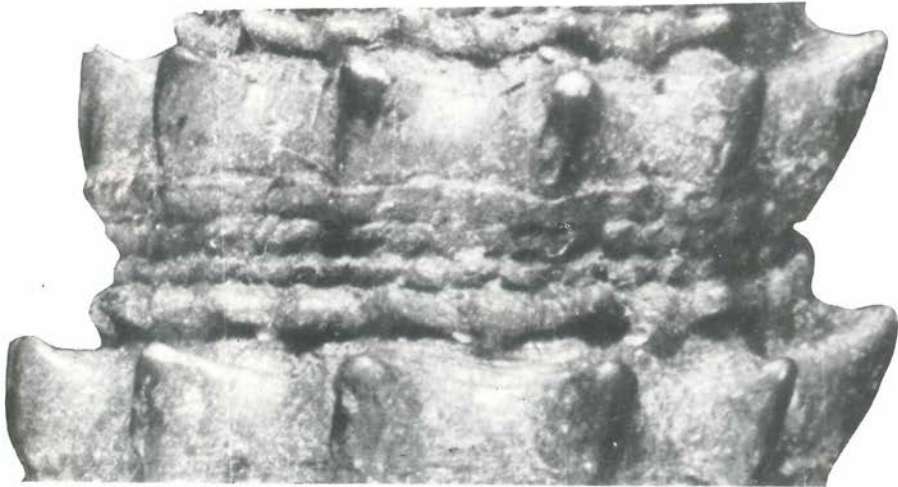


2



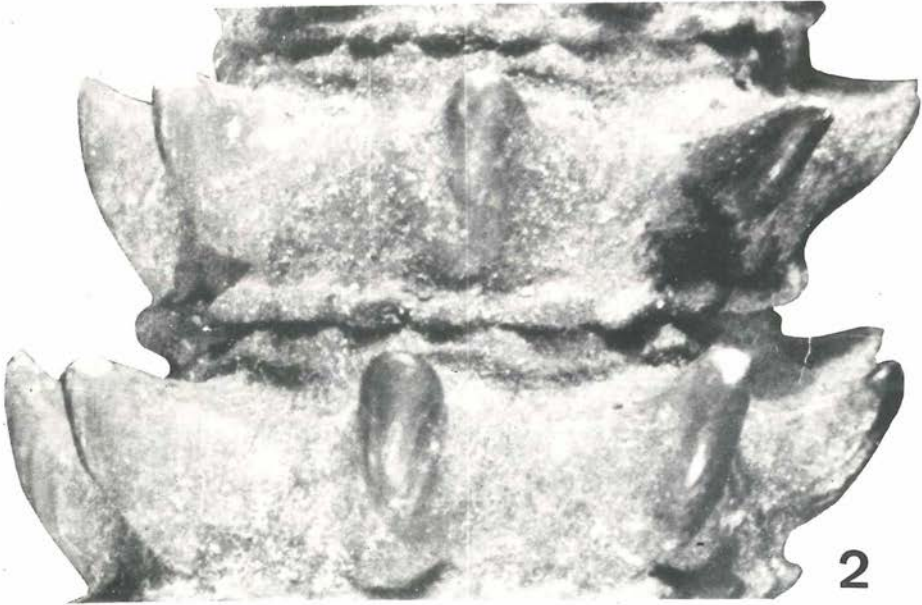


1



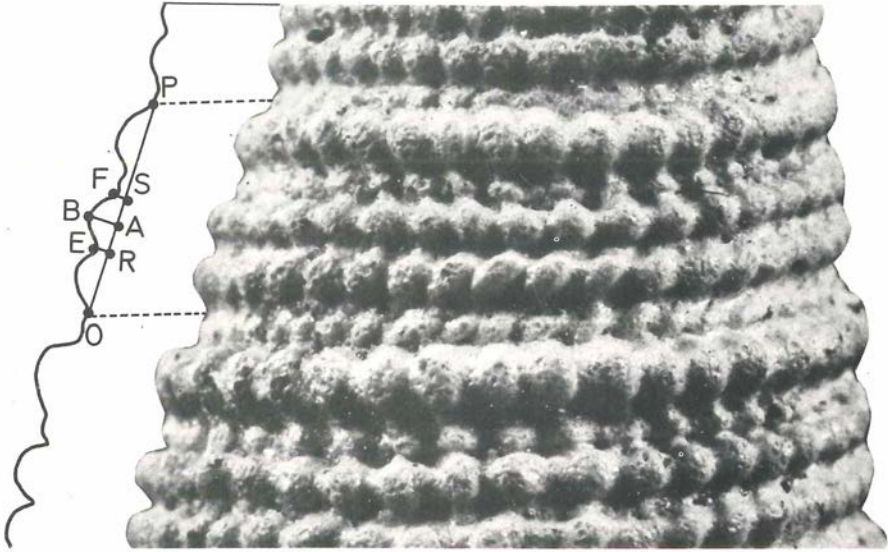
2



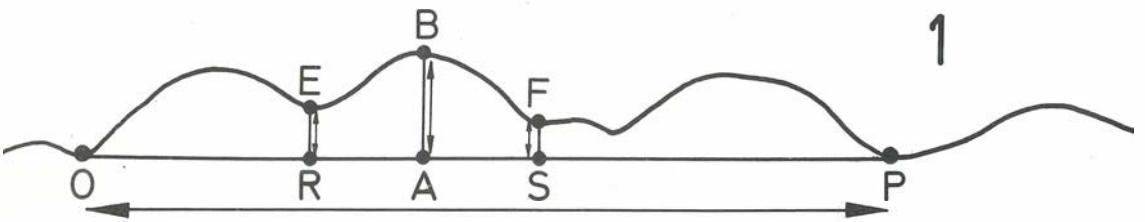








a



b